



Université
de Toulouse

THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par *l'Université Toulouse III - Paul Sabatier*
Discipline ou spécialité : Biotechnologies, Anthropobiologie

Présentée et soutenue par Harilanto RAZAFINDRAZAKA
Le 23 Novembre 2010

Titre :

***Le peuplement humain de Madagascar :
Anthropologie génétique de trois groupes traditionnels***

JURY

Michel BRUNET, Professeur au Collège de France, Paris ;
Eric CRUBEZY, Professeur des Universités, Toulouse ;
Bertrand LUDES, Professeur des Universités, Strasbourg ;
Pedro MORAL, Professeur des Universités, Rapporteur, Barcelone ;
Louis Paul RANDRIAMAROLAZA, Professeur, Antananarivo ;
Daniel ROUGE, Professeur des Universités, Toulouse ;
Clément SAMBO, Professeur, Toliara ;
Christophe THEBAUD, Professeur des Universités, Toulouse

Ecole doctorale : Biologie, Santé, Biotechnologies (BSB)
Unité de recherche : Anthropologie Moléculaire et Imagerie de Synthèse, FRE 2960
Directeur(s) de Thèses :

Pr. E. CRUBEZY, Pr. C. SAMBO, Pr. B. LUDES, Pr. L.-P. RANDRIAMAROLAZA

Rapporteur : Dr. Voahangy RASOLOFO RAZANAMPARANY, Antananarivo

L'étrangère intime...

PAUL OTTINO

...

Etranges ces histoires de ces Princes des Lumières en quête des Étrangères intimes, leurs
sœurs inconnues, les troublantes Vertes-en-Forêt, ou Filles de Dieu...

... puis tout devient intime

HR

TABLES DES MATIERES

REMERCIEMENTS	12
RESUME.....	15
INTRODUCTION	17
Une problématique de travail.....	18
Un contexte : Madagascar et son peuplement	20
PREMIERE PARTIE	
LE CADRE CONCEPTUEL ET L'HISTOIRE DU PEUPEMENT DE LA GRANDE ILE.....	26
I. Le cadre conceptuel du peuplement de Madagascar	27
I.1. Introduction générale	27
I.2. Madagascar et l'histoire de peuplement, une problématique	30
I.3. Le cadre géographique	33
I.4. Le cadre ethnique et culturel	34
I.5. Le cadre linguistique : le Malagasy et ses origines	36
I.5.1. Le Malagasy : une langue austronésienne.....	36
I.5.2. Les emprunts ou influences	38
I.5.2.1 .Les Les emprunts au Sanskrit et au Prâkrit	38
I.5.2.2. Les emprunts au Malais	39
I.5.2.3. Les emprunts au Javanais	40
I.5.2.4. Les emprunts au Sulawesi du Sud	40
I.5.2.5. Conclusions	41
I.5.3 Le Malagasy : langue austronésienne au contact de langues Bantoues.....	42
I.5.3.1. Contact ou substratum ?.....	42
I.5.3.2. Les vocabulaires hérités du Bantou	43
I.6 Le cadre démographique	43
I.6.1. Introduction, difficultés méthodologiques	43
I.6.2. Deux chiffres, une estimation, un modèle	44
I.6.3. La croissance de la population	47
I.7. Le cadre environnemental.....	49
I.7.1. La faune	49
I.7.2. La flore	50
II. Les occupations humaines, la chronologie	52
II.1. La période préhistorique	52
II.2. La période protohistorique du 8 ^e au 10 ^e siècle	53
II.3. Du 9 ^e à la moitié du 14 ^e siècle	56
II.4. La période moderne : 15 ^e au milieu du 17 ^e siècle	60
II.5. La période moderne du 17 ^e au 18 ^e siècle.....	62

III. Les occupations humaines, questions actuelles	65
III.1. La question des Vazimba	65
III.1.1. Les questionnements et les hypothèses	65
III.1.2. Les rejets des hypothèses issues du contexte colonial.....	67
III.1.3. Hypothèses actuelles	69
III.1.3.1. Filiations	69
III.1.3.2. Pratiques culturelles, religieuses et politiques	70
III.1.3.2.1. le Fandroana : litt. Bain royal.....	71
III.1.3.2.2. Sépultures	73
III.1.4. Conclusion.....	73
III.2. Les Indonésiens et leurs venues à Madagascar : les différentes hypothèses	74
III.2.1. Les repères historiques transcrits des premières données littéraires.....	74
III.2.2. Les premiers témoignages des Malais dans l’Océan Indien.....	79
III.2.3. Vagues ou continuum ?	79
III.3. L’esclavage.....	80
III.3.1. Une situation courante d’importance économique.....	80
III.3.2. Commerce et origines des esclaves	81
III.3.3. Contexte démographique résultant des réseaux de traites humaines.....	85
IV. Confrontations des cadres démographiques, environnementaux et historiques.....	88

DEUXIEME PARTIE

MATERIELS ET METHODES	93
V. Populations et groupes étudiés	94
V.1. Les groupes étudiés, les méthodes	94
V.1.1. Introduction	94
V.2. Le groupe Andriana	100
V.2.1. Introduction	100
V.2.2. Descriptions et particularités.....	102
V.2.2.1. Liens très vivaces des descendants actuels à leur ancêtre éponyme	102
V.2.2.2. L’endogamie	105
V.2.2.3. Le groupe Andriantompokoindrindra comme vecteur de culture austronésienne	109
V.2.3. Intérêts et inconvénients des Andriana pour une étude sur l’origine et la diversité du peuplement humain de Madagascar	114
V.2.3.1. Les Intérêts	114
V.2.3.2. Les inconvénients	115
V.2.4. Les prélèvements.....	117
V.2.4.1. Méthodologie des prélèvements	118
V.3. Les Mikea	119
V.3.1. Définition.....	119
V.3.2. Les premières descriptions, les hypothèses sur l’ancienneté des Mikea.....	122

V.3.3. Contexte d'hégémonie Sakalava.....	123
V.3.4. Bram Tucker le rejet de l'hypothèse Pléistocène	129
V.3.5. Mikea et front de Néolithisation.....	131
V.3.6. Intérêts et inconvénients des Mikea pour une étude sur les origines et diversités du peuplement humain de Madagascar	133
V.3.7. Les prélèvements.....	133
V.4. Les Vezo.....	138
V.4.1. Choix, définition.....	138
V.4.2. Les questions sur l'identité des Vezo	140
V.4.3. Les intérêts et les inconvénients.....	143
V.4.4. Les prélèvements.....	144
VI. Les méthodes.....	148
VI.1. Méthodologie des prélèvements des populations : Respect de l'éthique.....	148
VI.2. Les marqueurs moléculaire.....	149
VI.2.1. Rappels fondamentaux	149
VI.2.1.1. Structure de l'ADN	149
VI.2.1.2. Les polymorphismes.....	152
VI.2.1.2.1. Les polymorphismes bialléliques	152
VI.2.1.2.2. Les polymorphismes multi-alléliques.....	152
VI.2.1.3. Les marqueurs génétiques	153
VI.2.1.3.1. L'ADN mitochondrial (ADNmt)	153
VI.2.1.3.2. Le chromosome Y	155
VI.2.1.4. Des haplotypes aux haplogroupes	156
VI.3. De l'extraction de l'ADN à la détection des polymorphismes	160
VI.3.1. L'extraction de l'ADN.....	160
VI.3.1.1. L'extraction de l'ADN à partir de cellules buccales.....	160
VI.3.1.2. Extraction de l'ADN à partir du sang total	161
VI.3.2. Quantification de l'ADN	162
VI.3.3. Détection des polymorphismes de l'ADN mitochondrial	162
VI.3.3.1. Les régions HV1 et HV2	163
VI.3.3.2. La région codante : finalisation de l'affiliation des haplogroupes.....	166
VI.3.4. La détection des polymorphismes de répétition	168
VI.3.5. Les SNP du chromosome Y	168
VI.3.5.1. Les choix des amorces.....	170
VI.3.5.2. Vérification de la spécificité et sensibilité des amorces.....	170
VI.3.5.3. Le PCR multiplexe	171
VI.3.5.4. Analyse des produits amplifiés	173
VI.4. Le traitement des données	174
VI.4.1. Structure génétique	174
VI.4.2. Les tests de neutralité de Tajima (D) et Fs de (Fu)	176
VI.4.3. Les calculs d' <i>admixture</i> ou le métissage	177
VI.4.3.1. Admix 2.0 (Dupanloup et Bertorelle, 2001).....	178
VI.4.3.2. Leadmix (Wang, 2003)	179

TROISIEME PARTIE

LES RESULTATS	181
VII. Résultats globaux et intra populationnels	182
VII.1. Les lignées maternelles: origines et distributions	182
VII.2. Les lignées paternelles : origines et distribution	191
VII.3. Différenciation intra groupe ethnique	195
VII.3.1. Question de la subdivision des groupes Vezo-Nord et Vezo-Sud	195
VII.3.2. La question de la subdivision des populations malgaches de comparaison : Les « côtiers » (CT) du Sud-est et les populations des Hautes-Terres (HT)	196
VII.4. Diversité génétique des populations Malgaches	199
VII.4.1. Le groupe Andriana merina	199
VII.4.1.1. Les lignées maternelles	199
VII.4.1.2. Les lignées paternelles	200
VII.4.1.2.1. Y SNP	200
VII.4.1.2.2. Y STR	201
VII.4.2. les Mikea et les Vezo-N et VEZO-S	202
VII.4.2.1. Les lignées maternelles	202
VII.4.2.1.1. Statistique de la diversité génétique	204
VII.4.2.1.2. Variations entre les groupes	204
VII.4.2.2. Les lignées paternelles	205
VII.4.2.2.1. Y SNP	205
VII.4.2.2.1.1. Variations entre les groupes	206
VII.4.2.2.2. Y STR	207
VII.5. Comparaisons entre les 3 groupes	208
VII.6. Comparaisons entre les 6 groupes	209
VII.7. Contribution africaine versus contribution ISAE : différenciation intra groupe ethnique ?	213
VIII. Résultats des comparaisons inter populationnelles	221
VIII.1. Les origines des lignées retrouvées dans les populations malgaches	222
VIII.1.1. Les lignées maternelles	222
VIII.1.2. Les lignées paternelles	227
IX. <i>Admixture</i> : Les questions des populations parentales	234
IX.1. Sélection des populations parentales	234
IX.1.1. Lignées maternelles	234
IX.1.2. Lignées paternelles	235
IX.2. Les proportions d'admixture	236

QUATRIEME PARTIE

DISCUSSION	240
X. Vers une intégration des données biologiques et culturelles.....	241
X.1. Etudes malgaches	241
X.2. Ancienneté et origines des peuplements	241
X.3. D'une faible diversité au Malagasy	248
X.4. Le groupe Andriana merina, les arrivées austronésiennes et l'origine des Vazimba..	250
X.5. Les Mikea et les Vezo nord et sud, la fin de la néolithisation de Madagascar.....	254
X.6. Essai de discussion sur les estimations démographiques	257

CINQUIEME PARTIE

CONCLUSION ET PERSPECTIVES	258
BIBLIOGRAPHIE	263

PUBLICATIONS

PUBLICATIONS	279
--------------------	-----

**1- A NEW DEEP BRANCH OF EURASIAN MTDNA MACROHAPLOGROUP M REVEALS
ADDITIONAL COMPLEXITY REGARDING THE SETTLEMENT OF MADAGASCAR**

**2- COMPLETE MITOCHONDRIAL DNA SEQUENCES PROVIDE NEW INSIGHTS
INTO THE POLYNESIAN MOTIF AND THE PEOPLING OF MADAGASCAR**

ANNEXES

ANNEXES	1-97
---------------	------

SUMMARY

.....	98-99
-------	-------

LISTE DES FIGURES

<u>Figure 1</u> : Courantologie des Mascareignes sur fond de carte de température de surface.....	24
<u>Figure 2</u> : Courants principaux du sud-ouest de l'océan Indien	24
<u>Figure 3</u> : L'ouest de l'océan Indien. (Warren 2009).....	25
<u>Figure 4</u> : Les provinces du Kalimantan (partie Indonésienne de l'île de Bornéo)	37
<u>Figure 5</u> : L'aire de répartition des langues Austronésienne.....	38
<u>Figure 6</u> : Sites archéologiques de la période proto-historique.....	55
<u>Figure 7</u> : Sites archéologiques de la période du 9 ^e au 14 ^e siècle	59
<u>Figure 8</u> : Les sites archéologiques de la période moderne.....	64
<u>Figure 9</u> : Région de la Matitana	76
<u>Figure 10</u> : La traite de longue distance à Madagascar 1800	87
<u>Figure 11</u> : Carte répertoriant les groupes ethniques d'après Grandidier, 1908	95
<u>Figure 12</u> : Carte répertoriant les groupes ethniques (1958) d'après Deschamps (1960)	96
<u>Figure 13</u> : Carte de l'expansion Merina	99
<u>Figure 14</u> : Les types de mariages en pays Imerina et Betsileo.....	107
<u>Figure 15</u> : L'expansion du royaume Merina.....	112
<u>Figure 16</u> : Délimitation de la Forêt des Mikea et les sites de prélèvements.....	120
<u>Figure 17</u> : Les milieux écologiques de vie de la forêt Mikea.....	121
<u>Figure 18</u> : Illustration de l'hypothèse de l'existence de groupes chasseurs-collecteurs ..	127
<u>Figure 19</u> : hypothèse de la non-existence de groupe de chasseurs collecteurs	128
<u>Figure 20</u> : Sites de prélèvements dans la Forêt des Mikea ainsi que dans les régions du littoral Vezo	135
<u>Figure 21</u> : Localisation des sites de prélèvements des Vezo-Nord et Vezo-Sud.....	146
<u>Figure 22</u> : Structure de l'ADN.....	150
<u>Figure 23</u> : Schéma simplifié de l'ADN mitochondrial humain	154
<u>Figure 24</u> : Arbre phylogénétique simplifié des haplogroupes mitochondriaux et leur distribution (Mc Donald, 2005)	157
<u>Figure 25</u> : Schéma simplifié de la phylogénie des haplogroupes du chromosome Y et leur distribution (Mc Donald, 2005)	158
<u>Figure 26</u> : Schéma d'une Réaction de Polymérase en chaîne (PCR)	163
<u>Figure 27</u> : Schéma simplifié d'un miniséquençage	172
<u>Figure 28</u> : Adaptation du Schéma de J.Wang (2003) expliquant les différents paramètres estimés, implémentés dans le logiciel Leadmix	179
<u>Figure 29</u> : Le sunda et le Sahul	184
<u>Figure 30</u> : Schéma simplifié des haplogroupes mondiaux de l'ADNmt	188
<u>Figure 31</u> : Répartition de la distribution de l'haplogroupe L1c.....	190
<u>Figure 32</u> : Fréquences absolues des haplogroupes et des haplotypes mitochondriaux chez le groupe Andriana	200

<u>Figure 33</u> : Fréquences absolues des haplogroupes du chromosome Y chez le groupe Andriana	200
<u>Figure 34</u> : Fréquence absolue des haplotypes STR Y du groupe andriana	201
<u>Figure 35</u> : Fréquences absolues des haplogroupes mitochondriaux chez les (A) Mikea ; (B) Vezo-Nord ; (C) Vezo-Sud	202-203
<u>Figure 36</u> : Fréquences absolues des haplogroupes du chromosome Y chez les Mikea (A), Vezo-Nord (B), Vezo-Sud (C)	205
<u>Figure 37</u> : MDS (Multidimensional Scaling) à deux dimensions HV1 de l'ADNmt	210
<u>Figure 38</u> : MDS (Multidimensional Scaling) à deux dimensions SNP Y	211
<u>Figure 39</u> : MDS à deux dimensions STR Y	212
<u>Figure 40</u> : La représentation à deux dimensions MDS des lignées africaines à partir des Fst des comparaisons par paires des haplotypes HV1 des populations malgaches avec 84 populations africaines	224
<u>Figure 41</u> : Localisation géographique des différentes populations africaines de comparaison	225
<u>Figure 42</u> : La représentation à deux dimensions MDS des lignées ISAE à partir des Fst des comparaisons par paires des haplotypes HV1 des populations malgaches avec 56 populations ISAE	226
<u>Figure 43</u> : Localisation géographique des populations proches des populations malgaches dans les îles du sud-est Asiatique (vert foncé) ; Lignées maternelles	227
<u>Figure 44</u> : La représentation à deux dimensions MDS des lignées africaines à partir des Fst des comparaisons par paires des haplotypes STR Y des populations malgaches avec 30 populations africaines	229
<u>Figure 45</u> : MDS Fst des comparaisons par paires des haplogroupes SNP Y	230
<u>Figure 46</u> : La représentation à deux dimensions MDS des lignées ISAE à partir des Fst des comparaisons par paires des haplotypes STR Y des populations malgaches avec 8 populations ISAE	232
<u>Figure 47</u> : La représentation à deux dimensions MDS des lignées ISAE SNP Y	233
<u>Figure 48</u> : La traite arabe en Afrique au moyen-âge	247

LISTE DES TABLEAUX

<u>Tableau 1</u> : Test AMOVA sur la variation statistique des indices de diversité en fonction des tentatives de groupements ou de séparation de populations	198
<u>Tableau 2</u> : Statistique de la diversité de l'ADNmt chez les quatre groupes ethniques malgaches.	204
<u>Tableau 3</u> : Diversité génétique des SNP du chromosome Y des populations malgaches	206
<u>Tableau 4</u> : Diversité haplotypique des STR Y	207
<u>Tableau 5</u> : le nombre d'haplotypes STR Y partagés entre les populations	207
<u>Tableau 6</u> : Diversité génétique et Diversité haplotypique des populations malgaches ...	208
<u>Tableau 7</u> : Résumé des comparaisons entre les groupes pour les deux systèmes	209
<u>Tableau 8</u> : Statistique Fst des fréquences haplotypiques : région HV1 de l'ADNmt	210
<u>Tableau 9</u> : Statistique Fst des différences par paire : SNP du chromosome Y.....	211
<u>Tableau 10</u> : Statistique Fst des différences par paire : STR du chromosome Y	212
<u>Tableau 11</u> : Les haplotypes partagés entre les populations malgaches	213
<u>Tableau 12</u> : Différenciation intra/intergroupes ; intra/inter lignées	217
<u>Tableau 12'</u> : Sommaire du test Fst	217
<u>Tableau 13</u> : Différenciation intra/intergroupes ; intra/inter lignées	218
<u>Tableau 13'</u> : Sommaire du test Fst	218
<u>Tableau 14</u> : Différenciation intra/intergroupes ; intra/inter lignées, STR Y	219
<u>Tableau 14'</u> : Sommaire du test Fst	219
<u>Tableau 15</u> : Maximum de vraisemblance des estimations de la dérive génétique et les populations parentales.....	239
<u>Tableau 16</u> : Les composantes des populations potentiellement parentales des lignées maternelles	239
<u>Tableau 17</u> : les pourcentages d'admixture des lignées maternelles	239

REMERCIEMENTS

Cette thèse n'aurait pu avoir lieu sans mes co-directeurs de thèse :

Mr le Professeur Louis Paul Randriamarolaza qui m'a accueillie à l'Université d'Antananarivo, guidée dans l'étude des groupes des Hauts plateaux et qui a permis que l'ensemble des échantillons soit étudié au sein du Laboratoire AMIS ;

Mr le Professeur Clément Sambo de l'université de Toliara qui m'a accueillie avec chaleur à Toliara et qui m'a ouvert le territoire des Mikea et a permis leur étude ;

Mr le Professeur Bertrand Ludes grâce à qui j'ai pu obtenir une allocation, commencer ce travail, réaliser les prélèvements et les analyses du chromosome Y, me poser des questions sur les populations des Hautes-Terres ;

Mr le Professeur Eric Crubézy qui m'a fait confiance tout au long de ce projet, guidé dans les discussions et qui a relu le document.

Mes remerciements vont à ceux qui ont accepté de juger ce travail :

Madame le Docteur Voahangy Rasolofo Razanamparany chef de l'Unité des Mycobactéries de l'Institut Pasteur de Madagascar ;

Monsieur le Professeur Pedro Moral de l'Université de Barcelona.

C'est un grand honneur pour moi de pouvoir être jugé par des Maîtres aussi compétents dans le domaine de la génétique et de l'Océan Indien

Je suis très honorée de la présence à mon jury de Monsieur le Professeur Daniel Rougé, Doyen de la faculté de Médecine de Ranguel, codirecteur du laboratoire AMIS, de Monsieur le Professeur Christophe Thébaud de l'Université Paul Sabatier du Laboratoire Evolution & Diversité Biologique, de Monsieur le Professeur Michel Brunet, Professeur du Collège de France, Chaire de Paléontologie humaine. Leurs connaissances en anthropobiologie et/ou génétique des populations humaines sont des références.

Je remercie Monsieur le Professeur Michel Brunet de m'avoir accueillie en tant qu'ATER du Collège de France.

A Madagascar, j'ai pu bénéficier de la bienveillance de Messieurs les Professeurs, Mansaré Marikandia, doyen de la faculté des lettres, Mr Théodoret, ancien président de l'université de Toliara, de Monsieur le Professeur Christian Rajaona et de l'accueil à Toliara de Madame le Professeur Rejo-Fienena Félicité qui m'a accueillie au sein de son école doctorale en établissant une thèse en cotutelle.

En France, en plus de mon allocation du Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche, j'ai pu bénéficier au cours de cette thèse d'une Bourse ATUPS de l'Université Paul Sabatier et j'ai pu présenter mes résultats à l'Université d'Antananarivo face à de nombreuses personnalités dont Monsieur le Président Gilles Fourtanier et Monsieur le Professeur Manitra Razafinimanana en charge des relations franco-Malgaches à l'UPS qui m'a accueillie plusieurs fois avec chaleur pour me prodiguer conseils et aide.

Mes remerciements vont à tous ceux qui ont participé à ce travail et à son bon déroulement, tout d'abord Monsieur François-Xavier Ricaut CR1 CNRS avec qui nous avons co-publié deux articles, et messieurs Dezy Rafaralahy, Velondrainy avec lesquels j'ai effectué les prélèvements pendant 6 mois chez les Vezo et les Mikea, des moments inoubliables, époque à laquelle j'ai été chaleureusement soutenue par ma tante Hanitra et mon oncle Jaona et leur famille de Toliara. Mesdames, Evelyne Guitard, Catherine Thèves,

Christine Keyser, Clotilde Coudray, Denise Larrouy, Lenka Tisseyre, Line Hillat, Laure Calviere-Tonasso, Mélanie Capredon, Patricia Balaesque, Prisca Blandin, et Messieurs le professeur Georges Larrouy, Jean-Michel Dugoujon directeur de l'équipe « Peuplement et co-évolution homme-milieux », Nicolas Brucato, Patrice Gérard, Stéphane Mazières, André Sevin et Daniel Montagnon ont participé activement aux réalisations pratiques et/ou aux discussions qui ont amené cette soutenance. Je vous suis reconnaissante pour votre aide enrichissante et vos disponibilités à tout moment.

Ce travail s'est déroulé au sein du laboratoire AMIS où j'ai pu travailler au quotidien dans la bonne humeur avec, Carmen Iglesias, Marie-Thérèse Marty, Morgane Gibert et Messieurs Jean-François Magnaval, Henry Dabernat, Francis Duranton avec qui j'espère partager un terrain à Madagascar et Monsieur le professeur José Braga avec qui nous avons passé de longues heures à corriger des copies et qui est un maître en enseignement.

Je tiens à exprimer mes remerciements à tous les Mikea, les Vezo, les Teraka Andriantompokoindrindra qui nous ont ouvert leur porte et malgré le caractère inhabituel de notre présence dans leur quotidien, et le caractère « non naturel » de nos requêtes, vous nous avez toujours bien accueillis, répondu à nos longues entrevues, et accepter avec intérêt de participer à cette étude.

Au moment de passer ma thèse, mes pensées vont d'une part à mes parents Zoely et Nany grâce à qui je suis là aujourd'hui, à mes sœurs Aina, Dina ainsi qu'à Mandresy et d'autre part à ma tante Bodo et mon oncle Samy et ma cousine Ny Ampela qui m'ont témoigné affection et soutien au quotidien depuis mon arrivée en France, mon oncle Zeze et ma tante Haja qui m'ont toujours accueillie affectueusement dans mes fréquents déplacements et passages à Paris.

RESUME

Le peuplement humain de Madagascar pose de nombreuses questions sur ses origines, son ancienneté et le cadre historique dans lequel il s'inscrit. Si la double contribution principale austronésienne et africaine est affirmée par des éléments culturels, historiques et également biologique, elle est moins évidente à travers les origines de la langue, le Malagasy, langue unique parlée par toutes les populations de l'île. En effet, le Malagasy est une langue austronésienne directement héritée des ancêtres austronésiens qui a intégré des éléments de langue bantoue dans des lieux et à des moments pour l'instant inconnus. Ce fait révèle une complexité sous-jacente des contacts entre les groupes au moment aux premiers temps de la mise en place du peuplement. C'est en essayant d'apporter des réponses au processus d'installation du peuplement que nous avons choisi des populations autochtones Malgaches. Cela, revient à une confrontation entre données biologiques, historiques, culturelles et paléoenvironnementales.

Matériels et méthodes

Nous avons étudié 260 sujets relevant de trois groupes, les Mikea (n=127) derniers chasseurs cueilleurs de l'île, les pêcheurs Vezo Nord (n=52) en relation avec les Mikea et les pêcheurs Vezo Sud (n=49) ainsi que 32 descendants d'une lignée royale des Merina (des Hautes-Terres) d'origine austronésienne et dont l'histoire et l'ancrage culturels sont bien appréciés. Nous avons étudié : (i) Les lignées maternelles sur la base des régions HV1 et HV2 de l'ADN mitochondrial ainsi que du séquençage total de 3 ADN mitochondriaux relevant d'un haplogroupe particulier et de 6 ADN mitochondriaux dont les haplogroupes n'avaient pu être déterminés. (ii) Les lignées paternelles via l'analyse des polymorphismes du chromosome Y (NRY) (SNP et STR) A partir de ces données nous avons procédé à plusieurs approches intra et intergroupes ainsi qu'à des comparaisons avec d'autres populations africaines, austronésiennes, moyen-orientales et asiatiques ainsi qu'à des analyses phylogéographiques.

Résultats

Relations intra et inter groupes : Les groupes sont bien distants génétiquement et ils ne reflètent pas juste une appartenance à un mode de vie comme cela avait pu parfois être suggéré auparavant. Toutefois la mise en évidence d'importantes migrations intérieures révèle la complexité de la définition des groupes malgaches et des relations entre eux. Les confrontations des données génétiques entre les Mikea et les Vezo révèlent que le front de néolithisation (avancée des agriculteurs) a déjà absorbé les chasseurs-cueilleurs en tant que population distincte génétiquement. Il en est de même entre les chasseurs-cueilleurs et certains pêcheurs, car si Les Mikea sont bien distincts des Vezo du Sud, ils sont semblables à ceux du Nord avec qui ils partagent de très nombreuses lignées qui témoignent de flux géniques d'importance. Par ailleurs, pour les deux systèmes génétiques étudiés, l'endogamie bilatérale est bien confirmée chez les descendants de lignées royales des

Hautes-Terres. L'hypothèse en tant que vecteur austronésien est révélée subtilement à travers les lignées maternelles confrontées aux données ethnohistoriques.

Les origines : Un biais sexe-spécifique de la composante austronésienne semble apparaître avec des lignées maternelles qui sont plus représentées que les lignées paternelles dans le pool génétique. Quant à la composante africaine elle a une diversité plus importante tant dans les lignées paternelles que maternelles. Les empreintes des ascendances moyen-orientales sont également détectées et elles présentent également un biais sexe spécifique.

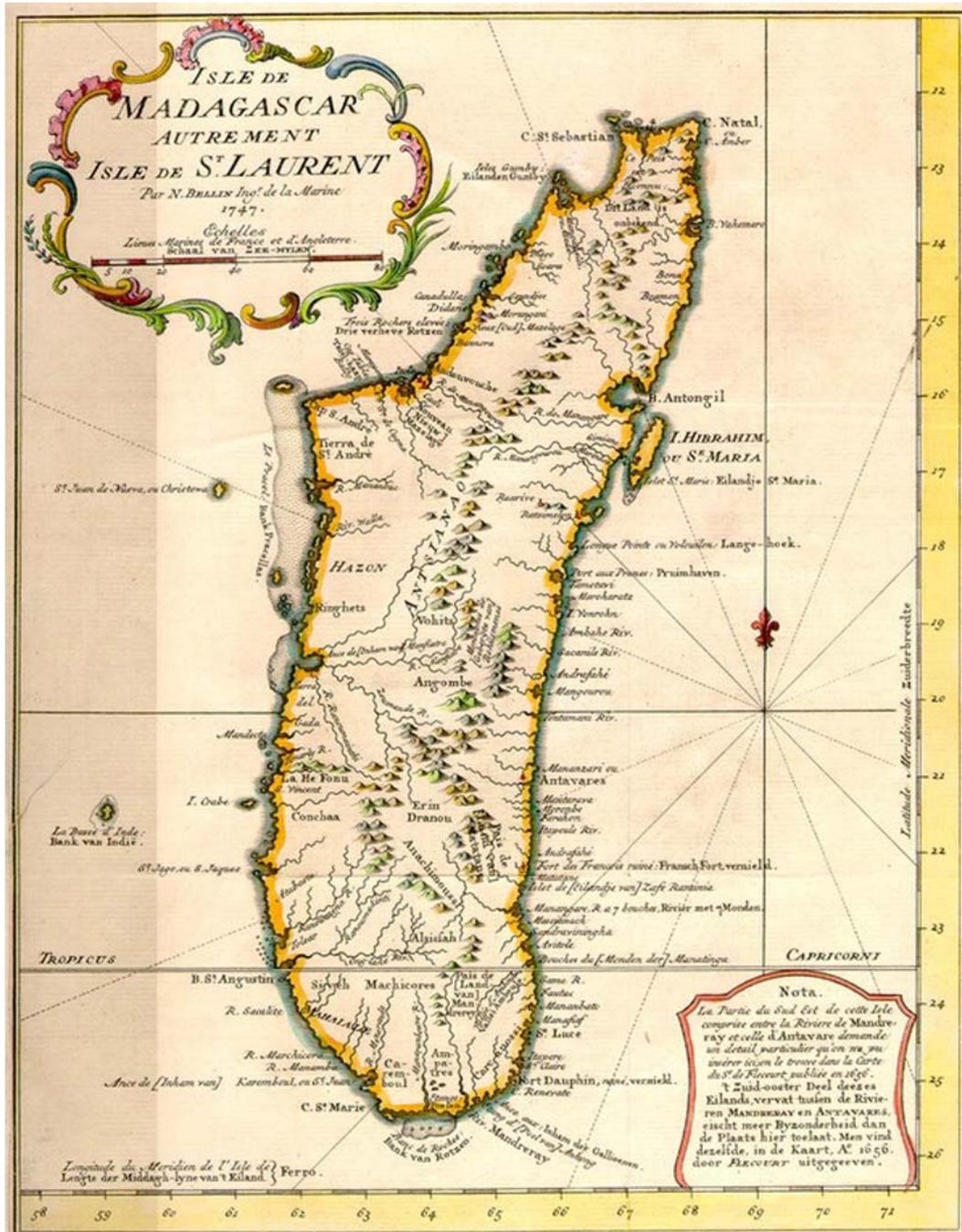
Les approches phylogéopgraphiques : Les séquençages totaux de l'ADN mitochondrial ont révélé d'une part un nouvel haplogroupe qui est le « Motif Malagasy ». Il doit son nom à sa parenté avec le motif Polynésien, présent jusqu'à 90% dans les îles du Pacifique. Ce « Motif Malagasy » est absent des populations du Pacifique ce qui rejette d'anciennes hypothèses sur des origines polynésiennes de la composante Austronésienne des Malgachy. Une nouvelle branche qui semble avoir une distribution globale et limitée africaine et/ou eurasiennne (entre Moyen-Orient et Inde) a également été définie, il s'agit de l'haplogroupe M23. L'estimation de son âge ($1.7-3.9 \cdot 10^3$; intervalle de confiance à 95%, $0-8.2 \cdot 10^3$) autorise à penser que cette rare lignée pourrait représenter une présence précoce pré-Austronésienne.

Discussion

Contrairement à ce que certaines données ethnographiques semblent démontrer depuis quelques années, les groupes ethniques sont bien identifiés et ils nécessitent des approches fines des échantillonnages des populations. Le groupe endogame descendant de lignée royale semble porter les traces d'anciennes structures matrilocales héritées des premiers ancêtres austronésiens. Quant à la distribution géographique, la classification phylogénétique et la datation moléculaire de la nouvelle branche M23, un peuplement plus complexe de l'île que ce qui est traditionnellement attesté jusqu'à présent se dessine. Cette nouvelle branche ainsi que le motif Malagasy offrent des opportunités futures d'avoir de meilleures visions de la distribution géographiques des ancêtres des Malgaches. Quant aux origines des deux principales composantes du pool génétique des Malgaches, une origine majeure est localisée dans la partie centrale de l'archipel indonésien tandis que les origines africaines semblent être fortement liées à la présence des bantoues en Afrique de l'Est. La dominance des haplogroupes paternels qui signent les expansions bantoues pourrait être liée à la traite des esclaves.

Mots clef : ADN mitochondrial, NRY, Mikea, Vezo, Andriana Merina, haplogroupe M23, haplogroupe polynésien, haplogroupe malagasy,

INTRODUCTION



EILAND MADAGASKAR, of S^T LAURENS, door N. B. Ingen^s des Fransien Zeevaarts, 1747.

[HTTP://CARTANCIENNES.FREE.FR/LISTE_MARINE.PHP](http://cartanciennes.free.fr/liste_marine.php)

UNE PROBLEMATIQUE DE TRAVAIL

Le travail de thèse présenté ici porte sur l'histoire du peuplement biologique de l'île de Madagascar, monde « afro-asiatique ». Ce terme, largement usité depuis quelques décennies, renvoie à la situation de Madagascar, qui au Moyen Âge dépendait d'un monde asiatique, celui des peuples de l'Océan Indien, et que l'époque moderne et coloniale ont rattaché à l'Afrique. Toutefois en dehors de tel ou tel rapprochement, ce terme d'Afro-asiatique reflète la culture de l'île et les approches de son peuplement telles qu'elles ont pu être faites par les voyageurs occidentaux et les premiers chercheurs. Ils avaient constaté et démontré que les phénotypes asiatiques et africains étaient mélangés et que la langue unique, le Malagasy, à sonorité indonésienne et en provenance de Bornéo était en fait un créole d'Indonésien, asiatique, et de Bantou, africain.

Ce travail est motivé par les progrès en biologie moléculaire qui datent de 1986 et de la découverte par Mullis et Faloona (Mullis *et al.*, 1986) de la PCR qui permet d'amplifier de toutes petites quantités d'ADN, support de l'information génétique, et de l'étudier. Depuis cette date, de très nombreuses équipes à travers le monde travaillent sur l'histoire du peuplement à partir de l'étude de la génétique des populations contemporaines. L'histoire biologique d'*Homo sapiens sapiens* et ses rapports avec l'histoire du peuplement en ont été transformée (Crubézy *et al.*, 2008).

Curieusement, les premières études sur Madagascar menées dans cette optique ont plus jeté la confusion qu'elles n'ont éclairé l'histoire du peuplement ! En 1996, H. Soodyall, après la réalisation d'un large échantillonnage, suggérait qu'une partie du peuplement pouvait provenir de Polynésie ce qui n'allait ni dans le sens des données historiques ou orales ni des éléments culturels, ni même de la géographie, la Polynésie étant bien éloignée de Madagascar...Par la suite quelques études eurent lieu et si elles permirent d'éclairer certaines questions elles posèrent surtout d'importantes questions sur le peuplement, notamment sur la part africaine de celui-ci, les échantillons étant numériquement peu importants (Hurles *et al.*, 2005).

La question du peuplement me passionnant depuis très longtemps, c'est avec enthousiasme que je saisis l'occasion de réaliser ma thèse dans ce domaine. Je choisis « le peuplement de Madagascar ». Toutefois, il fallait en quatre ans développer un programme susceptible d'apporter des éléments novateurs et qui puissent être publiés dans ce laps de temps. Je décidais donc d'échantillonner deux populations et les descendants d'une même lignée royale. Les deux populations comportaient l'un des derniers groupes de chasseurs-cueilleurs du monde comportant des sujets dont certains pouvaient peut-être avoir une origine ancienne en raison de leur mode de vie, l'autre une population de pêcheurs en contact avec eux. Ce dernier choix avait pour but de pouvoir étudier les échanges entre groupes. Finalement une famille élargie, comportant les sujets se réclamant de la descendance royale de Andriantompokoindrindra dont une partie de l'histoire était connue et dont je pensais me servir comme témoin, afin d'apprécier de quelles façons leur histoire biologique était bien en accord avec l'histoire culturelle supposée.

Par ailleurs, il me fallait des marqueurs, je pris, suivant en cela la majorité des études internationales en ce milieu de la première décennie du 21^e siècle, ceux qui permettent de suivre les lignées maternelles (ADN mitochondrial) et paternelles (marqueurs du chromosome Y) et qui renseignent donc sur l'origine des sujets. De précédentes études sur quelques populations malgaches sont désormais disponibles nous offrant un choix de marqueurs ainsi que des données comparatives. Au début de mes travaux mes ambitions concernant ces marqueurs étaient limitées mais les progrès de la Science et des techniques mises au point dans le laboratoire AMIS m'ont permis d'aller finalement assez loin. J'ai pu ainsi « disséquer » finement l'origine de nombre de lignées maternelles, celle de lignées paternelles un peu moins, mais par ailleurs grâce à l'étude des STR du chromosome Y j'ai pu préciser combien de lignées masculines étaient présentes dans mes échantillons et les interactions entre les groupes.

Réaliser une étude de population contemporaine avec comme objectif l'histoire du peuplement, cela, revient à confronter données biologiques et des sciences humaines et sociales, qu'il s'agisse de données historiques, orales, linguistiques, archéologiques, paléo environnementales et de géographie humaine. Dans un premier temps, je réaliserai donc un essai de synthèse de ces données afin de définir le contexte de mes interprétations, je présenterai ensuite les populations que j'ai échantillonnées en précisant mes choix et ensuite les méthodes de laboratoire utilisées. Je fournirai ensuite mes résultats et je les discuterai. Dans un premier temps, ma discussion portera sur mes résultats bruts, dans un second temps je les mettrai en perspective avec les données des sciences humaines et sociales et pour finir je poserai, utilisant en cela les données de l'analyse phylogénétique, la question de l'ancienneté des premiers peuplements humains de l'île. Des perspectives de recherche futures selon alors évoquées.

UN CONTEXTE : MADAGASCAR ET SON PEUPEMENT

Madagascar a été découverte par les Occidentaux, Diego Diaz, en 1500 après J.-C. mais l'on peut considérer que l'Histoire de l'île a commencé entre le milieu du 13^e siècle et celui du 14^e siècle de notre ère avec les Raminia (Delivré 1974; Ottino 1986), une dynastie de souverains étrangers à l'île qui s'installa sur les Hautes-Terres de l'île qui y introduisit une conception indonésienne et indo-musulmane de la souveraineté. Cette dynastie puis les règnes des Raminia sur les royaumes Maticassi et Vazimba furent à l'origine de chroniques historiques ou légendaires, de mythes et de contes merveilleux, de dictons, adages, proverbes ou poésies d'invites, *hain-teny* joutes amoureuses d'antan qui permettent de « faire de l'histoire » en éclairant de façon textuelle ou orale l'ancienne société des Hautes-Terres et sa culture aristocratique (Ottino 1986).

A côté de cette « histoire », il existe une proto-histoire de l'île, période durant laquelle des sources indirectes éclairent de façon très partielle des éléments culturels. Cette

protohistoire commence au 8^e siècle avec la généralisation des routes internationales de l'Océan Indien, largement musulmanes, parcourues par des navires arabes, indiens et indonésiens. Ainsi, en 945/946 « Le livre des merveilles de l'Inde » (Ibn Shahriyar 930) rapporte l'expédition d'embarcations *waqwaq* venues du sud, d'une année de route, qui attaquaient Ganbaluth que l'on identifie à Pemba (ville portuaire de Mozambique)¹. La plupart des auteurs (Charles 1952; Thomas 1999; Toorawa 2000) reconnaissent dans ces *waqwaq* des Indonésiens qui après un long voyage opéraient sur la côte orientale de l'Afrique à partir de Madagascar. Toutefois, les sources d'origines fournissent bien souvent plus d'indications sur les éléments culturels que sur la provenance des sujets. Ainsi, en 1292, Marco Polo rapporte la conversion à l'Islam des habitants d'une partie des habitants de l'Insulinde occidentale qui devaient être en relation avec Madagascar, mais il est impossible de savoir si ces conversions étaient le fait d'Arabes ou de musulmans Indiens (T'Serstevens 1944; Wheatley 1964). Plus intéressantes pour cette période sont les données archéologiques mises au jour à Madagascar qui renvoient directement à des référentiels extérieurs à l'île, céramiques et chloritoschiste, et bien connus dans d'autres contextes.

La protohistoire et l'histoire de l'île, jusqu'au 18^e siècle, font essentiellement référence à un monde indonésien et à des influences renvoyant à l'Insulinde indianisée des 12^e, 13^e et 14^e siècles. À cette époque, la Malaisie et l'Indonésie occidentale et centrale avaient un fond culturel ancien, qualifié parfois d'austro asiatique (Coedès 1964) retrouvé à l'époque historique à Madagascar sous la forme de différents faciès qui en dériveraient donc et qui y seraient vraisemblablement arrivés à ces époques. Les Raminia représenteraient dans ce contexte, la « dernière vague indonésienne » qui se serait installée dans l'île (Ottino 1986). Ce fond culturel ancien peut-être décliné sous formes, matérielle, sociale, religieux, linguistique (Coedès 1964). Curieusement, le monde africain est le grand absent de ces

¹ Les livres des Merveilles de l'Inde décrit en effet le témoignage d'un marchand arabe du nom d'Ibn Lakis qui en 945, voit arriver sur la côte du Mozambique "un milliers d'embarcations" montées par des Waq-Waq qui viennent d'îles "situées en face de la Chine" chercher des produits et des esclaves "zeng", mot arabe qui désigne à l'époque les habitants de la côte est de l'Afrique.

périodes, un postulat (?) qui voudrait que les populations de l'Afrique de l'Est n'auraient pas été celles de navigateurs, impliquerait qu'ils aient été amenés par d'autres, c'est-à-dire qu'ils soient tous les descendants d'esclaves. Il est vrai que ces derniers étaient nombreux puisqu'ils représentaient deux tiers de la population connue au 19^e siècle (Grandidier 1869; Ramiandrasoa 1996).

A côté de cette protohistoire et de cette histoire, il y a une préhistoire de l'île, constituée par des périodes ou des peuplements pour lesquels aucune source historique directe ou indirecte n'est disponible. Il s'agit bien évidemment de l'ensemble des faits antérieurs au 8^e siècle de notre ère, appréciables uniquement jusqu'à présent que sur des données archéologiques, et qui remonteraient au mieux, d'après les données publiées jusqu'à présent, au troisième siècle avant notre ère. Il s'agit aussi de l'ensemble des peuplements, notamment de chasseurs-cueilleurs, contemporains des époques historiques et protohistoriques, mais dont les voyageurs et/ou leurs contemporains n'ont quasiment jamais évoqué l'existence. De ces derniers, nous ne savons quasiment rien, sinon que « l'île verte », l'un des anciens noms de Madagascar en raison de la forêt tropicale qui la recouvrait jusqu'il y a peu, devait en comporter de nombreux, que les mythes assimilent parfois à des sujets de petite tailles et que certains voyageurs ont signalé dès le 10^e siècle.

Pour qui s'intéresse au peuplement de Madagascar, il faut donc retenir de cette première présentation que si la composante austronésienne est présente et a largement attiré l'attention des historiens, c'est justement en raison des données historiques...Jusqu'à l'époque moderne des pans entiers de son peuplement restent méconnus, quant aux origines de ce dernier elles sont postulées d'une part sur des données historiques, d'autre part sur des données archéologiques, encore largement indigentes et jamais faciles à obtenir en milieu tropical. Par ailleurs, la faune et la flore, qui se sont mises en place il y a plus 65 millions d'années² ont largement contribué à idée d'un monde vierge et différent

² Madagascar commence à se disloquer du Gondawana à partir de -240 millions d'années (Ma), ce qui ne se termine complètement, jusqu'à atteindre environ sa place actuelle qu'il y a 80-90 Ma. Lorsqu'il y a 65 Ma, à la fin de l'ère secondaire, il y eut la grande extinction, Madagascar

qui n'aurait pu être colonisé par l'homme que très tardivement car séparé de l'Afrique par le canal du Mozambique, très profond, et d'un monde indonésien, lointain, (Deschamps 1960).

Les découvertes et les datations de nombre de peuplements mondiaux de ces cinquante dernières années nous incitent cependant à « repenser la géographie » de la situation de l'île. En effet, la navigation ou ce qui en tenait lieu est largement attestée en Méditerranée sur des distances importantes, il y a plus de 10 000 ans (Guilaine 2006). Il y a 50 000 à 60 000 ans, des *Homo sapiens* atteignaient l'Australie après avoir traversé plus de treize détroits dont certains devaient faire de 40 à 60 kilomètres de large. Les sujets des îles Andaman, « perdues dans le golfe du Bengale » à plus de 800 kilomètres des côtes actuelles de l'Inde, à 200 km de la Birmanie, sont comme les aborigènes australiens, les descendants des premières vagues de sujets sortis d'Afrique par « la voie du sud », il y aurait plus de 60 000 ans. Il y a 800 000 ans des ancêtres de genre *Homo* atteignaient l'île de Flores... Les îles les plus isolées de la planète, telle l'île de Pâques à plus de 2 000 kilomètres (vers l'ouest Pitcairn) du premier endroit habité et qui ne représente qu'un point infime au milieu du Pacifique, ont été habitées au dixième de siècle de notre ère. Dans un tel contexte, comment penser que Madagascar avec ses 594 milliers de kilomètres carrés, à 400 kilomètres de l'Afrique par le canal du Mozambique mais qui comporte des « îles éparses » où pêcheurs malgaches et africains se rencontraient encore il y a peu de temps, qui est éloignée de l'Indonésie mais que les vents de Mousson rendent très proche (Battistini 1996) serait restée isolée quasiment jusqu'au début de notre ère ? Il y a là un fantastique défi pour l'archéologie mais aussi pour la phylogéographie, défi que nous avons essayé de relever dans le cadre de cette dernière discipline.

était déjà séparée du continent africain, et la vie y reprit donc de façon locale. L'isolement biogéographique de Madagascar et la variété des climats et reliefs y ont favorisé le développement d'une faune et d'une flore uniques au monde, en partie endémique.

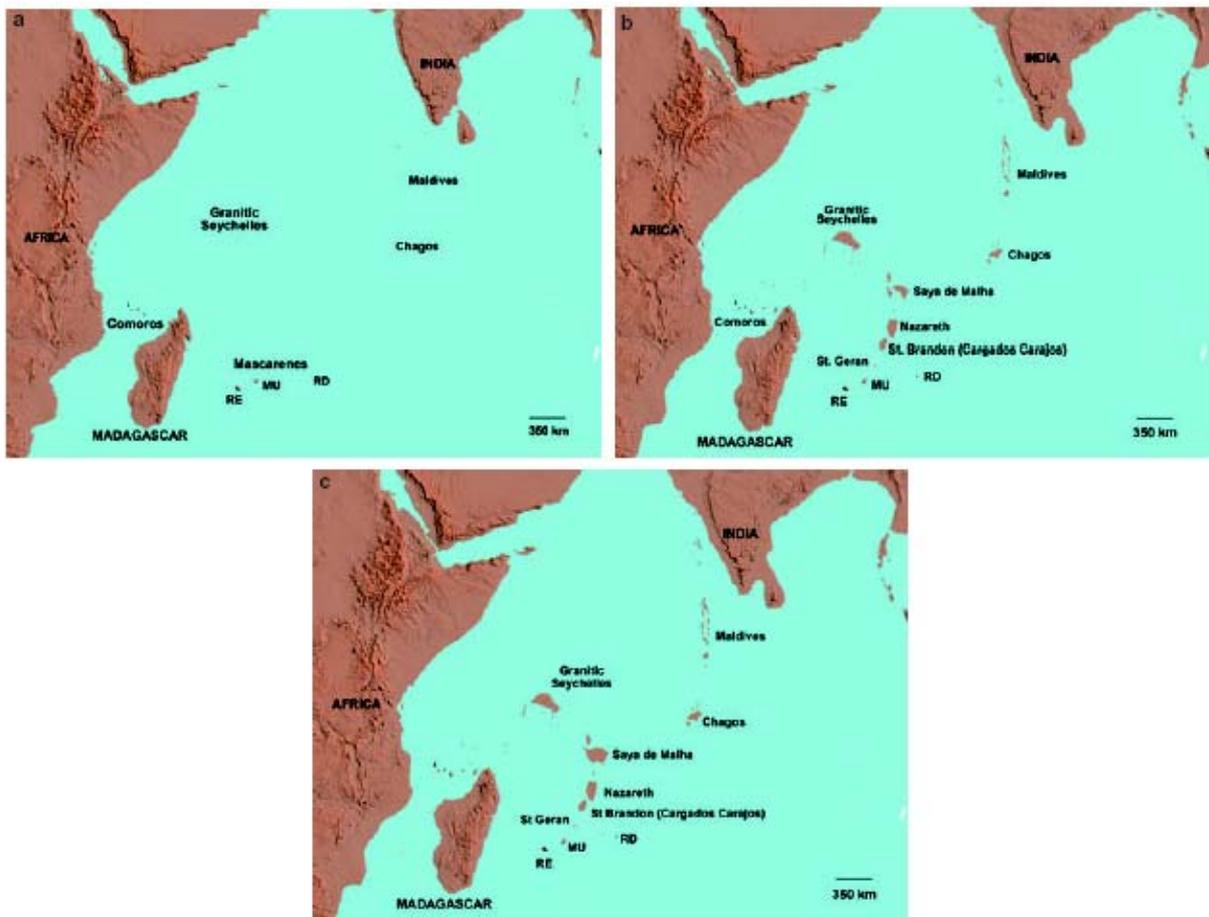


Figure 3. (Warren et al., 2009)

L'ouest de l'océan Indien. Topographie dessus et au-dessous du niveau des mers. Coordonnées géographiques WGS84 système. (a) la géographie actuelle. (b) à des moments où la géographie niveau de la mer était de 80 m au-dessous niveau actuel, en supposant que l'océan constant. Sur la base des données du niveau des mers les plus récentes, ce qui aurait eu lieu à neuf intervalles différents dans les 100 000 dernières années, et environ 46 intervalles différents dans le dernier 1,3 millions d'années. (c) Géographie à un moment où le niveau marin était 135 m, en supposant que l'océan est constant. Topographie oor. Sur la base des données du niveau des mers les plus récentes, ce qui se serait produit à environ 17 500, 30 000, et 630 000 ans auparavant. Les données de niveau de la mer pour les 34 000 dernières années proviennent de la barrière de Mayotte (archipel des Comores, Madagascar région; (Colonna et al.,, 1996), ceux de 34 000 à 420 000 ans viennent de la mer Rouge al (Siddall et al.,, 2003) et ceux au-delà de 420 000 ans à partir de la mer mondial estimer le niveau (Miller et al.,, 2005).

PREMIERE PARTIE

LE CADRE CONCEPTUEL ET L'HISTOIRE DU PEUPEMENT DE LA GRANDE ILE



I. LE CADRE CONCEPTUEL DU PEUPEMENT DE MADAGASCAR

I.1. Introduction générale

Dans ce travail, la génétique des populations contemporaines est utilisée pour comprendre l'histoire biologique du peuplement. C'est une démarche classique depuis les premiers travaux portant sur les groupes sanguins en 1919 et 1923 (Coca & Deibert 1923; Hirszfeld 1919), et qui fut largement développée à partir des années 1970 notamment sous l'impulsion de l'équipe de Cavalli-Sforza. Le postulat de telles études c'est que la distribution actuelle des allèles ou des séquences d'ADN dans une population reflète son histoire. En fait, les travaux de ces dix dernières années ont permis de préciser ce postulat et d'en cerner les limites :

Les populations évoluent dans le temps. C'est un truisme de rappeler ce fait, mais il apparaît de plus en plus que l'idée d'un « pool génique » définitivement fixé à certaines phases de l'humanité et auquel l'on remonterait directement en examinant les fréquences contemporaines pourrait bien être un leurre dans de nombreux cas, surtout lorsque les populations initiales sont numériquement peu nombreuses (Helgason *et al.,*, 2009). La disparition de séquences génétiques au cours du temps, la prédominance d'autres (Crubézy *et al.,*, 2010), fait évoluer les chercheurs vers l'idée que le « pool génique » est le reflet d'un palimpseste qui a accumulé des événements, régis par les lois de Hardy Weinberg, palimpseste qui reste largement à déchiffrer.

L'histoire dont il s'agit est l'histoire biologique de la population. Essayer de relier cette histoire biologique à une histoire culturelle et/ou écologique et/ou démographique (cf. *infra*) est excessivement difficile. En effet, les événements historiques sont souvent datés à quelques dizaines d'années près, des événements plus anciens comme la néolithisation (apparition de l'agriculture) en Europe sont souvent datés avec une précision inférieure à 500 ans. L'étude de l'ancrage dans le temps de la diversité génétique

est réalisée grâce au principe de l'horloge moléculaire, ce principe ne permet pas une précision comparable à celle des archéologues (Crubézy *et al.*, 2008), dès lors les associations que proposent les auteurs résultent plus souvent d'un a priori ou du paradigme du moment que d'une association statistique par exemple reposant sur des bases solides...

L'histoire de l'anthropobiologie montre la façon dont ont évolué les interprétations des études génétiques. Dans les années 1970, les auteurs, ancrèrent leurs études génétiques dans l'histoire, notamment classique, qu'ils connaissaient bien. Des points communs de variations alléliques entre l'Afrique et l'Asie par exemple étaient ainsi interprétés comme liés aux déplacements des troupes d'Alexandre le Grand... Avec les études portant sur le développement des études génétiques, du produit d'expression des gènes notamment, les chercheurs se sont demandés quand le « pool génique » qu'ils mettaient en évidence avait été fixé. Trois cas d'études peuvent être envisagés :

Le premier concerne les populations pour lesquelles aucune donnée historique et/ou archéologique n'est disponible et pour lesquelles aucun reste ancien n'est connu, cas des pygmées par exemple (Testard 1982) Dans ces études l'interprétation des généticiens, parfois basée sur un modèle statistique calculant la vraisemblance de divers « scénarii des origines » à partir de ces données génétiques, doit être acceptée comme une hypothèse de travail.

Le deuxième concerne les populations pour lesquelles des données historiques et/ou archéologiques sont disponibles. Dans ces cas, les auteurs recherchent les phases pour lesquelles des expansions démographiques et/ou des migrations auraient pu être à l'origine de la fixation d'une partie, voire de la totalité, du gene pool. Ainsi, pour l'Europe, l'idée développée avec brio par Ammerman et Cavalli-Sforza (1984) au début des années 1980 et qui fit force de loi pendant une vingtaine d'années, c'était que la « révolution néolithique » s'était accompagnée d'une révolution démographique qui avait, sinon définitivement

fixée, du moins laissé des traces facilement perceptibles dans le pool génique actuel. Ils liaient donc l'histoire des cultures (les cultures néolithiques ayant remplacé selon certains archéologues les cultures des derniers chasseurs-cueilleurs), l'histoire démographique (ils confrontaient des données archéologiques et un modèle démographique théorique) et l'histoire génétique en se basant sur la distribution actuelle en Europe du produit d'expression des gènes, tels que les groupes sanguins. Quand des données provenant directement du génome mitochondrial et du chromosome Y furent utilisées (Cavalli-Sforza & Minch 1997; Richards *et al.*, 1996; Semino *et al.*, 1996) cette hypothèse de la mise en place du pool génique fut mise à mal, l'ancrage dans le temps de nombreux marqueurs renvoyant plus aux chasseurs-cueilleurs qu'aux premiers agriculteurs. Une autre expansion démographique fut donc recherchée par les auteurs et une importance de plus en plus grande est actuellement donnée à la dernière déglaciation qui permit la reconquête de nouveaux territoires et donc certainement une expansion démographique d'importance.

Le troisième concerne les populations pour lesquelles des données historiques et/ou archéologiques sont disponibles ainsi que des restes humains anciens sur lesquels peuvent être effectuées des études comparatives avec les populations contemporaines, notamment sur des marqueurs génétiques semblables. Dans ces cas, les données génétiques contemporaines couplées aux études archéologiques peuvent servir de modèle et soit les données tirées des squelettes anciens vont dans son sens et le modèle n'est pas réfuté, soit elles n'y vont pas et le modèle doit alors sérieusement être discuté. C'est le cas en Europe par exemple où les données anciennes ont montré la disparition de lignées (Crubézy *et al.*, 2010) mais aussi en Sibérie du sud où il est apparu que ce sont des populations entières qui ont pu être remplacées (Crubezy *et al.*, 2010) et qui échappaient jusque là aux modèles tirés des populations contemporaines.

Nos études sur Madagascar se placent dans le deuxième cas d'étude, c'est-à-dire celui pour lequel les données génétiques vont pouvoir être confrontées aux données historiques et archéologiques –même si ces travaux sont moins développés actuellement qu'en Europe.

Par ailleurs, parmi ces données, il convient de s'interroger sur celles susceptibles de s'être accompagnées de violations du modèle qui gouverne la génétique des populations, appelé modèle de Hardy-Weinberg :

(i) Il faudra essayer de définir les données démographiques ayant intéressé Madagascar pour savoir dans quelles mesures certains résultats pourraient être interprétés en fonction d'un faible nombre de sujets à certaines époques.

(ii) Il faudra bien évidemment, c'est l'un des buts de ce travail, définir les zones de provenance de sujets, c'est-à-dire définir les immigrations. Toutefois, si Madagascar qui est une île a reçu des immigrants, ce fut aussi une zone de prélèvements d'esclaves qu'il faudra envisager.

(iii) Il faudra définir, dans la mesure du possible, les manières dont se sont réalisés les choix des conjoints et la façon dont cela a pu jouer sur la composition de la population.

(iv) Il faudrait théoriquement définir les pressions évolutives liées à des sélections ou de mutations récurrentes. Ce dernier point a certainement joué mais nous n'avons pas les moyens avec les marqueurs développés de l'envisager. Il est probable que ce type de recherche sera développé à grande échelle dans les années à venir.

I.2. Madagascar et l'histoire de peuplement, une problématique

Madagascar est une île-continent de l'Océan Indien dont le peuplement reste une énigme. En effet, alors que les autres îles de l'Océan Indien ont été peuplées très anciennement, il est ainsi question de 800 000 ans pour l'île de Flores par exemple, Madagascar n'aurait commencé à être peuplée que vers le 8^e siècle de notre ère et visitée, de temps en temps sur ses côtes, que quelques siècles avant notre ère. Situation paradoxale et étrange pour un continent situé à un peu plus de 400 km de l'Afrique par un canal dit du Mozambique (qui devrait être dit de Madagascar) dont de nombreux auteurs se plaisent à rappeler la profondeur, mais oublient de rappeler que les courants sont favorables. Par ailleurs, ce canal comporte quelques îles minuscules et des contacts entre pêcheurs malgaches du sud

ouest et africains ont été attestés à l'époque historique, ce qui relativise la séparation des populations insulaires et continentales. Dans le même temps, l'examen d'une carte laisse penser que l'Indonésie, à l'autre extrémité de l'Océan Indien est vraiment éloignée. Ceci a entraîné les chercheurs à expliquer ce peuplement tardif en le liant à l'apparition des navires de fort tonnage qui vers la fin du premier millénaire pouvaient former des armadas de plusieurs centaines de navires qui attaquaient la côte africaine. Et pourtant, le régime des moussons était déjà connu des Grecs il y a 2000 ans et les courants qui rapprochent la Grande île de l'Indonésie sont favorables. Si l'île est à plus de 6000 kilomètres des îles indonésiennes les plus proches, et à 4000 km de l'Inde, le grand courant équatorial a pu pousser des ponces volcaniques de l'éruption du Krakatoa (région de Sumatra) sur les grèves malgaches et Elie Vernier (cité par Pierre Vérin (Vérin 2000)) a observé en 1942 l'arrivée dans le nord-est de Madagascar de pêcheurs qui avaient été poussés par les vents et les courants depuis l'archipel des Laquedives dans le sud de l'Inde (à plus de 3500 km)...Dès lors il n'est pas étonnant que la découverte dans l'ADN mitochondrial, qui permet de suivre les lignées féminines, d'un motif dit polynésien, car fréquent en Polynésie, ait fait rêver mais ne fut pas rejeté d'emblée. Après tout, les polynésiens étaient de grands navigateurs, capables de se déplacer sur des milliers de kilomètres à travers l'Océan. Leur présence à Madagascar, il fallait bien passer par l'Indonésie, et la date de leur arrivée (inconnue) posait cependant problème.

L'origine des sujets actuels reste une énigme ainsi que celle de leur distribution entre les différentes ethnies. Dès sa découverte en l'an 1500, les portugais décrivirent une civilisation indonésienne ayant incorporé des éléments africains. A cette époque, les Arabes et les Indonésiens étaient de remarquables navigateurs, ils furent les pilotes de nombreuses expéditions et ils connaissaient parfaitement la mousson et les courants, tandis que les Africains avaient beaucoup moins développé les techniques de navigation. Le Portugais Vasco de Gama devait s'étonner de la facilité avec laquelle un pilote arabe réussit à relier directement Malindi sur la côte de l'actuel Kenya à Calicut en Inde. Dès lors, l'accent de nombreux travaux fut mis sur les contacts qu'avaient pu développer les

Indonésiens avec la grande île et les africains furent un peu oubliés, d'autant plus que si les documents intéressant les premiers étaient nombreux, ceux intéressant les seconds étaient beaucoup plus rares. Les premières études anthropologiques mirent en évidence cette dualité de peuplement dans l'origine des populations contemporaines (Fourquet *et al.*, 1974; Hewitt *et al.*, 1996; Migot *et al.*, 1995), pour autant elles ne faisaient que confirmer ce qui phénotypiquement, culturellement et linguistiquement avait été décrit depuis longtemps. Les travaux de la sud africaine Hymla Soodyall et l'anglais Matthew Hurles firent rentrer ces études dans une aire nouvelle, la définition des haplogroupes permettant de préciser, plus finement qu'avant l'origine de sujets. Pour autant, comme nous le signalions dans l'introduction, la définition du motif polynésien jetait une certaine confusion dans ces travaux. Les travaux sur les marqueurs du Y permettant de suivre les lignées paternelles soulignaient cependant l'importance des lignées africaines par rapport aux indonésiennes, bien que la faiblesse de l'échantillon empêchait toute synthèse définitive.

En dehors de l'origine des premiers peuplements et de celle de l'origine de sujets actuels, la colonisation de l'île et ses modalités sur l'histoire du peuplement à la fin du premier millénaire et durant la première moitié du second sont tout aussi problématiques. En effet, les éléments historiques que nous possédons, la diversité ethnique contemporaine, la diversité phénotypique, les données archéologiques et la superficie de l'île, pourraient laisser croire que plusieurs langues soient parlées. En fait, il n'en est rien et tous les citoyens parlent une même langue le Malagasy qui est issue d'une langue indonésienne, le Ma'anyan créolisée par une langue Bantoue (citation de Pierre Vérin (2000)). Cette diversité jointe à cette unité linguistique sont difficiles à expliquer et restent une énigme.

Nos objectifs seront donc triples, s'intéresser à l'origine des premiers peuplements, envisager l'origine des sujets actuels et finalement essayer de saisir la façon dont nos données pourraient participer à une « Histoire Globale » en apportant des éléments sur la façon dont a pu être constitué ce paradoxe d'un foisonnement culturel et d'une

homogénéité linguistique. Par rapport au cadre conceptuel général, il nous faut définir des éléments de l'Histoire malgache susceptibles d'expliquer les premiers peuplements de l'île et d'avoir par la suite influencé la distribution des marqueurs génétiques. Il faut toutefois rappeler que si l'histoire événementielle des derniers siècles des royaumes des Hauts Plateaux est finalement assez bien connue, l'histoire des Basses-Terres, à l'exception de celle des comptoirs, l'est beaucoup moins et que les travaux archéologiques ont somme toute été peu développés dans l'ensemble de l'île. En dehors de l'ensemble des chercheurs malgaches contemporains, historiens et archéologues, nos travaux ont bénéficié des synthèses de H. Deschamps (1960), qui reste une synthèse malgré certains points de vue qui ne sont plus d'actualité, de (Ottino 1986; 1998a), (Burney *et al.*, 2004), (Vérin 2000).(Jourde 1983); (Bloch 1971) ; (Wright 1993a); Il faut rappeler que tous ces chercheurs ont bénéficié des œuvres de A Grandidier, 1905, 1906 ,1935 ,1957 ; (Rakoto-Ratsimamanga 1940,) ; (Ferrand 1908) ; (Faublée 1946) ; (Dubois 1926-1927) ; (Coedès 1964) ; (Dahl 1951) ; (Gauthier 1902)... et bien d'autres encore ...

I.3. Le cadre géographique

Madagascar est une île-continent de 587 000 km² de l'Océan Indien séparée du continent africain par le canal du Mozambique large de plus de 400 kilomètres, très profond, et qui n'a pu être asséché lors des phases glaciaires, ce qui aurait pu permettre une arrivée plus facile de l'homme. Pour autant, l'histoire des courants est encore largement inconnue. Il semblerait que les premières mentions de l'une des routes probables étaient décrites dans le Périple de la mer Erythrée, (Schoff 1912) mais on ne connaît pas réellement les conditions physiques des migrations dans cette partie de l'Océan Indien. Le contexte océanique des migrations malgaches par Gérard Donque (Donque 1965,) est l'un des rares travaux (qui reste très descriptif) sur ce sujet. L'altitude et l'exposition aux vents dominants engendrent une variété de milieux climatiques et végétaux, quasi-déserts du sud, forêt dense et humide de la côte orientale, steppes du centre-ouest, hautes plaines de l'Imerina et du Betsileo. A ce cadre géographique, extrêmement diversifié, se sont implantés et adaptés différents groupes humains, accaparant le milieu, le maîtrisant par les

brûlis de forêts, les feux de brousse... Ainsi sur les Hautes-Terres où l'action de l'homme se fait le plus sentir, les rizières ont occupé jusqu'aux flans de collines, s'y établissant spectaculairement en escalier. L'ouest est le domaine de l'élevage extensif des zébus ; les forêts de l'Est soumises aux vents d'Alizé où s'étendaient les forêts originelles reculent sous la pression des forestiers défricheurs ; ailleurs des pêcheurs nomades semblent avoir hérité d'un mode de vie ancestral non pratiqué par d'autres malgaches...

1.4. Le cadre ethnique et culturel

Le cadre ethnique et culturel de Madagascar reste encore aujourd'hui une énigme tant il est paradoxal. D'un côté une unité, de l'autre un foisonnement culturel étonnant.

L'unité est liée à une spécificité insulaire, linguistique et historique car l'île a été vue comme un ensemble du point de vue de l'extérieur, du moins par les européens. Sur le plan linguistique, malgré l'existence de variations régionales, la langue est unique, il s'agit du Malagasy (cf. la langue : le Malagasy). Face à cette homogénéité linguistique, certains auteurs ont souligné que les spécificités régionales sont fondées sur des modèles structuraux pour l'essentiel d'origine indonésienne (Rakotonirina & Poirier 1984) ce qui est lié à une faculté d'intégration, parfois reprise sous le nom de « creuset malgache ». Les différences culturelles sont parfois minimisées au point d'assimiler la notion d'ethnie à un « simple » modèle socio-économique. On serait ainsi Vezo parce que vivant de la pêche, Mikea car vivant de la chasse et de la cueillette, etc. Si certains déplacements et assimilations plus faciles aujourd'hui qu'autrefois, grâce à la République et à la diminution des diversités économiques, peuvent le laisser évoquer, ce serait nier le poids de l'histoire, des rapports sociaux et des cultures que d'y adhérer totalement. Si un pêcheur peut aujourd'hui gagner Toliara et y vivre et par là devenir citadin et finalement perdre sa notion d'ethnie surtout si à la deuxième génération ses enfants gagnent Tananarive et deviennent Merina, il en était bien différemment autrefois. Par ailleurs, certains rapports sociaux à l'intérieur de l'île montrent que l'appartenance à une ethnie et/ou une caste, est encore bien vivante pour de nombreux malgaches.

La diversité est avant tout liée à la notion qu'en ont les sujets. Comme le rappelaient Rakotonirina et Poirier (1984), le groupe Sihanaka est formé des sujets qui se déclarent Sihanaka. Si une certaine homogénéisation est donc perceptible aujourd'hui sur l'île (nous sommes malgaches), il apparaît cependant qu'il existe pour les systèmes de parenté, de technologie, d'organisation politique, de la dévolution successorale, des rituels funéraires et des thèmes culturels d'importantes différences dont certaines (systèmes de parenté par exemple) ont des répercussions sur le pool génique des populations et participent à leur différenciation biologique. D'une façon générale, sur le pourtour côtier les groupements sont plutôt résidentiels et l'accent est mis sur la lignée paternelle. Ils reposent sur la solidarité de ce que les ethnologues appellent les germains et les vocabulaires distinguent au niveau essentiel de la première génération ascendante entre les « pères » membres du même lignage et les « frères de mères » appartenant à d'autres lignages. Sur les Hautes-Terres où il ne s'agit plus de sociétés lignagères segmentaires mais de communautés villageoises organisées sur une base territoriale qui a constitué des systèmes à tendance étatique. Les unités sociologiques pertinentes sont les villages et les groupements résidentiels où la solidarité des époux prend le pas sur celle des frères au sens large (Vérin 2000).

Ce foisonnement culturel permet de différencier différents groupes avec des modes de vie et des éléments culturels très différents. N'oublions pas tout de même que l'on trouvait à Madagascar à l'époque historique une organisation quasi-étatique sur les Hautes-Terres qui commerçait avec les groupes alentours et l'Océan Indien et une organisation en bandes dans nombre de sociétés de chasseurs cueilleurs... A l'époque coloniale on parlait souvent des « vingt tribus » et la République Malgache indépendante a repris avec quelques variantes la nomenclature de ces groupes ethniques qui avaient été traditionnellement reconnus. En réalité, le nombre de ces entités régionales qui ont leur propre spécificité culturelle est beaucoup plus élevé ; le nombre des ethnies se situe entre cinquante et soixante, certainement proche de cette dernière estimation (Rakotonirina &

Poirier 1984) (Rakotonirina et Poirier, 1984). Rien que dans le cadre de la présente étude par exemple, les Vezo et les Mikea, sont bien individualisés culturellement, alors qu'ils sont « officiellement » repris dans la tribu de l'ouest, les Sakalava (Goedefroit 1998; Koechlin 1975)

I.5. Le cadre linguistique : le Malagasy et ses origines

I.5.1. Le Malagasy : une langue austronésienne

Le Malagasy, langue unique parlée à Madagascar est une langue d'origine austronésienne dont la plus proche parenté est selon les premières hypothèses attribuée au Ma'anyan (Dahl 1951; 1977). Le Ma'anyan³, langue de la famille austronésienne, de la branche malayo-polynésienne appartient au rameau des langues Barito orientales (Figure 5). Dans les années 1970, Pierre Vérin rejoint cette hypothèse et attribue une parenté à plus de 90% du vocabulaire malagasy avec le Ma'anyan (Vérin 1970). De façon moins exclusive, d'autres linguistes ont une vue plus globale et préfèrent mettre l'accent sur le fait que le Malagasy est apparenté au Ma'anyan qui lui-même est à directement apparenté à différentes autres langues dont le Dunsun witu, Paku, Samihim ainsi que le Lawangan qui forment ensemble des sous-groupes linguistiques Sud-est Barito (Hudson 1967). Des réévaluations des différentes hypothèses tendent actuellement à rallier les linguistes qui ne considèrent plus un exclusif du Malagasy avec le Ma'anyan mais avec le groupe linguistique Sud-est Barito. D'ailleurs, Karl Adelaar a par exemple montré que le Malagasy contient de nombreux emprunts du Malais, du Javanais ainsi que des langues du Sud de Sulawesi (Adelaar 1995; Adelaar 1989a), Philippe Beaujard, (Beaujard 2003), montre des emprunts de l'Indonésie orientale dans les vocabulaires ethnobotanique. Les emprunts ou ce que le jargon linguistique anglo-saxon appelle « *loanwords* » (litt. emprunts

³ Les locuteurs actuels du Ma'anyan sont d'ailleurs encore localisés le long de la rivière Barito, dans la province sud-est du Kalimantan (Figure 4 *infra*).

linguistique) sont utilisés par les linguistes historiques afin de faire une approche comparative tout en faisant attention de ne pas conclure sur des liens génétiques.

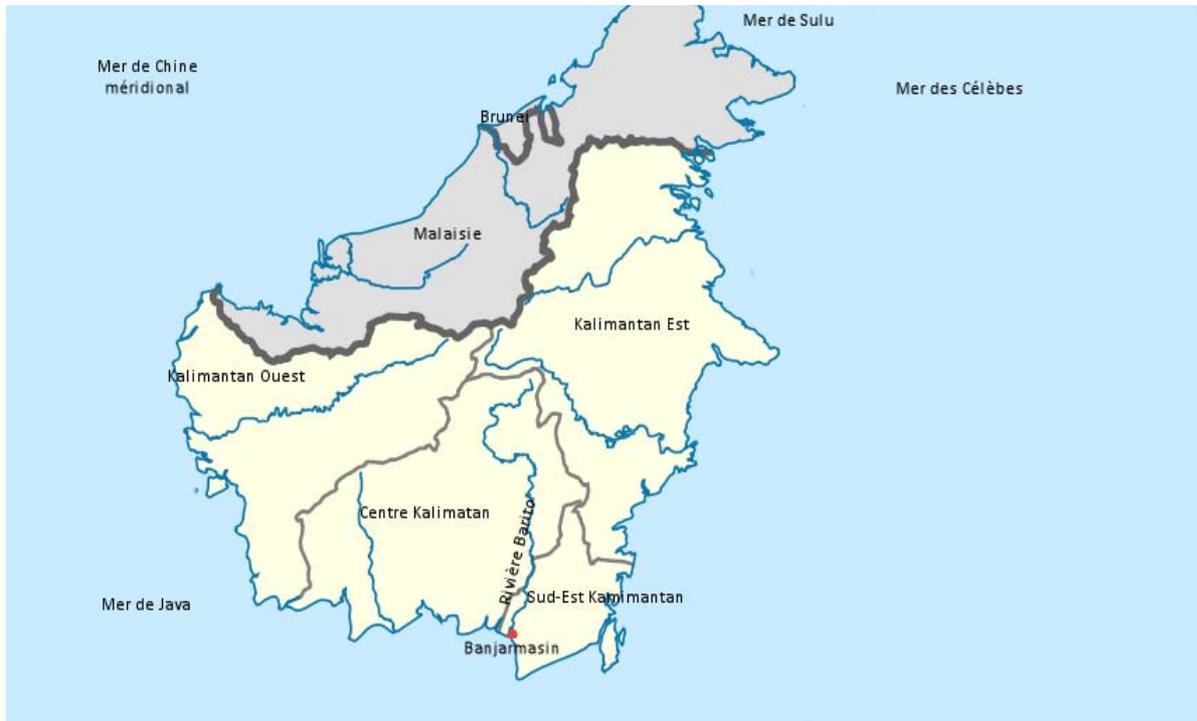


Figure 4 : Les provinces du Kalimantan (partie Indonésienne de l'île de Bornéo)

L'approche structurale des linguistes typologistes (par exemple (Red 2004) ne conduit pas aux mêmes hypothèses que celles des linguistes historiques (par exemple, Otto Dahl, K. (Adelaar 2009). En effet, ces classifications issues des études typologique trouvent dans la structure morphosyntaxique du Malagasy des origines proches du proto-austronésien. Le Malagasy semble en effet, selon cette discipline, plus « conservateur » que les langues du Sud-est Barito et évoquerait par là plus les structures des langues des Philippines, du Sabah, le Nord de Sulawesi et le Taiwan. Il s'agirait d'une structure type-Philippine pour les linguistes typologistes comme L.Reid et C.Liao (2004). Cette divergence soulève ainsi de très nombreuses questions car si la structure du Malagasy est ainsi proche du type Philippine, les vocabulaires sont largement plus proches du Ma'anyan qui comme l'ensemble du rameau Sud-est Barito est plutôt de structure type Ouest-Indonésien. Les typologistes expliquent cette divergence par le fait du contact de longue date ainsi que des influences avérées du Malais dans les langues Sud-est Barito. Dans cette hypothèse, les typologistes supposent donc que le Malagasy est resté conservateur car les migrations des

futurs locuteurs du Malagasy se seraient produites bien avant l'influence du Malais. Cette influence se serait produite de façon continue car les Malais essaïmaient de la région de Banjarmasin créant une véritable métropole dans le sud de Bornéo.

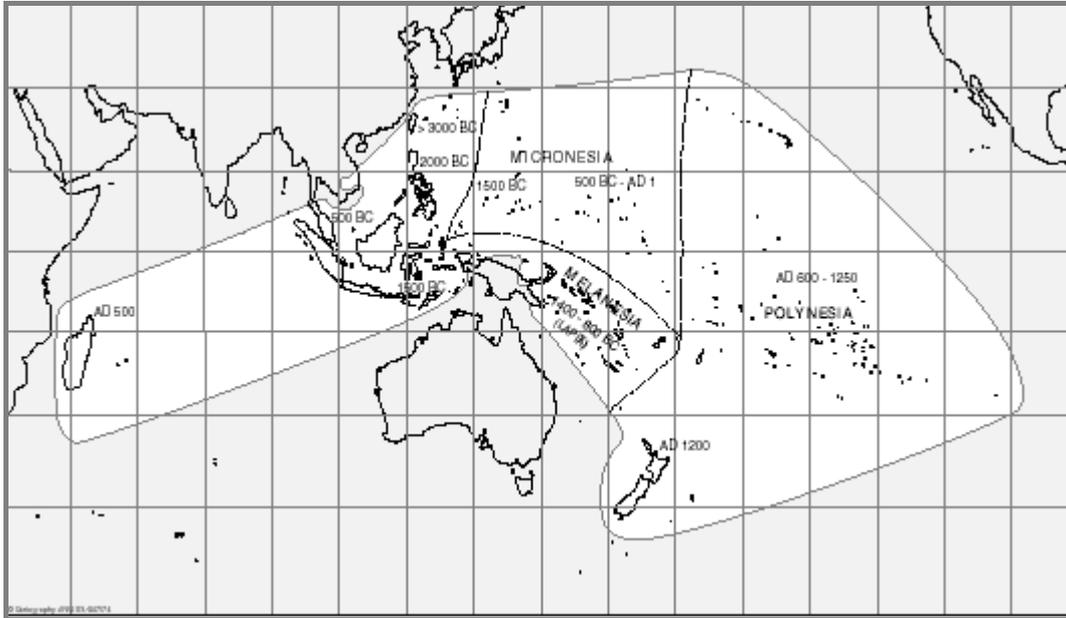


Figure 5 : L'aire de répartition des langues Austronésienne avec les datations archéologiques d'après Belwood et al.,,(2005)

I.5.2. Les emprunts⁴ ou influences

I.5.2.1. Les emprunts au Sanskrit et au Prâkrit

Les civilisations indonésiennes ont reçu des influences de l'Inde. En effet, du 7^e au 8^e siècle, de puissants empires maritimes, les thalassocraties de Sriwijaya, de Çailendra, de Mataram, Mojopahit et autres dominaient les circuits maritimes du grand archipel indonésien. Ces empires sont hindouisés, mais la datation des influences de l'Inde n'est pas très précise. Elle semble assez ancienne selon ce que des historiens avancent à travers la

⁴ En linguistique, et plus particulièrement en étymologie, lexicologie et linguistique comparée, on nomme emprunt lexical (ou, plus souvent, emprunt) le processus consistant, pour une langue, à introduire dans son lexique un terme venu d'une autre langue. L'emprunt peut être direct (une langue emprunte directement à une autre langue) ou bien indirect (une langue emprunte à une autre langue via une – ou plusieurs – langue vecteur). L'emprunt fait partie des moyens dont disposent les locuteurs pour accroître leur lexique, au même titre que le néologisme, la catachrèse et la dérivation. On se reportera à l'article Lexicalisation pour d'autres détails. http://fr.wikipedia.org/wiki/Emprunt_lexical.

découverte à Muara Kaman, dans l'Est de Bornéo, de stèles sacrées portant des inscriptions Sanskrites et datant de 400 ap J.-C. Si le contact avec le Sanskrit s'est amplifié dans toutes les langues de l'archipel, on ne dénombre qu'une quarantaine de mots d'origine sanskrite dans le Malagasy (Dahl 1951). D'après nombreux linguistes en effet, ces termes d'origine indienne dans le Malagasy ne seraient pas issus de contacts directs entre l'Inde et Madagascar. De ce fait, ils pensent que les ancêtres des Malgaches, originaire du sud de Bornéo auraient quitté l'Indonésie à l'époque où le Sanskrit et le Prâkrit n'avaient que de très légères influences. Karl Adelaar (1995) énonce par exemple un départ aux alentours du 5^e siècle.

Les linguistes, dont Otto Dahl, différencient, en effet de façon très précis deux couches Austronésiennes : la première est celle qui est héritée⁵ (les vocabulaires héritées du groupe Sud-est Barito) de celles qui sont empruntées en dehors du groupes Sud-est Barito, dans le contexte austronésien. Sous l'impulsion des premiers travaux de Otto Dahl en 1951, c'est Adelaar qui démontre identifie le premier ces emprunts. Parmi ces emprunts, le Malais, le Javanais, mais aussi le Bugis du Sulawesi du Sud.

1.5.2.2. Les emprunts au Malais

Les emprunts au Malais renseignent non seulement sur des origines de certaines cultures mais aussi les technologies employées, retrouvées à travers le Malagasy, mais apporte également des stratifications sur les origines des dialectes (ou variations régionales comme préfèrent le dire certains auteurs), ainsi que les périodes à partir de laquelle elles ont été empruntées. Ainsi, la plupart des emprunts Malais viennent du Sumatra Malais (Sriwijaya ?), tandis que certains ont des origines à Bornéo, probablement du Banjar Malais (Localisation sur la Carte des provinces de l'Archipel Indonésien Annexe III p36). Ces emprunts appartiennent souvent au domaine sémantique de la vie maritime (navigation, les vents, les directions cardinales)

⁵ A la différence des emprunts, les langues héritées sont celles qui permettent de prouver une parenté : le glissement inconscient d'une d'un mot a en mot b d'une langue A vers une langue B est un changement « naturel » permettant de prouver la parenté. Tandis que les emprunts signent une évolution non naturelle des langues : la prise consciente d'un mot d'une langue A par une langue B.

1.5.2.3. Les emprunts au Javanais

Moins important que le Malais, c'est surtout le Vieux Javanais qui tient une importante place dans le Malagasy. L'exemple le plus connu cité par Karl Adelaar est le préfixe honorifique Ra qui précède de très nombreux noms propres chez les Malgaches : **Razafindrazaka**, **Ranaivalona**, **Rakoto**, **Ratovo**... il semblerait cependant que c'est à travers des contacts anciens avec le Malais que le Vieux Javanais existe dans le Malagasy et qu'en réalité, bien que de nombreux mots dérivent clairement du Vieux Javanais, il est toujours très difficile à cerner de façon précise car souvent confondu avec le Vieux Malais. La présence du Sanskrit dans le Malagasy fait se demander aux linguistes historiques si c'est le Vieux Malais ou le Vieux Javanais qui aurait véhiculé ces mots du Sanskrit dans le Malagasy. Selon Adelaar cette question serait difficile à résoudre en raison de l'inégalité des documents historiques écrits en Vieux Javanais (du 8^e au 16^e siècle) et en Vieux Malais (7^e au 10^e siècle) mais d'après les documents existants, il se pourrait que ce soit à partir du vieux Javanais que le Sanskrit ait été véhiculé dans le Malagasy.

1.5.2.4. Les emprunts au Sulawesi du Sud

Le Bugis semble être le meilleur candidat des langues du Sulawesi du sud à avoir impacté les langues Sud-est Barito⁶. Cependant, du côté du Grand Archipel, les traces historiques indiquant le début des routes migratoires de ces communautés vers Bornéo ne sont pas claires. Ce que suggèrent surtout les emprunts des langues du Sulawesi du Sud dans le Malagasy, c'est l'apparition de contacts maritimes précoces entre les différentes communautés du Grand Archipel Indonésien et notamment entre Bornéo et le Sulawesi. De très bons navigateurs, ces Bugis semblaient même avoir établi des colonies dans la région Sud-est Barito. Certains chercheurs ont émis de nombreuses spéculations à travers les emprunts Bugis dans le Malagasy, notamment, celles parlant de contacts directs entre les navigateurs Bugis et Madagascar. Actuellement c'est une hypothèse que reste difficile à démontrer.

⁶ Les Malgaches se référaient eux-même comme étant des Buki, et cette dénomination semble être encore retrouvée dans le Swahili (Ottino, 1974).

1.5.2.5. Conclusions

En conclusion, Karl A. Adelaar (Adelaar 1995; Adelaar 2009) considère le Malais en première place des emprunts dans le Malagasy, particulièrement celui qui est parlé à Sumatra. Après le Malais vient le Javanais, le Sanskrit, et seulement après le Sulawesi du sud avec une part mineure. A aucun moment, la présence du Sanskrit dans le Malagasy ne reflèterait des contacts directs avec le sous-continent Indien.

Lorsque ces études de linguistique comparée sont confrontées aux données historiques, les Malais sont proposés comme étant des organisateurs des voyages vers l'ouest qui auraient emporté avec eux des immigrants parlant des langues du groupe Sud-est Barito. Ces migrations semblent avoir commencé vers le 5^e au 7^e ap J.-C. Une convergence d'arguments multidisciplinaires suggère par la suite que ce sont ces navigateurs Malais qui auraient transportés les locuteurs Sud-est Barito, qui seraient des subordonnés vers les côtes Est Africaines. D'après ces données, l'arrivée des Austronésiens sur Madagascar se serait produite, via le continent Africain, vers le 8^e siècle.

A travers ces données linguistiques :

- Le Malagasy aurait une parenté directe avec le Sud-est Barito, les groupes asiatiques à l'origine du peuplement humain de Madagascar pourraient être « multiethniques ».
- Les navigateurs malais se seraient établis sur les côtes est africaines. La rencontre entre les peuples aurait pu être à l'origine des premiers contacts entre la future langue malgache et des langues bantoues.
- Les premières phases de peuplement de Madagascar à grande échelle auraient commencé vers le 7^e au 8^e siècle.

I.5.3. Le Malagasy : langue austronésienne au contact de langues Bantoues

I.5.3.1. Contact ou substratum ?

Les points de repères chronologiques proposés pour le contact de langue Bantoue avec le futur Malagasy (via le Sud-est Barito et Malais) sont les suivants :

- Contact entre les locuteurs austronésiens⁷ et Sabaki, Swahili sur les côtes Est africaines.
- Contact avec les langues Comoriennes, au moment de ces phases d'installations, aux alentours du 8^e siècle.
- Ensuite, via les arrivées arabes entre le 12^e jusqu'au 19^e siècle ;
- Via les arrivées anglaises vers le 19^e siècle suivies ensuite des françaises.

Si Otto Dahl (1957) parle de substratum Bantou dans le Malagasy, d'autres auteurs préfèrent parler de contact et d'emprunt, et certains autres auteurs parlent de créolisation. La combinaison des deux groupes linguistique ne s'est en effet pas produite de façon égale dans le sens où c'est la langue austronésienne qui est devenue *lingua franca* absorbant des mots bantous. La majorité des influences bantoues dans le Malagasy sont essentiellement du Sabaki. Il s'agit d'une langue bien individualisée, parlée par des groupes du même nom qui sont à l'origine du Swahili et qui une fois arrivés sur les côtes de l'Océan Indien se seraient adaptés à un mode de vie maritime⁸. En fait différentes hypothèses sur le substratum et/ou le contact sont actuellement émises :

- (i) l'arrivée des Austronésien ne se serait pas faite via le continent africain mais ils seraient arrivés directement sur Madagascar. La rencontre entre ces migrants locuteurs austronésiens et des groupes bantous ayant déjà

⁷ Certains emprunts Malais intéressent ensuite les linguistes et leur permettent de penser que ces Malais seraient arrivés de façon continue car se seraient produites après le contact avec le Bantou.

⁸ Notons cependant que vers le 3^e siècle, certains groupes installés sur les côtes est-africaines de l'Océan Indien commerçaient déjà avec les gens venus de la mer rouge selon le récit du Périple de la mer Erythrée.

colonisé Madagascar serait alors le schéma approprié de la colonisation de l'île.

- (ii) les austronésiens sont d'abord arrivés sur les côtes est-africaines et seraient rentrés en contacts avec les Sabaki (précurseurs du Swahili) pendant un certain moment. A l'heure actuelle, cette dernière hypothèse est de plus en plus privilégiée (cf. *infra*) d'autant plus que certaines traces des Austronésiens sont déjà retrouvées en Afrique de l'Est dès l'an 0 de l'ère chrétienne (Adelaar 2006; Beaujard 2007; Blench 1996). Les plus tangibles à l'heure actuelle seraient les découvertes par Walsh de très nombreux termes nautiques dans le Swahili.

1.5.3.2. Les vocabulaires hérités du bantou

En 2007, Blench a effectué une approche détaillée des origines des noms des animaux domestiques (chèvre, porc, cheval...) (Blench 2007). Ils semblent avoir été hérités directement du bantou et il ya une absence presque totale de noms austronésiens pour ces animaux ; il en serait de même (étude en cours de Walsh, cité en communication personnelle par Roger Blench) pour les noms des animaux sauvages.

1.6. Le cadre démographique

Estimer la population de Madagascar aux différentes époques est une gageure dans la mesure où les données sont rares, les estimations ont été finalement peu tentées et certaines sont totalement irréalistes.

1.6.1. Deux chiffres, une estimation, un modèle

Une fois ces réserves effectuées, la question qui se pose est de savoir si aucune tentative n'est possible ou si un ou des modèles peuvent être proposés. En fait, deux éléments de départ sont assez intéressants. Premièrement, la démographie actuelle est connue et des dénombrements ont été effectués à l'époque coloniale. Malgré leurs imprécisions, les lois de la démographie nous permettent déjà de vérifier s'il existe une cohérence entre les deux. Par ailleurs une estimation a été réalisée en 1650 par les missionnaires et pour elle aussi, sa cohérence peut être testée par rapport aux données coloniales. Pour les périodes antérieures seules des modélisations, que l'on peut confronter aux données archéologiques sont possibles. L'exercice peut sembler périlleux, mais il vaut cependant la peine d'être tenté non pas comme « vérité absolue » mais comme hypothèse démographique à confronter aux interprétations génétiques.

En ce qui concerne la population de Madagascar, elle était d'après les statistiques de l'ONU de 18.6 millions d'habitants en 2005 et elle était de 4 100 000 millions en 1941 et 2 600 000 millions en 1905 (Deschamps 1947). La démographie actuelle résulte de recensement réalisé par les chefs Fokontany (élu du peuple dans chaque village) qui dénombrent les sujets (enfants compris) et envoient leurs relevés aux autorités de tutelle. Il est probable qu'une partie, somme toute négligeable de la population (derniers chasseurs-cueilleurs par exemple) échappe à ce recensement. Les chiffres de 4 100 000 et de 2 600 000 millions relèvent de l'administration coloniale française. La colonie se révélant très tôt une colonie d'exploitation, les informations sur les populations sont indispensables à l'autorité qui doit savoir combien de travailleurs mais également de contribuables elle peut escompter. Ainsi dès 1895, alors que l'île est encore sous protectorat - protectorat français théorique depuis 1885 mais rendu effectif à partir du 1^{er} octobre 1896 transformant l'île à une colonie - un premier recensement est ordonné renseignant sur le nombre d'homme, de femmes de 18 ans et plus, d'enfants distinguant les nobles, les non-nobles et les esclaves. L'objectif est fiscal. Les premières statistiques arrivent dès le début de l'année 1896. Les dénombrements seront exigés durant toute la

colonisation. Malgré les difficultés que rencontrent cette nouvelle administration, la conjecture historique : bouleversements sociaux et politiques ; l'abolition de l'esclavage en 1896 entraînant de lourdes conséquences démographiques, la structure de la population à laquelle les officiers ainsi que les administrateurs coloniaux n'était pas habitués, les statistiques sont déjà relativement bien établies vers le début du 20^e siècle et ce grâce de nombreuses mesures de l'administration coloniale. Par exemple, à la fin du 19^e siècle, Gallieni donnait un taux de mortalité de 0-5 ans de 40% qui est considéré comme un taux de mortalité archaïque, et qui va dans le sens de ce qui pouvait se passer dans la réalité, preuve que les administrateurs n'avaient peut-être pas une vue aussi faussée du terrain. Il faut toutefois noter que pour la fin du 19^e siècle, les chiffres donnés ne peuvent véritablement certainement couvrir que les deux tiers de l'île, ceux qui étaient effectivement sous contrôle. Les autres zones, qui comptaient les territoires Vezo et les Mikea ne faisaient pas l'objet de dénombrement et certaines étaient considérées comme désertes, ce qui peut se comprendre, la démographie des chasseurs-cueilleurs étant bien inférieur à celle des agriculteurs (Ammerman & Cavalli-Sforza 1984). A côté des officiers, des administrateurs, les services médicaux avaient également pour obligation d'effectuer des recensements. Parmi les informations démographiques de l'époque, une fondation qui se nomme l'AMI « l'Assistance médicale Indigène » fournit des données démographiques d'intérêt au moins aussi intéressantes que celles de l'administration coloniale. En recueillant les statistiques des autres services, elle fait des analyses et interprétations sérieuses des données. Cette fondation gagne assez rapidement toute l'île en prenant soin de s'installer dans les régions périphériques laissées auparavant à l'abandon, et ce durant les premières décennies du 20^e siècle (Paillard 1987). De ces faits et mesures, liés à une implantation stratégique et minutieuse de l'administration coloniale prenant des mesures politiques bien avant la date effective du protectorat, on peut considérer de façon générale, malgré les premières difficultés énoncées, que les recensements démographiques sont aussi sérieux et réguliers que les recensements actuels et ce depuis précisément l'année 1901, date des premiers documents du gouvernement général (Galibert 2007).

En ce qui concerne les données antérieures, bien peu sont disponibles. La royauté merina effectuait des recensements mais elle n'en avait pas totalement les moyens d'entreprendre des dénombrements sérieux. D'ailleurs, à l'époque de l'intrusion des français, elle ne contrôlait que deux-tiers de l'île. Restent à disposition des évaluations contradictoires faites par des voyageurs. Toutefois au milieu du 17^e siècle, des missionnaires lazaristes ont (1642-1674) estimé la population de la grande île à 400 000 habitants. Leur approche « quasi-anthropologique » de la population (Galibert 2007; Poirier 1962) jointe à leur volonté d'évangélisation permettent de considérer ce chiffre comme un jalon intéressant. On notera toutefois que dans les sociétés ne connaissant ni les vaccinations, ni les progrès de l'hygiène et de la médecine (apparus en Europe au cours du 19^e siècle), sur le long terme, la mortalité entre 0 et 1 an représente sensiblement le tiers des naissances (Crubezy *et al.*, 2007). Par ailleurs, comme leurs successeurs, il est possible que les lazaristes n'apprécient en fait que les deux tiers de l'île. Dans ce cas, une estimation entre 400 000 et 600 000 sujets semble plus facilement acceptable. Nous notons ici qu'en raison de la superficie de l'île, un tel chiffre semble tout à fait insignifiant. D'ailleurs, même les premières estimations du début de l'année 1896, bien qu'incomplètes, confirment une densité de population bien inférieure aux estimations de voyageurs (les données dont l'administration disposait comme référence jusque là). Le Gouverneur Général Gallieni, tout comme son prédécesseur admet que l'île est trop peu peuplée pour atteindre les rentabilités espérées de l'exploitation. On parle beaucoup au début du 20^e siècle d'une île sous-peuplée (Ravelonahina 1902), de dépeuplement (mortalité élevée due aux épidémies) et de repeuplement de l'île. La mortalité infantile étant élevée, il faudrait passer les premières décennies de ce début de siècle pour observer les premières progressions, lente progression (sur vingt-trois provinces, vingt et une voient leur population augmenter, les deux autres perdant leur population par émigration) (Ammerman & Cavalli-Sforza 1984) .

En prenant comme référence le modèle de croissance logistique très commun dans les populations mondiales (Ammerman et Cavalli-Sforza, 1984) nous avons calculé un taux d'accroissement annuel de la population d'une part entre 1905 et 1941, d'autre part entre

1650 (milieu du 17^e siècle pris comme référence par les lazaristes) et 1905. Entre 1905 et 1941, la croissance est de 1.27% et de 0.58% à 0.74% de 1650-1905 suivant que l'on considère les chiffres de 600 000 et de 400 000 habitants.

1.6.2. La croissance de la population

La croissance entre 1905 et 1941 est une croissance relativement élevée conforme de ce que l'on peut attendre d'une population dans une phase de début de transition démographique (Crubézy *et al.*, 2008). Les mesures de recensement prises par l'administration coloniale étaient naturellement fiscales mais elles se voulaient aussi politiquement populationniste et peut-être philanthropiques grâce à l'amélioration des conditions d'hygiène et de santé. Ces améliorations sanitaires commençaient par la mise en place d'un réseau médical ; la gratuité des soins délivrés par ces services ont été très efficaces pour lutter contre les épidémies. La variole qui cause de gros dégâts en 1904 sera en 1908 considérée comme ayant pratiquement disparu⁹ ; des campagnes de vaccination sont organisées par l'Institut Pasteur pour lutter contre la variole ainsi que la rage (préparation locale) ; Girard et Robic ont vaincu la peste en mettant au point leur vaccin¹⁰. Des campagnes de lutte contre le paludisme par des injections de quinine, lutte contre les épidémies de grippe, de maladies vénériennes telle la syphilis... Ces mesures constituaient de véritables accalmies pour la population et semblent se traduire indiscutablement sur les statistiques. Certes en 35 ans, l'accroissement reste faible mais il est assez régulier.

L'estimation de (1650-1905) 0.58%-0.74% est un taux de croissance naturel conforme à ce qui est généralement estimé (0.6%) pour les populations d'agriculteurs pratiquant une agriculture sur brûlis, dans les territoires en partie vierge, naturellement régénérés (Ammerman & Cavalli-Sforza 1984). Notons que ce taux est inférieur par exemple à celui des Vikings quand ils sont arrivés en Islande, dans un milieu a priori moins facile à

⁹ Rapport général du service de la santé, 1908. ARDM , H 2.

¹⁰ <http://www.pasteur-international.org/Publications/Atlaspeste/10historique.pdf>

l'exploitation agricole que Madagascar. Il faut tenir compte aussi qu'entre le 17^e et le 19^e siècle, l'île importa des esclaves certes mais qu'une partie de sa population fut aussi exilée et que l'île connût d'importantes épidémies au 19^e siècle. Si l'on suppose que l'île ait perdu entre les maladies, les guerres (qui envoyaient les prisonniers en esclavage), un tiers de sa population (cas de l'Europe au cours de la grande peste de 1348 puis des événements qui suivirent), il aurait pu y avoir trois millions et quatre cent milles personnes en 1905, ce qui renverrait alors à un taux d'accroissement de 0,68% par an (avec 600 000 sujets en 1650) à 0,84% par an (avec 400 000 sujets en 1650). Toutes ces estimations de croissance annuelle sont conformes à ce que l'on peut attendre d'une population d'agriculteurs évoluant dans un milieu quasiment vierge.

En partant du fait que l'estimation de la population entre 400 000 et 600 000 habitants au milieu du 17^e siècle est recevable pour Madagascar ; compte tenu du sérieux des lazaristes (cf. *supra*) et des fourchettes de pourcentages de croissance en accord avec ce qui est régulièrement proposée pour ce type de société (Grubézy *et al.*, 2005), nous avons élaboré un modèle démographique estimant la population à différentes époques en postulant une croissance régulière de population essentiellement agricole confrontée à un milieu de savanes et de forêts. Grâce à ce modèle logistique, nous avons tenté d'estimer la population à trois moments cruciaux du peuplement repérés par l'archéologie (Dewar & Wright 1993) et des études palynologiques (Burney *et al.*, 2003) : Le tout début de notre ère avec les premières traces formellement attestées de l'occupation humaine ; le 8^e/9^e siècle avec les plus anciennes traces d'occupation humaine continue ; le 12^e /13^e siècle avec des vagues austronésiennes (Exemple de la vague des Zafiraminia attestée par la tradition orale).

Il apparaît ainsi qu'avec 400 000 à 600 000 sujets en 1650, la population malgache pouvaient compter de 20 à 30 000 personnes au 12^e et 13^e siècle mais que le nombre de sujet en l'an 800 devait être au plus de quelques milliers, et qu'il y a 2000 ans, la population de l'île n'était pas permanente (contacts épisodiques), soit excessivement réduite, soit dispersée et d'un mode de vie totalement différent à celui de l'agriculture,

chasseur-cueilleur par exemple avec des inférences démographiques totalement différentes. Notons par ailleurs que ce type de modèle postule une croissance constante de la population sur le long terme et qu'il ne peut être pris qu'à titre indicatif.

I.7. Le cadre environnemental

Les changements d'environnement à Madagascar, reflets de la pression démographique, peuvent être appréciés par les études s'intéressant à l'évolution de la flore et de la faune. Les études archéologiques et historiques peuvent permettre d'envisager les causes à l'origine de la pression anthropique.

I.7.1. La faune

L'évolution de la faune continentale a Madagascar a été magistralement résumée par De Planhol (De Planholn 2004). Il montre comment la grande faune séparée très tôt du continent africain et qui présente des traits d'individualisme accusé a disparu récemment. En effet, la faune actuelle est réduite par rapport à il y a quelques siècles et l'extinction de la grande faune malgache est manifestement contemporaine des deux derniers millénaires. L'Hippopotame existait encore vers la fin du premier millénaire et l'*Aepyornis major*, oiseau coureur pouvant atteindre 2,7m de taille existait encore au 17^e siècle. Certains grands lémuriers ont vécu jusqu'après l'an mil (Burney 1993) et nombre de grands animaux sont encore évoqués dans les mythes autochtones. En fait ce sont les grandes espèces, fragilisées par leur moindre densité et leur plus long cycle de reproduction, qui ont disparu, essentiellement au cours du dernier millénaire. « Madagascar a été par certains côtés un Nouveau-Monde, mais où la faune a été soumise à une pression somme toute assez faible ». A l'exception des grandes chasses royales ostentatoires de souverains comme Radama 1er en 1824, les processus d'extinction semblent liés à des actions indirectes (De Planhol, 2004, p 828). La dégradation du tapis forestier, qui a considérablement reculé, a été la cause principale du recul des lémuriers et la déforestation a également été invoquée pour l'extinction d'animaux aquatiques en raison

de la libération de grandes quantités d'oxyde de fer dans l'eau. Il faut toutefois noter que les lémuriens ont été chassés, parfois de façon massive (Perez *et al.*, 2005), et que ceux qui ont essentiellement disparu sont ceux de grande taille, à déplacement lent, vivant sur le sol et diurnes. Sans arme à feu l'*Aepyornis major* était difficile à chasser mais la nidification de ces grands oiseaux dans les sables littoraux rendait leurs œufs vulnérables et ils étaient consommés par l'homme. Les plus anciens indices de chasse, qui sont aussi les plus anciens indices d'une présence humaine attestée directement dans l'île remontent actuellement à 350 av J.-C dans le Sud-ouest (site Taolambiby au 2325 ± 43 ans : 350 av J.-C) (Perez *et al.*, 2005) avec un radius de *Paleopropithecus ingens* qui présente des traces de découpes réalisées à partir d'objets métalliques. Sur cette même côte plusieurs fémurs d'hippopotame nain (*Hyppopotamus lemerlei*) aujourd'hui disparu présente des traces réalisées par l'homme toujours avec des outils en fer (Macphee & Burney 1991). Un fémur à Ambolisatra (Sud-ouest) a fourni une datation 1970 ± 90 ans BP (cal 60 av J.-C – 130 ap J.-C) soit le 1^{er} siècle de notre ère et un autre à Lambohara 1740 ± 50 B.P. soit le 4^e siècle de notre ère.

1.7.2. La flore

Les premières apparitions de pollen de plantes introduites, comme le *Cannabis humulus* à Tritrivakely dans le centre (Burney 1987; Gasse 1998) datent du début de notre ère. Dans le sud-ouest de l'île un niveau de sédiments daté 1890 ± 90 B.P. (cal 150 et 190 ap J.-C) (Cal 30 av J.-C. – 410 ap J.-C), montre une transformation de la végétation naturelle avec un brusque accroissement des graminées et un déclin drastique des espèces forestières, en association à un pic de présence de particules de charbon dans les sédiments (signalement des feux importants) (Burney *et al.*, 2004). Toujours dans le cadre paléobotanique, dans les milieux sédimentaires, de véritables indices de l'évolution de la biomasse des grands herbivores sont couramment utilisées par des paléobotanistes en l'occurrence la *Sporormiella sp.*. Il s'agit d'une spore de champignon coprophile associée au fumier des herbivores. L'analyse de sa biomasse offre la possibilité de restituer une image locale des extinctions de mégafaune ainsi que des activités pastorales. Ainsi, une diminution

importante de cette spore est constatée vers les premiers siècles de notre ère dans les environs des sites paléontologiques du sud-ouest précédemment cités (Ambolisatra). (1720 ± 40 yr BP (Cal. 230-410 ap J.-C) Ce phénomène signale un déclin important des herbivores. Il est suivi de pics importants de présence de particules de charbon dans le sol.

Sur les Hautes-Terres, la mosaïque de savanes et de forêts qui s'était établie pendant l'holocène se transforme il y a environ 1300 ans : dans l'Itasy et peut-être un peu plus tôt dans le Vakinankaratra, des sédiments montrent une augmentation du pollen de graminées, une réduction du pollen des espèces forestières et un accroissement de charbon sans doute du fait d'une présence humaine. Burney attribue ces bouleversements aux pasteurs. Toujours sur les Hautes-Terres, au lac Tritrivakely, des recherches sur le pollen ont mis en évidence, avec une datation 1240 ± 100 B.P. (Cal 630-1000 ap J.-C.)² (Burney, 1987b), la présence de chanvre indien, juste avant une augmentation du charbon dans les sédiments datée à 1400 B.P. (7^e siècle de notre ère). Au Lac Kavitaha, le chanvre est présent dès 500 ap J.C. et D.A Burney en déduit une probable présence humaine sur les Hautes-Terres vers 500 ap J.C. (Burney 1987). Il est toutefois possible de songer aussi à une dispersion du pollen par les oiseaux de l'Afrique à Madagascar même si sa présence à la fois au 6^e et au 7^e siècle, à la fois à l'Itasy et au Vakinankaratra, incite à croire à un lien avec une présence humaine. Dans le nord-ouest, l'augmentation du pic de présence de charbon n'apparaît pas avant 710 ± 110 B.P. (Cal 1050-1430 ap J.-C.). Le site à partir duquel on a cette datation est Benavony, une forêt humide de plaine.

Un brutal changement environnemental est enregistré vers l'an 1000 et dans la période de 1000-1100 ap. J.-C. sur les Hautes-Terres dans l'Itasy et le Vakinankaratra (accroissement des charbons dans le sédiment associé à une réduction du pollen des espèces forestières et une augmentation du pollen de graminées). R.E. Dewar associe ces bouleversements écologiques à l'arrivée dans l'Ouest et le nord-ouest de nouveaux groupes humains pratiquant l'élevage. Selon l'auteur, ce groupe serait venu de la côte Est-africaine et serait peut-être parvenu jusque sur les Hautes-Terres. Sur le plan archéologique, alors que des

sites marquent l'arrivée de migrants sur la côte Nord-est et Nord-ouest comme on l'a signalé (les sites du 8^e pour la phase Sandrakatsy et du 13^e pour Vohémar dans le Nord-est, les sites de Mahilaka du 11^e au 14^e siècle dans le Nord-ouest) les arrivées vers l'intérieur des terres sont relevées par Burney D.A. qui note vers au moins le 12^e – 13^e siècle, concomitante des arrivées des migrants, une intensification des changements environnementaux dans l'Itasy. Ce sont des signes de croissance démographique et peut-être de l'arrivée de nouvelles populations.

II. LES OCCUPATIONS HUMAINES, LA CHRONOLOGIE

II.1. La période préhistorique

La période préhistorique commence avec les plus anciens indices de chasse (cf. *supra*) à 350 av J.-C. dans le Sud-ouest (site Taolambiby au 2325 ± 43 ans : 350 av J.-C.) (Perez *et al.*, 2005) avec un radius de *Paleopropithecus ingens* qui présente des traces de découpe réalisées à partir d'objets métalliques. Dans l'extrême nord de l'île, dans la gorge d'Andavakoera à Lakaton'i Anja deux morceaux de charbon ont donné des datations qui renvoient au premier millénaire (1680 B.P. ± 65 ans : Cal 250-590 ap J.-C. et 1300 B.P ± 80 ans : Cal 640-970 ap J.-C.) ce qui a pu être interprété comme une halte temporaire de chasseurs cueilleurs. Sur la question des origines de ces migrants, on n'a pas réellement d'éléments de réponse très probants. Il est difficile d'imaginer les locuteurs bantous étant donné qu'ils n'avaient pas encore atteint les côtes est-africaines à cette époque. Les pasteurs locuteurs couchitiques à l'intérieur du continent ne semblent pas non plus être les meilleurs candidats. Roger Blench (Blench 2007) replace cette idée dans le débat bien que les données demeurent indirectes : A cette époque, les côtes du Mozambique étaient déjà occupées depuis longtemps par des peuples d'origine inconnue actuellement. Les meilleurs candidats semblent être, selon Roger Blench, les groupes Hadza et Sandawe, ainsi que d'autre groupes plus au Nord comme les Dahalo et Ongota qui sont des groupes de chasseurs-cueilleurs non bantous et dont les descendants sont actuellement retrouvés

en Tanzanie (Blench 2006). Bien qu'il n'existe aucune preuve ethnologique de migrations de groupes traversant le canal de Mozambique, de manière indirecte, on sait que de nombreuses voyages sophistiquées ont déjà été pratiquées dès -30 000 ans (Spriggs 1997). Les navigations de pleine mer ayant déjà été entamées dès le début de l'Holocène dans la mer Méditerranée durant la période mésolithique. On n'a ainsi aucun mal à postuler de tels voyages dans le canal de Mozambique, par des groupes côtiers africains. Un des autres arguments qui irait dans le sens de groupes anciens du Mozambique provient des études des musicologues et auxquels les disciplines classiques ne sont pas préparés sont ceux des ethnomusicologues. Des ethnomusicologues ont classifié le type polyphonique des Mikea (chasseurs-cueilleurs et agriculteurs du Sud-ouest de Madagascar) de façon très distincte et bien défini mais atypique de ceux des autres groupes Malgaches (Ocora 1997; Olivier & Fürniss 1999). Cette polyphonie a en effet conservé une technique de chant polyphonique en hoquet et voix de Fausset (voix de tête ou falsetto en italien) qui n'est retrouvé actuellement que chez les pygmées d'Afrique central dont les Twa ainsi que chez des groupes khoisans. Les musicologues expliquent alors que la probabilité que des musiques similaires puissent évoluer par « chance » est extrêmement minimale et qu'il s'agirait plutôt d'un héritage qu'une évolution parallèle.

II.2. La période protohistorique du 8^e au 10^e siècle

La période protohistorique commence aux 8^e au 10^e siècle à Nosy Mangabe (occupé dès le 4^e siècle) avec les plus anciennes traces directes d'occupation humaine continue. Des circuits économiques semblent être établis comme le suggèrent les objets importés trouvés sur place, des poteries connues aux Comores et pouvant être originaires de l'Asie du Sud-est (Vérin & Wright 1999), des perles et des céramiques chinoises. De véritables productions locales d'objets en fer (scories de fer en grande quantité), d'objets et de fragments en chloritoschiste et de poteries témoignent d'un dynamisme économique naissant. S'ajoute à cela la modification de la couverture végétale qui pouvait être due à des essarts à partir du 8^e siècle au moins (Wright 1992). En descendant 80km plus au sud,

dans la baie d'Antongil, le village de Sandrakatsy (8^e - 10^e siècle) dans la rivière Mananara Nord témoigne aussi du travail du fer et du chloritoschiste (structure de fonderie et bassin pour le chloritoschiste). Sandrakatsy est un village central associé à quelques hameaux satellites sur les terrasses de la rivière et près de son l'embouchure. Une fosse remplie de scories, de fragments de chloritoschiste ainsi que de charbon a permis deux datations C14 de la fin du premier millénaire (1140 B.P. ± 60 ans - Cal 970 ap J.-C en fait Cal 790-1030 ap J.-C. et 1240B.P. ± 50 ans - Cal 870 ap J.-C. en fait 690-980 ap J.-C.). A partir de cette époque, dite de Nosy Mangabe des circuits commerciaux naissent dans l'île dans sa partie Nord et de nouvelles activités économiques se développent. Elles intègrent l'île dans le réseau commercial de la partie ouest de l'Océan Indien.

Période ancienne du 1^{er} au 9^e siècle

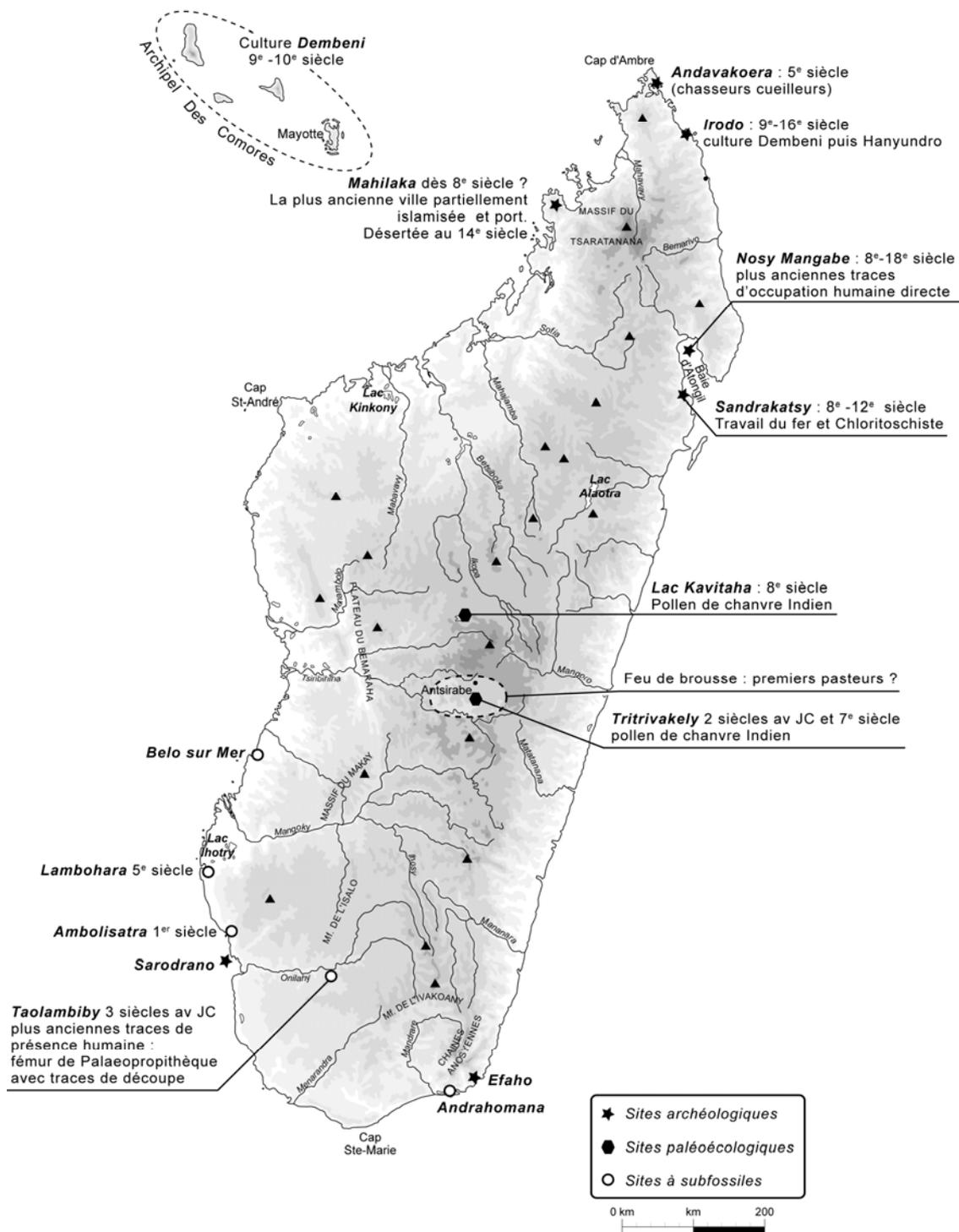


Figure 6 : Sites archéologiques de la période proto-historique (adaptation de carte de (Beaujard 2003))

II.3. Du 9^e à la moitié du 14^e siècle

Du 9^e siècle à la moitié du 14^e siècle, cinq grands ensembles culturels céramiques avec des affinités géographiques sont retrouvés dans l'île (Figure 7) :

- au Nord-ouest, Mahilaka. C'est un comptoir dont la fondation remonterait au 8^e siècle (Radimilahy 1990; 1993) mais reste discutée. Il s'agit de la plus ancienne ville partiellement islamisée et le plus ancien centre et port connu (Radimilahy 1998). Les vestiges d'une fondation de mosquée (Vérin 1986) ont été mises au jour, ses décorations sont semblables à celles retrouvées sur les côtes orientales Africaines ainsi qu'aux Comores vers le 14^e siècle. Quelques autres fondations en dur y ont été trouvées ainsi que des vestiges de résidence non permanentes. Les archéologues avancent une population de 3500 à 17500 habitants selon qu'il considèrent une faible (50 hab./ha) ou haute (250 hab./ha) densité de population. Elle témoigne d'importants réseaux commerciaux par les nombreuses céramiques, outils métalliques et verreries importées. Ses extensions regroupent des réseaux de hameaux satellites (agriculteurs et pêcheurs). Elle est supposée représenter la zone de départ pour l'exportation du fer ainsi que du chloritoschiste qui est retrouvé aux Comores et sur les côtes Est-africaines aux mêmes époques. Vers la fin du 14^e siècle, Mahilaka ainsi que les villages aux alentours semblent avoir été désertés. Ce site semble porter toutes les caractéristiques d'un comptoir qui connaît son temps de gloire commercial mais qui semble avoir été abandonné quelques siècles plus tard, probablement (à cause d'une ville plus concurrente ?).

- au Nord-est Irodo. En fait, de nombreux sites ont été fouillés dans la baie d'Antsiranana (extrême nord de l'île) avec une concentration d'une quarantaine d'entre eux datés du 9^e au 13^e siècle essentiellement dans des grottes et des abris rocheux. Toutefois à Irodo, une datation du 9^e siècle (Battistini & Vérin 1966) a été obtenue. Ce site ne possède que de rares céramiques importées dont un fragment de céramique de type sassano-islamique de la culture Dembeni développée aux Comores entre le 9^e siècle et le 11^e siècle (Vérin 1986). De nombreux fragments de chloritoschiste ayant servi de poids pour les filets, des structures de fonderies de fer ainsi que des scories y ont été également

mis au jour. Ensuite, deux sites à Lakaton'i Anja ont révélé des restes humains associés à des céramiques *sgraffiato* (technique du Moyen-orient du 9^e siècle). Ils semblent avoir été occupés entre fin 10^e et début 11^e siècle (datation C14). Ces différents sites du Nord, y compris Mahilaka et Irodo, possèdent quelques similarités dans la céramique locale à partir du 12^e et 13^e siècle, ils partagent les mêmes ensembles d'importation. Les sites semblent avoir été occupés durant de longues périodes et de façons plus importantes durant le 12^e au 14^e siècle.

- au Sud-est, Maliovola. Il s'agit du site le plus ancien de la côte Est daté du 9^e au 13^e siècle quoiqu'un site indique une datation C14 au 9^e ou 10^e siècle (Wright 1993b). On relève deux communautés voisines : les gens de Mokala vivaient essentiellement grâce à la pêche et à la capture de tenrecs ; les Maliovola cultivaient les rizières sur le bord de la rivière Efaho. Les deux sites contenaient des scories de fer. Les uns et les autres avaient les mêmes ensembles céramiques mais ne semblent pas avoir d'échanges ni de contacts avec aucune autre région de l'île. A Maliovola, la terrasse semble avoir été utilisée pour une culture de marais bien qu'il n'y ait pas de traces cultigènes trouvées. La taille des occupations laisse penser à des sociétés peu complexes non-hiérarchiques. On constate une coexistence de groupes de chasseurs-cueilleurs et d'agriculteurs pour les mêmes époques.

- au Sud-est, le site d'Andranosoa daté entre 12^e et le 13^e siècle : 920 B.P. ± 90 ans (1180 ap J.-C. (1000-1290 ap J.-C.) et 730 B.P. ± 90 ans (1300 ap J.-C. (1190-1430 ap J.-C.) (Heurtebize 1986). Andranosoa est au confluent de la rivière Andranosoa et Manambovo et s'étend sur une surface linéaire de 30ha. Les habitants étaient des pasteurs qui devaient aussi pratiquer la chasse et la cueillette (os de mouton, de chèvre et un peu de bétail retrouvés) (Rakotoarisoa 1993; Rakotoarisoa 1998).

Les productions céramiques locales renvoient aux mêmes traditions que celles des Maliovola. On note par contre la présence de céramiques importées (poteries en grès chinoises, porcelaine blanc...). On soupçonne une différence de niveau de vie des

résidents par la concentration d'objet en fer, de céramiques importées mais aussi de bétail bien centralisé. Il n'y a cependant pas de preuve d'extension du site ni d'occupation après le 14^e siècle. Déclin après la phase Andranosoa ? Contemporain de cette phase, a été fouillé Talaky, un campement de pêcheurs au sud de la rivière Manambovo (Battistini 1996; Vérin 1970) avec des datations C14 840 B.P. ± 80 ans Cal 1250 ap J.-C. (1040-1380 ap J.-C.) contemporaines à la phase Andranosoa. Les fouilles n'ont révélé que des pâtes céramiques grossières, des hameçons en fer ainsi que des harpons. Il n'y a aucune céramique importée.

- dans le centre de l'île, à Fiekena il y a une occupation humaine caractérisée par des communautés restreintes installées dans des lieux peu élevés et facile d'accès. Ces emplacements témoignent d'activités agricoles probables, la riziculture irriguée ainsi que d'autres cultures de marais, bien qu'il n'y a pas de signe direct de production de riz mais une exploitation probable du fond de vallée (Wetterstom & Wright 1992). Les archéologues considèrent ces communautés comme les premières agricoles. Le fer y est exploité à un endroit isolé. Les villages sont de petite taille de 1-2 ha entourés chacun de fossé de 1 à 2m seulement, pour le contrôle du bétail, le zébu notamment. Il ne semble pas y avoir de différenciation du niveau économique. Les céramiques trouvées sont différentes de celles des autres pôles géographiques. Il y a toutefois des poteries semblables à celles trouvées à Maliovola (relation entre les deux communautés ?). Il y a des céramiques importées comme celles du nord-est, des graffitos et des jarres en pierre de l'extrême Est, des fragments de bols verts en verre. Ces agriculteurs pourraient provenir des forêts de l'Est si l'on considère qu'il s'agit d'austronésiens qui sont arrivés à cet endroit.

Période moyenne du 9^e au 14^e siècle

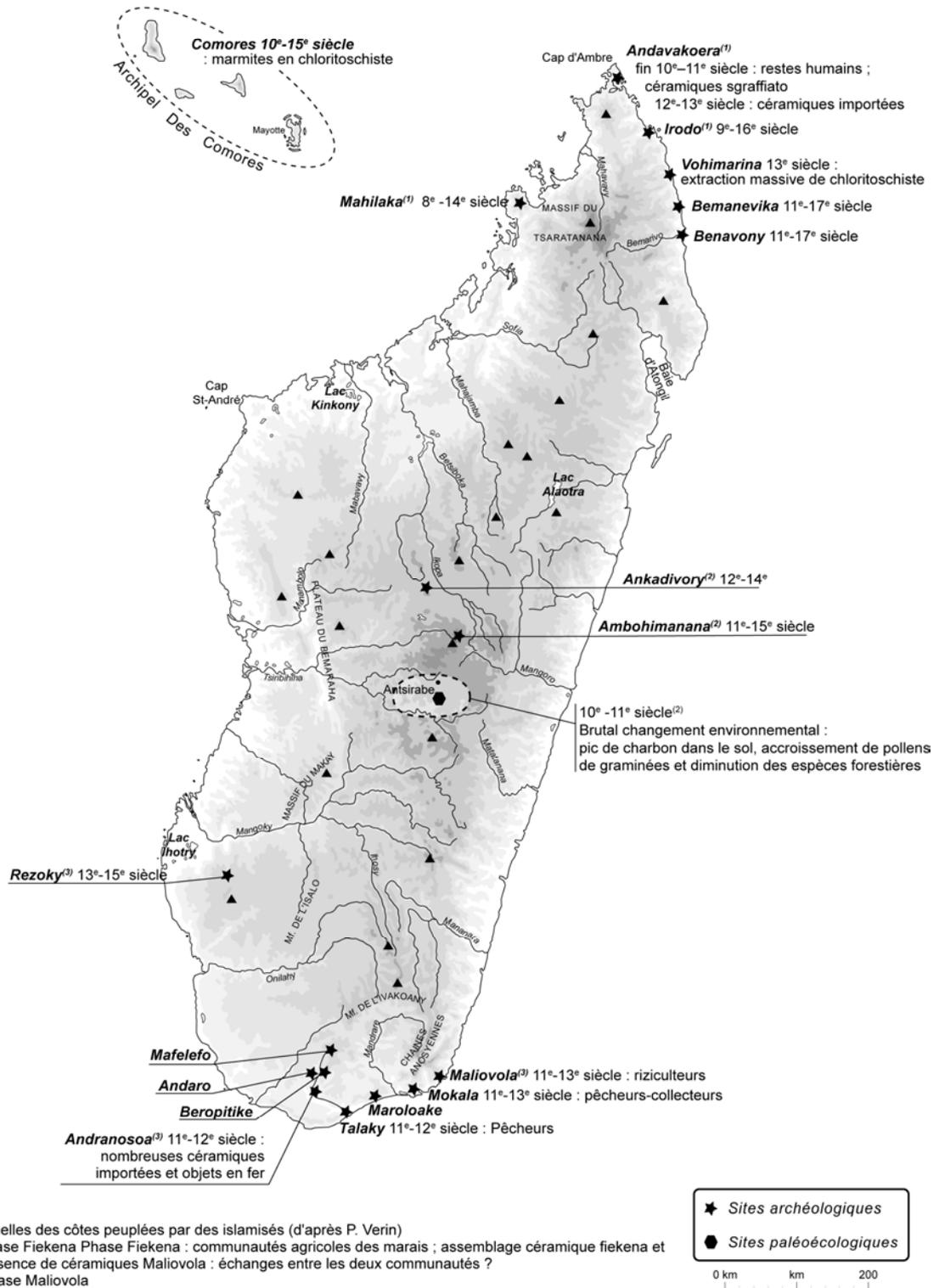


Figure 7: Sites archéologiques de la période du 9^e au 14^e siècle (adaptation de carte de (Beaujard 2003))

II.4. La période moderne : 15^e au milieu du 17^e siècle

Durant la période moderne du 15^e siècle au milieu du 16^e siècle apparaissent de nouveaux ports islamisés dans le Nord-ouest.

Kingany (Vérin 1986) s'étend sur 4 ha, cette ville contient des constructions en dur (mosquées, tombes, maisons...) mais celles non permanentes semblent l'emporter. Un ensemble culturel est établi entre cette ville et les quelques hameaux qui l'entourent.

Nosy Manja (Langany/lanjani : l'île d'Arabie) île à l'embouchure de la baie de Mahajamba, prospère au 16^e siècle (Rakotovololona 1989).

Dans le Nord-est, l'exploitation du chloritoschiste semble mobiliser tout Vohémar. Ce site semble avoir pris le relais de Mahilaka en tant que comptoir. De nombreux sites associés à des exploitations de chloritoschiste ont été découvert vers l'intérieur. Une série de sites sont implantés à l'embouchure des rivières. Une concentration de tombes du 14^e au 17^e siècle livrent des indices sur les échanges commerciaux en place (céramiques de Chine, de la cornaline, ainsi que des marmites en chloritoschiste (McBain 1992), probablement vers le Moyen-Orient (orientation des corps comme chez les musulmans : tête vers l'est, face à la Mecque. Connus des européens vers le 16^e siècle Vohémar fut abandonné à la fin du 18^e siècle.

Dans le Sud-est, dans l'Anosy, la phase Ambinanibe au 14^e siècle remplace la phase Maliovola. Ce site ne montre pas trop de différenciation économique au niveau de sa société alors que les preuves archéologiques d'une transformation culturelle et l'émergence d'une civilisation hiérarchique sont explicites à partir du 15^e siècle pour la phase Tranovato remplaçant Ambinanibe (Wright 1993b). On voit apparaître un changement radical de la culture matérielle. Même si au centre, Efangitse a gardé des formes simplifiées d'Ambinanibe, il y a une nette disjonction culturelle entre les deux

phases, ce qui semble rejoindre l'histoire rapportée par Flacourt au 17^e siècle qui mentionnait que les ancêtres de ces nouveaux arrivants venaient du Nord. Les installations humaines de 2 à 7 ha portent les traces de fossés entourant les villes. On y trouve des céramiques importées, des verreries, des porcelaines bleu-blancs, des poteries en pierre, en terres, de bouteilles en verres....

Fanjahirambe atteint 7,5 ha, c'est la capitale des Zafiraminia. C'est à cette « vague de migration » qu'on attribue l'apport des systèmes hiérarchiques des sociétés organisées autour des monarchies (Ottino 1986). La culture du riz irrigué est très développée au moins à partir du 17^e siècle.

Dans l'extrême sud, du 14^e – 15^e siècle, la vallée de Manambovo : révèle des installations humaines sur des sommets de collines protégés par de multiples remblais ainsi que des forts satellites (Parker Pearson 1992). Les céramiques ressemblent à celle de la phase Ambinanibe, à la phase appelée Rezoky à l'intérieur vers l'Est ainsi que celle de Tranovato (15^e – 17^e siècle).

Toujours dans le sud mais vers l'intérieur des terres, Rezoky et Asambalahy (Vérin 1971). Le plus ancien site (13^e-14^e siècle) contient des céramiques locales et des verreries importées. A Rezoky, plus grand on retrouve toujours ces verreries mais aussi des colliers de perles de verre. A Asambalahy, on trouve des zébus domestiqués ainsi que quelques os de lémuriens chassés. Beaucoup de scories de fer, d'outils métalliques, des pierres d'affûtage indiquant des exploitations locales du fer.

Dans le centre de l'île, c'est la suite de la période Fiekena mais avec un grand changement : apparition de groupes hiérarchiques et organisés. On voit des parcs entourés de murailles de pierres prennent un développement considérable, les fossés sont de plus en plus profonds et sécurisés. Une véritable appropriation écologique, et un accroissement démographique, habitat en hauteur, développement de la riziculture, recul de la forêt qui

s'en suit sont les phénomènes marquant cette période. De nombreux sites apparaissent au cours du 15^e siècle, tous bâtis sur des sommets avec des villages satellites à proximité. Les occupations sont prolongées et 1000 personnes pour la totalité de ces sites ont parfois été proposées (Wright & Kus 1979).

Cette période voit des organisations au sein des sociétés implantées où de nombreuses communautés coexistent.

11.5. La période moderne du 17^e au 18^e siècle

Durant la période moderne du 17^e au 18^e siècle, des comptoirs subsistent, la traite d'esclave est importante et de nombreux « prélèvements de populations » se produisent dans toute l'île, le centre n'étant pas épargné.

Dans le Nord-ouest, Antsohebory est un royaume Sakalava connu dans l'histoire par la traite des esclaves (3000 esclaves au moins semblent avoir été déportés par an) et par ses habitants traditionnellement marins (Armstrong 1984). Les plus anciennes céramiques rejoignent celles de la phase Kingany. Le port de Antsohebory (ou Boeny) était localisé sur une île de 40 ha. Les visiteurs de l'époque estimaient la population à 5000 habitants (à une densité maximale de 250/ha) (Wright 1993a). Une mosquée dans le centre Nord comportait plus d'objets importés que les autres parties de l'île (porcelaine bleu-blanc chinois, les verreries perses, des jarres portugaises...).

Les sites à proximité d'Antsohebory avaient des accès directs aux rizières (5 villages de 1,5 ha). Aucun ne montre des signes d'exploitation de fer, ni d'habitation mais en revanche on y trouvait des tessons autour de tombes rectangulaires. Probablement des tombes de groupes d'éleveurs qui restent à l'intérieur pour le bétail. R.E. Dewar et H. Wright (2003) verraient en ces éleveurs des « vendeurs » de captifs dans les villes portuaires.

Au centre de l'île, deux nouveaux types d'installations se développent autour de régions de culture de riz (Wright & Kus 1979) : c'est la période durant laquelle prospère le royaume

Merina avec sa capitale sacrée Ambohimanga. De nombreux groupements de villages ont au centre de larges forteresses polygonales de 2 à 4 ha souvent avec de nombreuses fosses. Ambohimanga et ses villages satellites pourraient avoir atteint jusqu'à 2600 habitants avec 150 habitant/ha. A la fin du 17^e siècle, Ambohimanga atteint 8ha, des villages sont abandonnés, d'autres se forment, tous sont protégés par des fossés. Le groupement d'Ambohimanga atteindrait 3000 habitants sur 19,6ha. Au 18^e siècle, sur les Hautes-Terres les parcs entourés de murailles de pierres connaissent un développement considérable (Vérin 2000).

III. LES OCCUPATIONS HUMAINES, QUESTIONS ACTUELLES

III.1. La question des Vazimba

« *L'histoire est un passé que nous ne comprenons plus* »¹¹

La question des Vazimba a été maintes fois évoquée et longtemps décrite comme relevant des siècles obscurs car située à une époque au moins antérieure au 16^e siècle pour laquelle, il n'existe pas de sources écrites (ce que nous avons appelé la protohistoire) mais seulement des traditions orales ultérieures parfois retranscrites (Callet 1912). Ces traditions orales ont amené des lectures de cette période, lectures qui ont été remises en question dès les années 1970 notamment sous l'impulsion de Jean-Pierre Domenichini et son épouse Bakoly Ramiaramanana, et aussi celle de Gilberte Ralaimihoatra-Nicole (Domenichini 1978; Ralaimihoatra 2001) qui se basaient sur l'histoire culturelle comparée (Domenichini & Ramiaramanana 2002), les religions traditionnelles ainsi que les Grands concepts propres à la civilisation malgache. Actuellement, la question reste toujours très controversée.

III.1.1. Les questionnements et les hypothèses

Des lieux et des tombeaux dits « Vazimba » sont retrouvés d'ouest en est sur tous les Hautes-Terres de Madagascar et certaines populations se disent Vazimba ou d'origine Vazimba (Rakotonirina & Poirier 1984). Les travaux qui ont été menés au cours du 20^e siècle et qui ont essentiellement porté sur les traditions orales (*Tantaran' ny Andriana* « Histoire des Rois ») sont arrivés aux conclusions que ces Vazimba représentaient le ou les peuples vaincus par les Merina lors de leur installation en Imerina. Par la suite, les vainqueurs pourraient les avoir minorés et occultés et ils auraient ainsi

¹¹ Georges Dusmenil de l'Académie française : « l'histoire est un passé que nous ne comprenons plus ». Citation empruntée par Gilberte Ralaimihoatra-Nicole (2001). Elle illustre bien la question des Vazimba.

perdus l'importance qui dut être la leur. Avant leur installation, les Merina ont dû traiter avec ces peuples autochtones et il est probable que des alliances matrimoniales eurent lieu (Deschamps, 1960, cf. *infra*). Après leurs défaites, ils sont partis vers l'ouest mais aussi vers l'est jusqu'au delà de l'Ankay (Rakotonirina & Poirier 1984) , et certains d'entre eux ont forcément dû être réduits en esclavage.

En résumé, ces premières hypothèses sur les Vazimba étaient bâties sur une culture voire une historiographie qui parfois étaient caricaturales prenant en compte des concepts tels que : (i) Les Vazimba sont les premiers occupants de la terre malgache. Ils sont furtifs, agiles et trapus. Ce seraient des « premiers arrivants », des prédécesseurs, qui auraient coexisté avec des populations de petite taille (dont feraient partie les Mikea, mais les traditions ne se recoupent pas géographiquement). (ii) ils sont constitués de sujets de petite taille d'origine africaine, doués de certains pouvoirs maléfiques qui font que jusqu'à l'heure actuelle, ils sont restés très craints¹². (iii) Ils furent combattus par des vagues plus récentes d'Indonésiens et de Malayo-polynésiens (venues de Bornéo, des Philippines et d'Indonésie), ce qui en faisait nécessairement des Africains (iv) Ils ont également été associés à ce que l'on appelle Kalanoro¹³.

Quoi qu'il en soit, Les Vazimba auraient plutôt occupé le centre de l'île, les sujets de petite taille seraient plutôt localisés dans les régions qui les ignorent, notamment au nord et au sud.

Ces seules descriptions qui relèvent surtout des sources orales et légendaires ont ainsi souvent été utilisées par les chercheurs. Tournés dans tous les sens, ces propos ont ainsi

¹² « Quant aux vazimba, ce sont tout simplement des nains (toujours doués de pouvoirs surnaturels comme la guérison instantanée, la malédiction de l'autre, la lévitation). Ils habitent dans les marais, sous les rochers, au bord des rivières, dans les forêts ou dans des grottes. En cours d'Histoire dans les écoles primaires, on raconte que le roi Andrianampoinimerina les a combattus avec son armée lors de la conquête de l'île ». Ce passage a ensuite été rayé du programme scolaire vers la fin des années quatre vingt dix, vu que les vazimba appartiennent au domaine surnaturel.

¹³ *Kalanoro* : des êtres fantastiques parmi les légendes malgaches des Hautes-Terres. Elles sont décrites comme étant des personnes de petite taille avec des cheveux longs qui couvrent tout leur corps.

mené à de nombreux raccourcis décrivant des sociétés primitives et sauvages ne pouvant être que d'origine africaine. Ces idées ont été développées et entretenues trop longtemps selon Jean-Pierre Domenichini (Domenichini 2007) ; le contexte colonial jouait aussi certainement un rôle d'importance dans l'entretien de ces stéréotypes raciaux.

III.1.2. Les rejets des hypothèses issues du contexte colonial

Selon Domenichini, Ramiamanana et de Ralaimihoatra (Domenichini 2007; Ralaimihoatra 2001) une historiographie coloniale fortement marquée par une politique raciale ainsi que l'emprisonnement dans des traditions orales retranscrites ont dominé les questions des origines des Vazimba.

Les travaux des premiers missionnaires qui décrivent les populations Malgaches tel le père jésuite François Callet, auteur de la fameuse « Histoire des Rois » (Callet 1912) ; le pasteur norvégien Lars Vig qui travaillait sur la religion malgache, la politique coloniale, appuyèrent les concepts selon lesquels les Malgaches d'origine africaine seraient inférieurs à ceux d'origine asiatique qui auraient eu « *une forte capacité à s'élever à un niveau culturel analogue à celui de l'occident* » (Domenichini, 2007) citant des sources antérieures). Domenichini cite aussi Gabriel Ferrand, agent consulaire qui s'improvisait anthropologue physique et qui serait à l'origine de l'une des grandes hypothèses retrouvée dans de nombreux ouvrages qui insistent sur « L'origine africaine des Malgaches » (Ferrand 1908), en précisant que les Vazimba étaient une « race inférieure et primitive, d'origine africaine ». Une opposition extrêmement simpliste opposant les Merina des Hautes-Terres aux populations côtières fut exploitée et parfois mise en exergue par certains « chercheurs ». Cette position appuyait la politique coloniale et elle a, malheureusement, laissé son empreinte jusqu'à l'heure actuelle. Par la suite, les hypothèses sur les Vazimba, notamment celle développée par Jacques Dez (Dez 1971) s'appuyèrent sur « la mutation socio-économique ». Elle expliquait la possible continuité entre les Vazimba et les Malgaches. Selon lui, le mot Vazimba désignait *'tout individu qui n'a pas dépassé un*

certain niveau technique caractérisé par l'absence de la connaissance de la métallurgie, de la riziculture et de certaines pratique d'élevage »¹⁴. L'idée d'une évolution économique est mise en avant et est attribuée aux Merina par opposition aux Vazimba¹⁵. C'est ce même auteur qui est à l'origine du concept du « vainqueurs opposés aux vaincus » versus « gigantisme opposé au nanisme », pour tenter d'expliquer les termes retrouvés dans les légendes Malgaches décrivant le nanisme des Vazimba (« ils sont de petite taille »). Des auteurs malgaches ultérieurs ne virent pas des Malgaches chez les Vazimba mais des populations d'ancestralités différentes. Se penchant sur les sources orales ainsi que la littérature anglaise, Rajaobelina attribue aux Vazimba des origines pygmées (Rajaobelina 1917).

Jean-Pierre Domenichini (2007) après avoir dénoncé les errements historiographiques de ses prédécesseurs développe une nouvelle hypothèse selon laquelle les Vazimba seraient des austronésiens qui se seraient implantés en Afrique orientale, puis qui auraient colonisé Madagascar. Il s'appuie sur des éléments bien connus de l'Afrique orientale comme la présence de bananiers, du riz d'origine asiatique, voire du xylophone (Mbida *et al.*, 2001; Williams 1949). Malheureusement, si la déconstruction des hypothèses antérieures pourrait emporter l'adhésion, sa nouvelle hypothèse n'est guère étayée. Ainsi il affirme que les austronésiens établirent un état dans le sud du Mozambique en laissant comme autre trace des concepts politiques, des contes d'origine du taro et du riz. Il voit au Fanagalo ou Fanakalo¹⁶ une langue linguistiquement austronésienne. Notons qu'aucune référence n'est citée par l'auteur et que le même mot Fanakalo signifie « échange » en malgache. Cependant, le Fanagalo est certes un pidgin mais classé dans la famille linguistique bantoue.

¹⁴ Propos de Jacques Dez souligné par Domenichini 2007.

¹⁵ Ce qui dans l'absolu n'est peut-être pas faux mais dans le contexte de l'historiographie coloniale est interprété comme infériorité opposé à supériorité.

¹⁶ Fanagalo ou Fanakalo est un pidgin basé sur le Zulu, l'anglais et Afrikans. C'est une lingua franca dans certaines régions d'Afrique du Sud, dans la République Démocratique du Congo, Namibie, Zambie et Zimbabwe. Cependant, il est utilisé comme une seconde langue. Le nombre de locuteurs est estimé à quelques centaines dans les années 70. Le Fanagalo est l'unique pidgin intégrant le Zulu, un des rares exemples intégrant des langues autochtones.

III.1.3. Hypothèses actuelles

III.1.3.1. Filiations

La période Vazimba de la région de l'Imerina est antérieure au 16^e siècle et dès le 9^e - 10^e siècle, le fer y était connu (Rafolo 1989-1990; Rasamuel 1988; Rasamuel 1989-1990)¹⁷ ce qui démontre que ce ne sont pas les Andriana merina qui l'ont introduit. Par ailleurs, comme ces derniers, ils auraient habité les bords des marais et occupaient des sites entourés de fossés circulaires situés sur les sommets (Wright 1993a).

Les reines signalées comme étant les représentantes des dernières lignées vazimba sont Rafohy et Rangita d'Alasora¹⁸ (1520-1540, date de leur règne). L'opposition entre Vazimba et Andriana, qui apparaissent ainsi pour la première fois dans les traditions orales, commence à cette époque. La généalogie proposée par Gilberte-Nicole Ralaimihoatra suggère qu'à partir d'une origine commune vazimba, deux clans seraient apparus, les Vazimba (poursuivant ce qui avait été) et les Andriana. Les deux clans se seraient scindés et le second aurait finalement exclu le premier (Ralaimihoatra, 2001). La séquence Vazimba / Andriana oppose ainsi les anciens rois et princes à ceux de la dynastie d'Andriamanelo (fils de Rafohy et Rangita, cf. *supra*), instigateur d'une nouvelle politique chassant les Vazimba. Ainsi lorsque les traditions décrivent les Vazimba comme étant les « gens d'autrefois », elles renvoient à une époque, antérieure au milieu du 16^e siècle, où leur clan régnait. S'il s'agit effectivement des gens d'autrefois, ce sont plus des « gens qui ont précédé les Andriana » que les premiers habitants de l'île. La forte affirmation politique des sociétés Andriana, qu'il s'agisse de celles des Hautes-Terres mais aussi celle des autres régions a dû contribuer à un fort « ethnocentrisme » ayant contribué, au cours des siècles, à « repousser » les origines des Vazimba dans le temps de manière à n'avoir aucune relation filiale avec eux. C'est ainsi que les « gens d'autrefois » devinrent les

¹⁷ Six siècles avant cette époque, les archéologues David Rasamuel et Andrianrivony Rafolo décrivent le site d'Andramasina, le plus ancien découvert dans la région de l'Imerina, démontrant des travaux de boucherie ainsi que la présence des couteaux en fer. Ce qui s'oppose ainsi à l'idée de l'évolution socio-économique par le travail du fer.

¹⁸ Cf. généalogie. Rafohy et rangita gouverne à Alasora, village étant décrit comme étant la source des rois de l'Imerina.

« premiers habitants de l'île ». Les origines africaines décrites par les politiques coloniales un peu plus tard confortèrent cette tradition qui retint de moins en moins les filiations historiques avec les Vazimba qui se voyaient doté d'origine africaine ne pouvaient certainement pas avoir des relations de parenté avec les Andriana d'origine austronésienne, dont les descendants sont devenus les aristocrates de hautes sociétés.

III.1.3.2. Pratiques culturelles, religieuses et politiques

Le port direct du titre Andriana n'était pas la tradition de l'époque Vazimba. De *Andriana*, les linguistes retiennent les racines « *Dian'*, *Ndria*, et *andry* » « qui signifient pilier. Le titre Andriana fut valorisé lorsque que les groupes andriana dominèrent politiquement aux alentours du 16^e siècle. Cette période est contemporaine de l'adoption par les dynasties merina des influences des dynasties des côtes orientales de l'île. A cet égard les témoignages de Flacourt (Flacourt 1661 [1995]) semblent sans équivoques (Ottino 1986).

« Ceci admis, il est certain qu'en ce début du 16^e siècle, la dynastie Andriambahoaka d'Imerina se ressent profondément des événements de la côte orientale et subit de très fortes influences Antaimoro et sunnites venues de la Matitana. Il n'est pas absurde d'avancer à titre d'hypothèse de travail, que sur le plan des conceptions politiques religieuses, l'Imerina ancienne, au début de la dynastie Merina soit une synthèse Zafiraminia/Antaimoro.¹⁹ » (ibid)

¹⁹ Les premières descriptions, relevées par Flacourt et Légevel des zafiraminia concordent sur une origine arabo-indienne de ce groupe, de la Mecque et de Mangalore. Paul Ottino décrit en eux, des siècles plus tard, des indonésiens indianisés, frottés d'un islam hérétique qui aborde le Nord de Madagascar depuis la région de l'Ankoala, entre la fleuve Loza et Nosy be, jusqu'à la baie d'Antongil.... Dans un deuxième temps, ils se répandent sur la côte orientale [...] Je pense que les dynasties Malgaches se rattachent directement ou indirectement aux Zafiraminia (citations de Paul Ottino, 1986).

III.1.3.2.1. Le *Fandroana* : litt. Bain royal

Ainsi, de la même manière que les dynasties du sud ouest de l'île, celle des Hautes-Terres Merina reçoivent les influences musulmanes à travers de nouveaux migrants (ou descendants de migrants), probablement en provenance des îles indonésiennes islamisées (Ottino 1986). On voit émerger des différences entre ces deux groupes devenus rivaux²⁰, plus au niveau de la religion que des origines. Le titre de l'ouvrage « Et si la Lune ne revenait pas » de Gilberte Ralaimihoatra-Nicole illustre cette religion ancienne des ancêtres royaux des Hautes-Terres. L'auteur décrit cette époque de l'Imerina ancien durant laquelle les rois étaient les « maîtres des ancêtres » et décidaient de l'appartenance à la lignée royale. Il s'agit d'une religion méconnue qui est articulée autour d'un calendrier solaire. Cette religion était pratiquée par tous « *Elle était le fondement du royaume qui lui devait son Roi, sa Loi, sa vie* »²¹. L'auteur affirme les origines austronésiennes de cette religion et traite du syncrétisme à l'issue des influences de la religion musulmane. En effet, les dernières vagues de migrants indonésiens arrivés à Madagascar sont issus des îles indonésiennes islamisées (Ottino, 1986). Ils seraient arrivés à Madagascar avec les mêmes objectifs « civilisateurs » et de conversion à l'islam que les occidentaux quelques siècles plus tard (Domenichini, 2007). C'est à partir de ce moment que l'opposition Vazimba/Andriana se met en place. Les anciens rois vazimba résistant à la nouvelle religion mais aussi à une nouvelle politique vont finir pas être totalement exclus²². Ainsi, certains rites ont fini par être profondément modifiés, c'est le cas par exemple des bains des reliques royales (*Fandroana*) au profit du sampin'Andriana²³ (traduction : palladiums

²⁰ La « rivalité » ne s'est pas installée directement. Ni d'ailleurs l'influence de la religion musulmane. Elle s'est « radicalisée » peu à peu jusqu'à l'exclusion des clans royaux Vazimba

²¹ Ainsi les rites sacrificateurs sanglants fondateurs des cérémonies du *Fandroana*, litt. Bain royal en est un des plus grands aspects.

« *Le rite du Fandroana cérémonies au cours desquelles les ancêtres royaux sont représentés en médiateurs exclusifs de la création divine originelle, donc, en tant que tels, constitués « maîtres des ancêtres ». L'aspersion et la bénédiction de la foule avec l'eau du bain instituent le roi « maître de la guérison ». Dans cette double sacralité réside la rupture hiérarchique sur laquelle se fondent la puissance royale, le hasina, et le discours de l'idéologie dynastique* » Dubourdiou L. 1996. Représentation de l'esclavage et conversion : un aspect du mouvement du réveil à Madagascar *Cahier des Sciences humaines* 32:597-670.

²² Selon les traditions orales, les Vazimba auraient été chassés vers l'Ouest.

²³ Sampin'Andriana : « *des anciennes reliques, le Roi Ralambo choisit celles qu'il conserva en fonction du nouvel équilibre politique. Ils deviendront ainsi des sampin'Andriana garant de la*

royaux). En effet, la religion de l'ancêtre royale comme l'a décrite Gilberte-Nicole Ralaimohoatra est une religion qui se pratiquait suivant un calendrier solaire, autour duquel différentes cérémonies agraires et dynastiques étaient organisées, notamment le Fandroana (traduit comme étant le bain des reliques royales). Le Fandroana se déroulait anciennement au mois de septembre et octobre de chaque année : l'*Asaramanitra* correspondant au nouvel an malgache (Domenichini, 2007). Avec l'adoption du calendrier lunaire (d'origine Moyen-orientale) le roi Ralambo (1575-1600) a ainsi profondément modifié ce rituel en la fixant en *Alahamady*, au premier croissant de Lune du Bélier (note *supra*). L'islamisation a ainsi contribué à la modification des rites notamment l'adoption d'un calendrier lunaire.

D'autres éléments rituels ont changé : Le calendrier lunaire Moyen-oriental avec la semaine de sept jours ainsi que les mois lunaires a été totalement adopté et a profondément modifié le calendrier solaire. Les origines de ce calendrier solaire sont peu discutées faute d'éléments. Ce dernier est un calendrier agricole de douze mois de nom caractérisés chacun par une référence liée au cycle solaire. Selon Herbert, ces dénominations seraient d'origine Indienne (Herbert, 1960/62)²⁴. Sur ce calendrier s'est superposé au calendrier astrologique de douze noms de destins « malgachisant » des dénominations du calendrier zodiacal arabe (Dez 1967). En définitive, la correspondance a été recherché entre les deux calendriers, le calendrier solaire rythmant la production agricole et donnant un calendrier luni-solaire (Gauthier 1911). Cette « superposition » s'est faite dans la durée et dans la région de l'Imerina, c'est le Roi Andrianampoinimerina qui

prospérité du royaume. Le Roi Ralambo (1575-1600) en est la source : Antérieurement, le Fandroana, à la fois rituel agricole et fête dynastique de bain des reliques royales, avait lieu au début de l'année solaire, au début du mois d'Asaramanitra de l'ancienne année à dénomination sanscrite. Ralambo l'inscrivit dans le calendrier d'origine arabe et le situa au premier croissant de la lune du Bélier (Alahamady) au jour anniversaire de sa naissance. Derrière le rituel dynastique, il personnalise la fête et organise son propre culte, abandonnant désormais l'Alakaosy, "Lune du Sagittaire", à la célébration des anciens princse ». Domenichini JP. 1985. Les dieux au service des rois. Histoire orale des sampin'andriana ou palladiums royaux de Madagascar. Paris.

²⁴ Herbert, (1960/62) cité dans : Dez Jacques, (Dez, 1967) Le temps et le pouvoir. L'usage du calendrier de divination antaimoro.

en 1805 aurait totalement introduit le calendrier lunaire en le substituant au calendrier solaire malgache.

III.1.3.2.2. Sépultures

A l'époque vazimba, le décès des princes était, avant la mise au tombeau, suivi de préparation du corps et de sa quasi-momification. La culture arabe qui préconise un enterrement immédiat semble avoir simplifié la coutume. D'autres modes de funérailles des souverains ont été également enregistrés, notamment l'immersion des corps de ceux-ci dans les grandes baies²⁵. De telles modes de funérailles sont relatés sur les Hautes-Terres également, quand à celles des deux dernières reines vazimba, Rangita et Rahofohy qui furent immergées dans le lac Dordosy également appelé farihin-dRangita (litt. Lac de Rangita). Durant les époques vazimba, les tombeaux n'étaient pas surmontés des *trano manara* (la Maison Froide qui distinguera les tombeaux des descendants du Roi Andriantompokoindrindra²⁶ (cf. *infra* p110). Egalement, dans l'Imerina, pour se distinguer du peuple, les tombes des princes étaient édifiées lors des périmètres du palais royal, mais au summum de la période andriana (à partir du roi Andrianjaka (...), celles-ci furent édifiées à l'intérieur du palais et à l'intérieur du fossé ; plus tard lorsque les fossés devinrent trop étroits, les tombes étaient édifiées à l'extérieur du Palais.

III.1.4. Conclusion

Il se pourrait que les Vazimba soient les ancêtres des Andriana et plus exactement que ceux-ci en soient une branche qui ait été très fortement influencée culturellement par les cultures moyen-orientales de l'île. Les Vazimba désigneraient donc les prédécesseurs des Andriana. Pour autant, si cela nous renseigne sur la filiation entre ces deux populations, cela ne nous renseigne en rien sur les Vazimba. Avant le 16^e siècle, il est probable (cf. Introduction) que plusieurs populations et groupes peuplaient l'île, les Vazimba de

²⁵ Le Masoala en est un des témoignages de la sacralisation de ces baies : *Masy* (sacrée) *hoala* (baie).

²⁶ « La Maison froide » qui distinguera les tombeaux de Terak'andriantompokoindrindra.

l'Imerina ne furent certainement pas les premiers occupants, ni les seuls Vazimba de Madagascar. Des Vazimba sont retrouvés dans la littérature dans l'Est de Madagascar (chez les Betsimisaraka) et également sur le plateau Mahafaly, les Vazimba des embouchures....Certains provenait peut être d'Afrique, d'autres d'Indonésie, tous avaient certainement déjà du se mélanger.

III.2. Les Indonésiens et leurs venues à Madagascar : les différentes hypothèses

III.2.1. Les repères historiques transcrits des premières données littéraires

Les développements de la question des arrivées austronésiennes à Madagascar ont généralement été du ressort des linguistes. Il s'agit surtout d'un héritage historiographique sachant que la linguistique fut la première discipline à réellement établir la filiation entre le Malagasy et les langues Sud-est Barito. Très vite, c'est la discipline linguistique historique qui s'est emparée de la question ayant une approche de linguistique comparée confrontée aux données historiques (cf. *supra*).

Il a ainsi été décrit (cf. *supra*) que de nombreux linguistes sont en faveur d'une installation ancienne vers le 5^e au 7^e siècle sur la côte Est africaine avant de s'installer à Madagascar, probablement via les îles Comores (ou non) et par les côtes Nord-ouest de la grande île. Ces Malais aurait déjà été en contact avec de nombreux groupes dans l'archipel Indonésien, (des Javanais, des groupes de Sulawesi du Sud et des Indiens véhiculant le Sanskrit). Ils auraient ainsi probablement commencé à migrer en direction de l'ouest au moment de l'Indianisation du grand archipel, c'est-à-dire aux premiers temps du fleurissement de la thalassocratie de Sriwijaya, dans le sud de Sumatra.

Certains anthropologues ont également apporté des esquisses chronologiques à travers l'analyse de documents historiques dont l'un des plus fameux fut Paul Ottino. En

disséquant les données de Flacourt, il rapporte trois grandes migrations transcrites par celui-ci. Notons qu'Etienne de Flacourt était un grand admirateur de la région du Sud-est de l'île et que souvent, il a généralisé ses données recueillies à travers la région et ses pourtours. Elles n'en restent pas moins assez informatives. Ainsi Flacourt dans sa description de la composition de la population de Madagascar distingue trois grandes migrations : la plus ancienne étant celle des Zafi-Ibrahim, suivi des Zafiraminia vers le 12^e siècle et les Zafikazinambo vers le début du 16^e siècle dans la région de Matitana (Figure 9). Ces périodes migratoires s'inscrivent dans ce que Paul Ottino décrit comme étant le Moyen-âge de l'Océan Indien. En effet, si son article qui porte ce titre commence par l'énoncé de la citation de Hourani (Hourani 1963) « la moitié occidentale de l'Océan Indien forme une unité culturelle qui doit être traité comme un tout », c'est réellement pour appuyer un foisonnement commercial et culturel de cette région. Pour l'auteur, l'Océan Indien est « Un vaste Méditerranée afro-asiatique ». Cette époque est située dans un contexte d'indianisation de très nombreuses régions qui pour la partie orientale concerne l'Indochine et l'Indonésie (Coedès, 1964) (cf. *supra* : les données linguistique) ; ensuite en position centrale ou carrefour des routes maritimes se place la très convoitée Ceylan de l'Inde du Sud (où se situent les royaumes de l'Inde du sud : le Cola). C'est dans ce contexte de confluence des routes maritimes que les Malais dominant peu à peu les mers, d'abord dans l'archipel Indonésien, ensuite dans les routes vers l'Ouest. Leur rôle va connaître une ascension lorsque Sriwijaya connaît son essor (dès le 7^e siècle). Celle-ci parvint, dans sa montée en puissance, à entrer en conflit avec la thalassocratie rivale Cola tamouls. De l'autre côté occidental, ce sont les Arabes, les Persans qui sont également décrits comme étant les découvreurs au Moyen-âge de l'océan Indien.



Figure 9 : Région de la Matitana (© William D. Griffin 2009) (Griffin 2009)

Les relations avec Madagascar relatées dans les écrits de Etienne de Flacourt (1651) ne considèrent pas les relations plus anciennes, et il faut dire que les données historiques relatant les migrations vers Madagascar sont inexistantes postérieurement à ces premiers écrits de Flacourt.

Ainsi que sait-on des Zafi-Ibrahim? Il n'y a pas de précisions sur cette migration et il est difficile de l'évoquer comme vague majeure de migration même si la question des premières installations à Madagascar reste ouverte... S'agit-il de Malais indianisés dans le même ordre que les Zafiraminia dont on parlera ? Flacourt (1651) insiste sur leur relation très pacifique avec les esclaves, il les décrit comme étant « blancs », mais d'où viennent-ils? De la Perse ? De Malaisie ? La question reste en suspens.

Les Zafiraminia : Les descriptions de Flacourt sont par contre bien recoupées par les Portugais qui venaient visiter l'extrême sud de Madagascar au début du 17^e siècle. A partir des récits de ces visiteurs, il s'est avéré que la vague de migration des Zafiraminia serait arrivée aux alentours du 12^e siècle. Probablement de Malais indianisés mais qui nient être musulmans. Leurs traditions orales relatent souvent les paroles d'un de leur souverain : *« dans leur migration, ils auraient perdu en route un ou plusieurs d'entre eux, depuis la côte de l'Inde pour atterrir sur la pointe nord de l'île. Une fois débarqué et ayant rencontré des populations les guidant, les Onjatsy (ou les Antalaotra) ils entament petit à petit leur progression dans l'île. En se « multipliant », leur expansion s'est faite continûment. Ils sont de cette façon arrivés jusque dans le sud remontant canaux et fleuves. Ce souverain aurait compté dix sept générations à partir d'une lignée et par une autre quatorze, et montrait comment sur toute la côte orientale, il y avait des gens qui faisaient partie de cette « nappe » d'expansion »*. Le concret saisi de ce récit exprime bien ici l'idée d'une diffusion, d'une dispersion. On imaginerait de la sorte un des aspects de peuplement de Madagascar. Quant à leurs origines, sujet à controverse, « l'histoire » des Raminia semble refléter en eux même la complexité ressentie dans une entreprise telle que la reconstitution de la mise en place du peuplement de Madagascar. Les Raminia,

diminutif de Zafiraminia déclarent venir de Mangalore (Sud de l'Inde) et de la Mecque (La Mecque) ainsi que leurs ancêtres. Pour résumer les différentes hypothèses qui ont du mal à se rejoindre, on peut dire que la relation des Raminia avec le monde Arabe et l'Islam sont équivoques mais culturellement ils venaient du Sud-est Asiatique, hindouisé certes, mais profondément austronésien. L'exemple des Raminia nous renvoient visiblement à l'expansion qui viendrait de l'Est lointain longeant l'espace Océan Indien pour aboutir aux rives de Madagascar. Il semble refléter également le rapprochement que Otto Dahl effectue avec le malgache ainsi que le ma'anyan du Sud-est de Bornéo (Ottino 1974).

Je noterai ici que les migrations des Zafiraminia vers Madagascar semblent s'être réalisées indépendamment d'autres migrations venues par l'ouest et le nord et qui occupèrent par la suite ces parties de Madagascar. Les Zafiraminia semblent s'être implantés vers l'Est de Madagascar après avoir traversé et longé les forêts et les fleuves du nord vers l'est. Paul Ottino a largement travaillé sur les systèmes hiérarchiques, notamment celui que les Zafiraminia semblent avoir introduit à Madagascar. Il s'agit d'un nouvel ordre hiérarchique sévère maintenu par des systèmes d'alliances complexes (Ottino 1973) et c'est également cette nouvelle conception sociopolitique qui se diffuse largement dans l'ensemble de Madagascar, aussi bien auprès des dynasties Merina, que Mahafaly et Sakalava Maroseraña et Andrevola (Ottino 1974).

Les ZafiKazinambo seraient eux des Malais musulmans et Flacourt souligne bien la distinction entre le Zafiraminia « blancs » et les ZafiKazinambo « basanés»²⁷. Ces derniers seraient arrivés dans cette région de Matitana et y menaient une croisade exterminatrice ; les Zafiraminia chassés de la région, les ZafiKazinambo, musulmans orthodoxe, donc ici des sunnites, s'installent définitivement et s'arrogent ainsi les privilèges rituels et absolu des ordres dominants. Les migrations des Zafikazinambo sont les dernières migrations notées avant celles dernières des Makoia venant de Mozambique au 19^e siècle.

²⁷ Retranscription exacte tirée de Etienne. de Flacourt (1651)

III.2.2. Les premiers témoignages des Malais dans l'Océan Indien

Les premiers témoignages explicites de la présence des Malais sur la côte africaine se situent aux alentours du 10^e siècle lorsque les Malais, nommés Waq-Waq attaquent Ganbaluth (l'île de Pemba ou Comores d'après Vérin, 2000) (cf. introduction : la protohistoire) (Ibn Shahriyar 930). Un siècle plus tard, les récits de Al-Idrîsî (1100-1168) décrivent ces Malais comme étant des « noirs » se nommant al-buqiyyin, et qui seraient maintenant des Malgaches. Belliqueux, ils se lancaient souvent avec leurs embarcations à l'attaque de navires, et empêchent les occupants de débarquer chez eux. Ils effectuaient des expéditions lointaines pouvant durer plusieurs années vers de régions relativement connues. Ils s'installent ensuite suivant le concept malais de rantau (malais) du malgache « *ranto* ». Il s'agissait théoriquement d'installations temporaires qui petit à petit devenaient des installations définitives par des jeux incessants de retours et de nouvelles arrivées. Ces expéditions auraient ici conduit à la création de véritables colonies : les buqiyyin aux Comores, les Javaka (les malais) à Ceylan (Ottino, 1974).

III.2.3. Vagues ou continuum ?

Les données précédentes démontrent que les traditions orales ainsi que les premiers voyageurs européens signalent et confortent les hypothèses d'arrivées « austronésiennes » (au sens large) à Madagascar. Dans le même temps, les données archéologiques et historiques démontrent la présence de comptoirs par où transitaient des marchandises mais, n'en doutons pas, des hommes et des femmes également. Dès lors il faut se poser la question de savoir si les arrivées austronésiennes se font faites « par vagues » ou s'il n'y a pas eu un long continuum, une longue tradition d'immigration, de peuplement. Dans ce contexte « les vagues » dont se souviennent les traditions ne pourraient être que des épiphénomènes, des éléments légendaires ayant marqué les esprits. Pour l'instant ces questions ne peuvent être que posées mais elles devront être des éléments de recherche et de discussions importantes dans les années à venir.

III.3. L'esclavage

III.3.1. Une situation courante d'importance économique

L'esclavage connut une place prépondérante à Madagascar puisqu'une estimation de la fin du 19^e siècle donne le nombre de 500 000 esclaves dont 250 000 en Imerima, région qui comptait alors, selon une autre estimation basée sur les maisonnées et datée de la fin du règne de Radama premier (1828) 750 000 habitants (Deschamps 1960). Selon d'autres chercheurs, à la fin du 19^e siècle la moitié de la population de l'île devait être composée d'esclaves (Grandidier 1865-1870; Ramiandrasoa 1996). Ce dernier chiffre est contesté car il se serait surtout basé sur le centre de l'île, et que selon les observations en dehors de cette région, les esclaves représentaient un tiers de la population de l'île (Campbell 1991). Par ailleurs, le nombre d'esclaves se serait considérablement accru à partir de 1820 où ils représentaient 50% de la population (Bloch 1971) jusqu'à atteindre un niveau stationnaire vers 1835 (Campbell 1991). L'enfant d'une mère esclave naissait esclave et certains condamnés étaient réduits en esclavage (*zaza hova*). Il s'agit en effet d'un statut qui se transmet de génération en génération et devient une condition sociale liée à la naissance. Cette réglementation voit le jour au cours du règne du Roi Andriamasinavalona (1675-1710) ainsi que du Roi Andrianampoinimerina (1787-1810). Ces Rois sont à l'origine de la différenciation de la société Merina en Caste (pseudo-caste cf. *infra*) basée sur des réglementations du système de mariage de la société Merina (cf. *infra*) (Callet, 1953)²⁸. Ces castes étaient ainsi les *Andriana* (descendants de lignées royales), les *Hova* (les hommes libres) et les *Mainty* (Noirs) ou *Andevo* (Cousins 1963).

La traite fut officiellement abolie par Radama premier (1810-1828) dont l'influence ne dépassait guère l'Imerina et si cette mesure diminua peut-être l'exportation d'esclaves,

²⁸ Le Roi Andrianampoinimerina : « tels sont les ordres que je donne car je ne veux pas voir régner la licence de mes états ; [...] que les membres de la famille royale épousent les Princes comme eux, que les Hova épousent les Hova comme eux, que les gens de mon palais épousent les gens de mon palais, que les autres esclaves épousent les autres esclaves [...] s'il en est qui transgresse cette loi du Royaume, je les considérerai comme coupable, et je vous en informe ».

l'importation continua. Sous le règne de la reine Ranavalona premier qui lui succéda, les razzias effectuées par les chefs militaires fournissaient des bœufs et des esclaves. En 1877, le Premier ministre affranchit les esclaves africains ; encore une fois le trafic fut ralenti, mais il subsista en pays Sakalava (Deschamps, 1960). En 1881, le Code interdit de séparer les parents des enfants, de faire commerce d'esclaves, de les exporter vers la côte mais les propriétaires continuaient de vendre des esclaves sur les marchés.

L'esclavage était dans les mœurs et avant 1895 il était même impossible d'aborder la question de l'abolition puisque des missionnaires qui l'avaient tenté s'étaient fait huer par leurs paroissiens (Deschamps, 1960). En fait le statut des esclaves était très différent, puisque certains refusaient l'affranchissement afin d'éviter la corvée et l'impôt qui pesaient sur les seuls hommes libres. Les esclaves du palais (*tandapa*) avaient des situations privilégiées et avaient en dehors de leur fonction une grande liberté ; il en était de même de certains esclaves appartenant à des particuliers qui pouvaient être traités comme des membres de la famille et avoir des gains particuliers, bornant leurs obligations à un cadeau annuel à leur maître. En revanche à la campagne les conditions étaient beaucoup plus dures et s'il était précisé qu'un maître pouvait frapper un esclave mais pas le tuer, c'est bien parce que les décès par mauvais traitements n'étaient peut-être pas rares.

En fait, l'esclavage pourrait avoir été à la base d'une partie de l'économie de l'île, même si beaucoup de travaux restent à réaliser dans ce domaine (Campbell 1987). La richesse de l'Imerina provenait notamment du travail de ses nombreux esclaves (Deschamps 1960). Ils permettaient de cultiver les rizières, de garder de grands troupeaux, de pratiquer diverses industries lucratives et de construire des maisons (Deschamps 1960).

III.3.2. Commerce et origines des esclaves

Dans le cadre d'un travail sur le peuplement, les questions qui nous intéressent sont les origines de la traite, celle des esclaves, leur circulation au sein de l'île et les départs. En effet, si les populations malgaches se procurèrent des esclaves, elles en vendirent aussi.

L'une des caractéristiques de l'histoire de Madagascar depuis 1500, date de l'arrivée des européens et des premières sources écrites, c'est l'existence de razzias ou de guerres entre royaumes, petits et grands, afin de se procurer des esclaves et des bœufs. Les esclaves servaient aux nobles et aux particuliers et si l'on considère qu'au 19^e siècle dans cet immense pays qui comptait au mieux deux ou trois millions d'habitants un tiers à la moitié d'entre eux était composé d'esclaves provenant de razzias de proche en proche, il y a là un facteur de flux génique d'importance sur le long terme qui pourrait à lui seul expliquer certaines des ressemblances actuelles entre populations. En effet, même si avec le protectorat français puis l'indépendance, la reconnaissance de l'appartenance des sujets à telle ou telle caste persista, notamment au sein de l'élite, les facteurs de mixité furent rapides et nombreux et contribuèrent largement à la notion de nation malgache. Par ailleurs, depuis le début du 20^e siècle la grande île reçut des colons, des commerçants, des fonctionnaires, des soldats dont des Réunionnais et des Africains dont l'origine était peut-être semblable à celle de nombreux malgaches (pour les Africains), voire qui en descendaient (pour les Réunionnais).

Les exportations d'esclaves de Madagascar furent vraisemblablement, comme dans de nombreux pays africains, initiées par les arabes puis amplifiées par les européens. « Les navires de Malindi et de Mombaz viennent acheter dans ce pays des esclaves et des vivres » écrit Albuquerque en 1507 (cité par Deschamps 1960, p 87). Un siècle plus tard Luis Mariano note, des ventes aux Arabes d'esclaves Hova. « En 1667, R.P. Barreto estime que les Arabes enlèvent chaque année plus de 1000 esclaves de Madagascar » (Deschamps 1960) ; ce commerce continua jusqu'au 19^e siècle. A partir du 17^e siècle, les Européens, Portugais, Hollandais, Anglais et Français intensifièrent le trafic pour les « besoins » des Antilles et des Mascareignes. Ceci eut pour effet de multiplier les razzias et les guerres internes à l'île dont les effets ne sont guère connus ni analysés. Les navires européens historiquement connus qui ont fait la traite de 1506 à 1776 sont une centaine mais il a dû y en avoir beaucoup plus. Au minimum ce furent 20 000 esclaves pris à Madagascar en moins de trois siècles, mais certainement beaucoup plus. Par exemple, il y avait à l'île

Bourbon un millier d'esclaves malgaches en 1717, quatorze mille en 1826 dans les plantations mais un grand nombre s'étaient sauvés (Deschamps, 1860, p 86, 87). Les principales destinations étaient les Comores, la côte Est africaine, la mer Rouge, les Mascareignes, le cap, Java, les Antilles anglaises, le Brésil.

Madagascar, source d'esclaves, en importait aussi beaucoup de la côte Est africaine (Campbell, 1991) ce qui est une importante particularité comparée à la traite trans-atlantique par exemple. Il y a beaucoup moins de documents sur ce trafic qui était aux mains des Arabes et des Européens. Même après l'abolition par Radama premier (après 1828) les Malgaches firent venir à des prix très bas des esclaves africains de leurs lieux traditionnels d'importation qui semblaient être Makoa (Alpers 1977; Alpers 2001) et Masombiki (terme déformé du mot Mozambicains) via les Indiens et les Arabes par *botry* (boutres) pouvant transporter de 50 à 300 personnes dont un tiers pouvait mourir au cours du voyage. Ce trafic, connu dès le début du 16^e siècle, lui était vraisemblablement antérieur. Les mines d'extraction de fer, et chroritoschiste entre 10-11^e siècle devaient utiliser des esclaves, comme ce fut de cas des découvertes lors des fouilles aux Comores (Allibert *et al.*, 1983), Mahilaka (cf. *supra*, dans le Nord-ouest de l'île) et ils auraient joué un grand rôle d'importance dans la fonte du fer par exemple (Shepherd 1982).

Certains des caractéristiques de l'esclavage à Madagascar résident en la multiplicité des réseaux et trafics très compétitifs. En effet ses réseaux étaient tantôt menés par les Antalaotra, maîtrisant la commerce du nord de l'île (dénomination générique de musulmans ayant des ascendances Arabes) pour de longues distances répondant aux demandes courantes de cette région ouest de l'Océan Indien, tantôt mené par les Sakalava ainsi que les Bara du Sud-ouest pour répondre aux demandes Françaises pour les îles Mascareignes²⁹ ; et tantôt nourrissant les demandes Imerina (particulièrement au 19^e siècle) lorsque la monarchie Merina fut dans sa période de croissance économique basée sur l'agriculture demandant ainsi un important main d'œuvre (Campbell 1981). Pour ce

²⁹ Les Merina dominaient ce marché au 18^e siècle.

dernier schéma, les Merina amassaient autant d'esclaves venant de razzias à travers l'île même mais aussi venant de la côte Est-africaine, et ce schéma nouveau apparaît surtout à partir du 19^e siècle. Pour cette période du 19^e siècle, certaines archives historiques sur l'esclavage sont très informatives sur la démographie historique de l'Empire Merina. En effet, la province centrale de l'Imerina aurait reçu environ 120 000 esclaves à partir d'expédition militaire de 1816 à 1863 (Campbell, 1991) hors des régions de l'Imerina. Les décomptes mentionnent que les deux-tiers de la population d'Antananarivo étaient constitués de ces esclaves (surtout des côtes ouest) ainsi que d'esclaves Africains importés (provenant de Mozambique). Ainsi, jusqu'en 1850, l'Imerina aurait gagné, à travers ses migrations forcées et importation d'esclaves africains, 250 000 jusqu'en 1850 et 112 500 entre 1850 et 1895. Ces esclaves étaient maintenues dans la région mais selon certains démographes et historiens, ils ne contribuaient pas réellement à la croissance de la population de l'île. En effet, les esclaves à Madagascar semblent avoir connu d'importants taux de mortalité ainsi qu'un taux de naissance très bas (Manning 1983). Les femmes esclaves ont été toutes isolées et en plus de cela, les règles de mariages intra-caste contrôlaient de façon très rigide les intermariages entre castes^{30,31}. S'ajoute à cela le conditionnement social des enfants nés d'union mixte incluant une femme esclave. L'enfant de l'union garde ainsi le statut d'esclave de sa mère. Si certains se voyaient offrir l'opportunité de gagner leur liberté, il semblerait que nombre d'entre eux refusaient de peur d'être forcé au *fanompoana*. Cette autre forme d'esclavage était une pratique courante de l'empire Merina. Il s'agit d'une pratique oppressive qui forçait les personnes libres, et désignées à être au service de l'empire. Ainsi il semblerait que l'ensemble de ces facteurs limitait la croissance de la population d'esclave.

³⁰ Certaines références citées par Gwynn Campbell (1981) font par exemple mention d'une lapidation ordonnée par la reine Ranaivalona 1^{er} sur une servante qui a eu des rapports avec un esclave Mozambicain.

³¹ Cf. *infra* : chapitre sur le groupe Andriana Merina p100.

III.3.3. Contexte démographique résultant des réseaux de traites humaines

Dans ce contexte de ces différents réseaux complexes de traite d'esclave, notamment ceux du 19^e siècle dont on dispose quelques données d'archive, le schéma démographique qui en découle devait être différent selon les régions concernées (Figure 10). En effet, il semble bien que les conditions sociales des esclaves sur les Hautes-Terres au cours du 19^e siècle - bien qu'ayant reçu d'important nombre d'esclave à cette époque - n'étaient pas du tout favorables à une croissance de la population d'esclave mais plutôt à un taux de mortalité croissant. A côté de cela, les populations de Hautes-Terres elles-mêmes subissaient des razzias et des séries de « *kidnappings* », notamment par les Sakalava ainsi que les Bara. Ceux-ci effectuaient les razzias des femmes des Hautes-Terres et les gardaient au sein de leur communauté, tandis que les hommes étaient envoyés sur le marché pour les français dont les demandes étaient croissantes pour leurs plantations de canne à sucre sur les îles Mascareignes. Les femmes des Hautes-Terres étaient également très demandées sur les marchés musulmans des îles Comores, probablement pour le Moyen-Orient, et pourquoi pas vers le Nouveau Monde ? En effet, certains documents historiques mentionnent la déportation de quelque centaines de sujets importés à partir de Madagascar à travers des traites illégales durant le 17^e siècle (Matson 1998; Platt 1969). Des études archéogénétiques récentes ont mis au jour des squelettes d'esclaves dont certains semblaient être des Malgaches (les mêmes haplotypes mitochondriaux que ceux retrouvés à Madagascar, et des haplotypes qui sont également trouvés sur les Hautes-Terres (Lee *et al.*, 2009).

En ce qui concerne le sex-ratio des prélèvements, Inikori J.E. estime pour l'Afrique de l'Ouest une sex-ratio de 33 hommes pour 67 femmes pour les marchés musulmans et de 60 hommes pour 40 femmes pour les marchés du Nouveau monde (Inikori 2002). Compte tenu de ces différents réseaux, l'impact de la traite prend certainement des schémas différents suivant les régions de l'île concernées. La traite Arabe ayant pu prélever plus de femmes que d'hommes, et le contraire pour celle en direction du Nouveau Monde (bien

que l'on ne connaisse pas l'ampleur de cette dernière sur l'île). Par ailleurs, des déséquilibres démographiques dues aux raids régionaux ont pu, et selon certaines hypothèses, entraîné un déséquilibre du sex-ratio en faveur des hommes sur les Hautes-Terres, les femmes ayant souvent fait l'objet de razzia, notamment par les groupes Sakalava et Bara qui les auraient maintenu au sein de leurs groupes (Campbell, 1991). Pour le début de l'époque colonial, Paillard, mentionne un sex-ratio de 778 femmes pour 1000 hommes par exemple sur les Hautes-Terres (Paillard 1987).

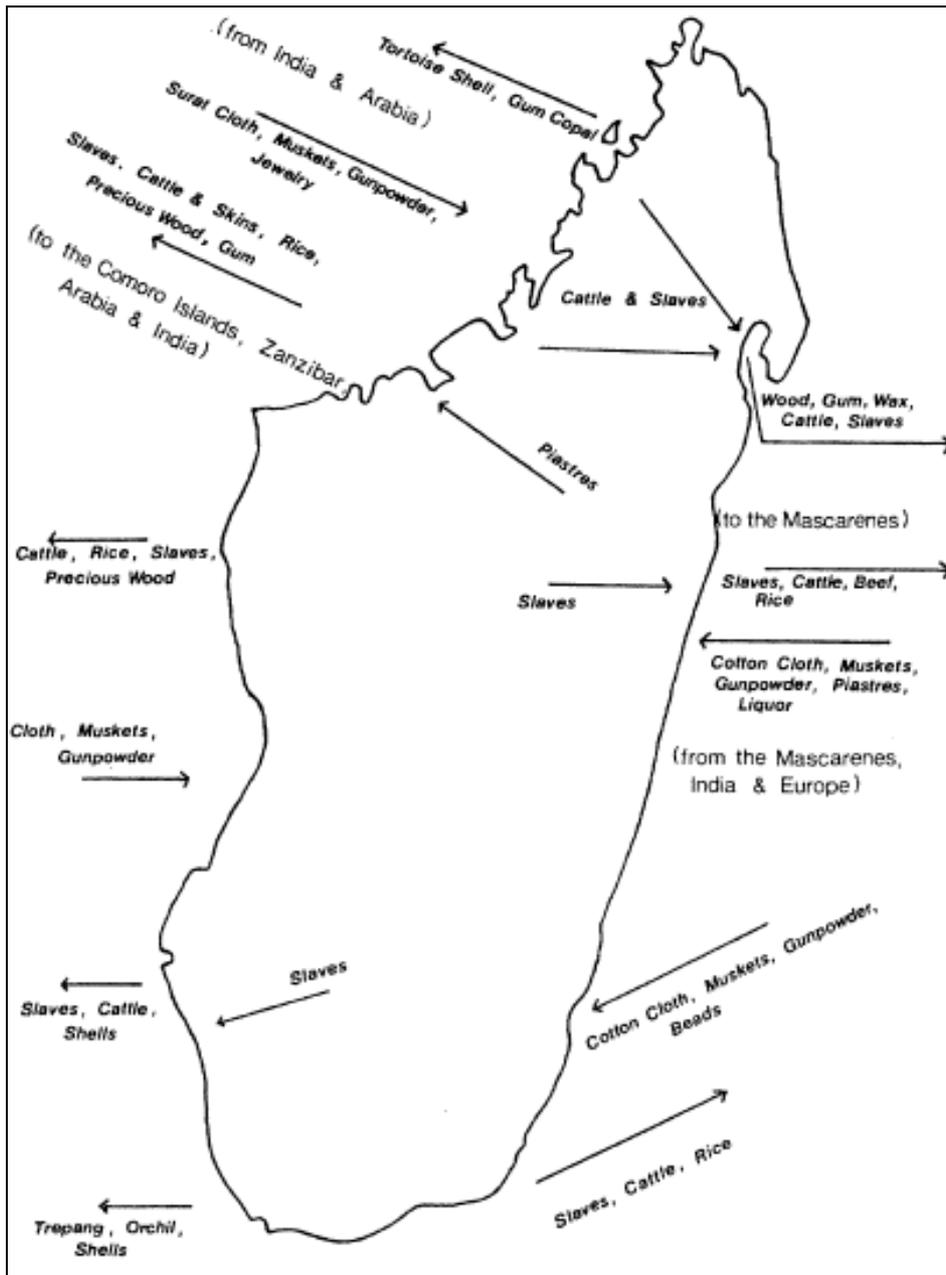


Figure 10: La traite de longue distance à Madagascar. 1800 © Campbell, (1991)

IV. CONFRONTATIONS DES CADRES DEMOGRAPHIQUES, ENVIRONNEMENTAUX ET HISTORIQUES

Les plus anciennes traces d'occupation de l'île sont ténues, elles sont liées à des restes de chasse et des découpes de viande effectuées avec des outils en fer un peu antérieures aux débuts de notre ère. Elles sont retrouvées dans la région de Toliara, sur la côte Sud-ouest, riche en cavités karstiques et qui ont fait l'objet de nombreuses prospections. On ne peut rien dire de l'origine ni de la culture de ces sujets sinon qu'ils étaient en contact avec des populations connaissant le fer. Comme celui-ci n'était forcément pas d'origine locale, on peut en déduire : (i) Soit que ces traces témoignent de visites de navigateurs d'origine inconnue, soit africaine, probablement, soit même de l'Océan Indien puisque si la liaison était parfaitement établie entre la mer Rouge, l'Océan Indien et l'Afrique orientale aux débuts du 3^e siècle de notre ère, il est probable que des explorateurs de ces contrées devaient les parcourir depuis quelques siècles ; (ii) Soit que des chasseurs-cueilleurs locaux avaient récupéré du fer, soit par échange avec des navigateurs, soit même dans du bois de flottaison venant notamment de naufrages qui furent fréquents sur les côtes malgaches. Pour cette période, nos estimations démographiques montrent que soit l'île n'était pas habitée (visites) soit qu'elle l'était par des chasseurs-cueilleurs avec une très faible densité. Si c'était le cas, aucune trace n'en aurait été retrouvée à l'heure actuelle. Notons à ce propos qu'en Afrique l'archéologie des Pygmées reste à réaliser et que les découvertes intéressantes la vie des chasseurs cueilleurs de la forêt amazonienne sont rarissimes. Dans le même temps, des objets en silex ne sont pas connus, s'il y avait donc des chasseurs cueilleurs, comme à l'époque historique pour de nombreux chasseurs cueilleurs de Madagascar, leurs outils auraient pu être en matières végétales.

A partir du 8^e siècle des comptoirs se développent sur les côtes, notamment dans le nord. Sur le plan historique, au cours du 8^e et 9^e siècle, dans l'est de l'Océan Indien, les malais sous influence culturelle indienne commencent à construire des bateaux leur permettant

d'affronter avec de forts tonnages les hautes mers. La période qui s'étend du 10^e au 13^e siècle fut marquée par leur essor économique qui s'accru avec l'ascension du petit royaume du Sriwijaya dans le Sud-est de Sumatra. Entre le 9^e siècle et le 13^e siècle, cette thalassocratie Sriwijaya contrôle tout le commerce de l'Océan Indien ainsi que la mer de Chine et elle ira jusqu'à s'implanter à Ceylan (Ottino, 1974). Elle organise le commerce en Afrique orientale, et l'existence de colonies à Madagascar et aux Comores, devait faciliter ces relations (Vérin 2000). Rappelons que déjà en l'an 945 et/ou 946 de notre ère, des Indonésiens « dans un millier d'embarcations » selon « Le livre des merveilles de l'Inde » écrit par le Persan Ibn Shariyar, attaquèrent les îles de la côte d'Afrique ou les Comores pour s'y procurer des esclaves africains. L'archéologie suggère que certains comptoirs étaient tenus ou comptaient parmi eux des musulmans. La production du fer et l'extraction du chloritoschiste étaient des éléments d'importance. Compte tenu du contexte général de l'époque, ces productions devaient être réalisées par des esclaves, vraisemblablement amenés du continent africain. Il fallait bien évidemment nourrir maîtres, esclaves et commerçants et dès lors il n'est pas étonnant que la modification de la couverture végétale en liaison avec des essarts soit juste antérieure à cette période (Wright 1992). Les Malais qui devaient contrôler ce commerce auraient pu amener avec eux des immigrants parlant des langues du groupe Sud-est Barito. Les raisons de ces voyages sont inconnues, mais il n'est pas impossible qu'ils aient désiré voir un peuplement se développer sur l'île afin de pouvoir approvisionner les comptoirs qu'ils créaient. Est-ce que ces sujets étaient leurs esclaves, des immigrants « volontaires » ? La question ne peut pour l'instant qu'être posée. En déposèrent-ils aussi en Afrique de l'Est qui secondairement auraient gagné l'île ? Quels furent leur devenir ? Là aussi pour l'instant l'histoire et l'archéologie sont muettes et des recherches devront être développées sur cette période clef. Toutefois, il semble bien qu'aux alentours de l'an mil et dans les siècles qui suivirent l'archéologie mette en évidence, (i) le développement des comptoirs sur les côtes et de circuits commerciaux qui les rejoignent, (ii) le développement de la riziculture ce qui implique l'arrivée d'agriculteurs (amenés par les Malais ?) et/ou le développement de techniques agricoles sous influences extérieures, (iii) mais aussi de nombreux groupes

vivant, pour le peu qu'on puisse en juger actuellement, de l'élevage et/ou de la chasse et/ou de la pêche. Ces groupes sont repérés car ils utilisent des instruments divers, ont parfois de la poterie, et des animaux domestiques. Rappelons à ce propos que les noms des animaux domestique sont d'origine bantoue.

L'histoire évoque des arrivées shiraziennes dans le Nord de l'île. Il pourrait s'agir de commerçant arabes amenant probablement des Cafres avec eux et établissant des comptoirs islamisés qui pourraient représenter les maîtres. Savoir s'ils n'étaient que de passage et si des lignées se sont implantées est pour l'instant difficile. En ce qui concerne les esclaves africains, ils se sont retrouvés dans un milieu assez proche du leur, vaste et peu peuplé. Si l'on compare cette situation aux situations américaines du sud des 12^e et 13^e siècles, les fuites ne devaient pas être rares, elles devaient conduire à la formation de communautés marron à moins que les fuyards ne rejoignent des communautés de chasseurs cueilleurs, d'agriculteurs ou de pasteurs. Dans tous les cas certaines de ces communautés se sont certainement développées avec ces nouveaux apports. Par ailleurs, en dehors des esclaves, des africains ont pu s'installer à cette époque directement à Madagascar, car c'est du 8^e au 10^e siècle que les Bantous marins connaissent bien les océans, notamment les Sabaki (Vérin, 2000). De cette période datent aussi des arrivées austronésiennes responsables de l'introduction de la riziculture. On en soupçonne plusieurs vagues. Sur les Hautes-Terres, l'archéologie (Wright & Kus 1979) révèle l'établissement des premières communautés agricoles cultivant taros, riz, et s'installant près des marais (Rakotovololona 1989). Il s'agit des populations de la phase Fiekena. Dans la même idée, dans le plus ancien site du Sud-est, est signalée une implantation de communautés probablement agricoles, les Maliovola qui pratiquaient la riziculture en bord de rivières (Dewar, 1993. cf. *supra*). La dernière vague serait à l'origine des Zafiraminia. D'après les récits oraux, une fois débarqués dans l'extrême nord et ayant rencontré des populations qui les guident, ils entament petit à petit leur progression dans l'île. Ils seraient de cette façon parvenus jusque dans le sud remontant canaux et fleuves. Les récits de Etienne de Flacourt, (1651), de Mariano (Mariano 1904), de Paul Ottino

(Ottino 1986)³² montrent comment sur toute la côte orientale, il y avait des gens qui faisaient partie de cette « nappe » d'expansion. A ces époques, comme aujourd'hui entre les Vezo, les Mikea et les agriculteurs, il devait y avoir des contacts entre communautés conduisant soit à des assimilations, des conflits, des déplacements, des disparitions de populations.

Nos estimations sont de quelques milliers de sujets pour le début de cette période et de 20 000 vers 1250. Ce dernier chiffre semble sous-estimé si l'on considère que toute l'île était plus ou moins occupée à cette période et qu'il devait y avoir quelques comptoirs florissants sur les côtes. L'économie de l'île pourrait avoir favorisé les immigrations et la population a peut-être augmenté plus vite que le modèle en raison d'arrivées successives et imbriquées de sujets attirés par ce Nouveau Monde et qui y prospéraient. Signe d'augmentation démographique, entre l'an mil et le 16^e siècle, les groupes d'agriculteurs et d'éleveurs vont se structurer en communautés de plus en plus complexes. L'origine des sujets, les milieux de vie différents, les distances et l'importance des contacts entre groupes vont certainement façonner les ethnies.

La découverte de l'île par les Européens va placer Madagascar sur leurs voies commerciales. De façon indirecte cette découverte va influencer toute l'histoire des siècles qui vont suivre puisque la recherche d'esclaves, la vente de fusils et de denrées va déclencher et surtout entretenir les guerres intestines. Il est tout à fait possible que l'île était plus peuplée en 1500 que 150 ans plus tard, lorsque les pressions économiques commençaient à se faire sentir. Par ailleurs, nous ne savons rien des premiers contacts et des maladies qui ont certainement été apportées. Certains comptoirs ont disparu et des populations se sont peut être déplacées ou ont disparu.

En conclusions, Madagascar a été très peu peuplé jusqu'au 7^e / 8^e siècle de notre ère. La pression anthropique semble démarrer à cette époque lorsque Madagascar rentre dans

³² Ottino P.1986, dans *L'étrangère intime* « dix sept générations à partir d'une lignée et par une autre quatorze ».

l'espace monde de l'Océan Indien. Comme dans d'autres îles, les hippopotames nains seront parmi les premiers à disparaître. Il faudra toutefois un millénaire pour que cette pression se fasse d'importance preuve d'une démographie qui n'a pas été d'importance avant le 19^e siècle. Les premières arrivées d'agriculteurs introduisant la riziculture, vague austronésienne, datent du 7^e et/ou 9^e siècle, elles se poursuivront jusqu'aux Zafiraminia certainement au 12^e siècle. Ces vagues ont-elles été précédées de l'arrivée de pasteurs africains comme certains chercheurs le suggèrent ? Il est difficile de l'affirmer. Toutefois l'arrivée d'agriculteurs austronésiens est quasi concomitant de celle de marchand arabes et certainement d'esclaves africains dont certains ont du s'échapper très vite et former ou rejoindre des communautés antérieures. Si l'on considère qu'il y avait largement moins d'un million de personnes en 1650, vers le 13^e siècle la population devait être au mieux de 500 000 sujets, très inégalement répartis, mais un chiffre de dix fois moins ne serait pas impossible.

DEUXIEME PARTIE

MATERIELS ET METHODES



V. POPULATIONS ET GROUPES ETUDIÉS

V.1. Les groupes étudiés, les méthodes

V.1.1. Introduction

Etudier le peuplement humain de Madagascar est un programme de recherche sur le long terme. Dans ce travail, nous avons choisi d'en jeter les bases en choisissant à priori certains groupes finement sélectionnés. Classiquement, Madagascar est composé de 18 ethnies. Dernièrement, Alain-Aimé Rajaonarison faisait remarquer que le nombre de 18 est symbolique dans la mesure l'on note des variations du nombre d'ethnies, par exemple, 25 sont répertoriés en 1908, et au moment de l'indépendance (1960), 18 ont été enregistrées et comporte des catégories nommés « divers » (Rajaonarison 2009). La « réalité » de ces chiffres fait depuis l'objet de multiples controverses. En effet, pour certains chercheurs, Madagascar serait un puzzle ethnique (Nativel 2002) où cartographie et recensement inconnu des états souverains malgaches n'ont été mis en place que par l'administration coloniale Française. Leurs buts n'étaient pas de fournir des cartes ethnographiques et démographiques mais bien de conquérir et pacifier, de coloniser et d'administrer, et d'asseoir la domination (Figure 11 et 12 *infra*). En effet, ces cartes offrent un regard global de l'île qui passe par une francisation de la toponymie ; quant au recensement, il contribue à institutionnaliser une classification : « *plus qu'une simple opération de comptage, le recensement codifié, à travers les nomenclatures qu'il propose, la stratification de la société* » (Simon 1997). En effet, les recensements étaient juste des dénombrements, plus facile à réaliser dans les villes que dans les campagnes, d'où un nombre fluctuant de sujets mais aussi d'ethnies.

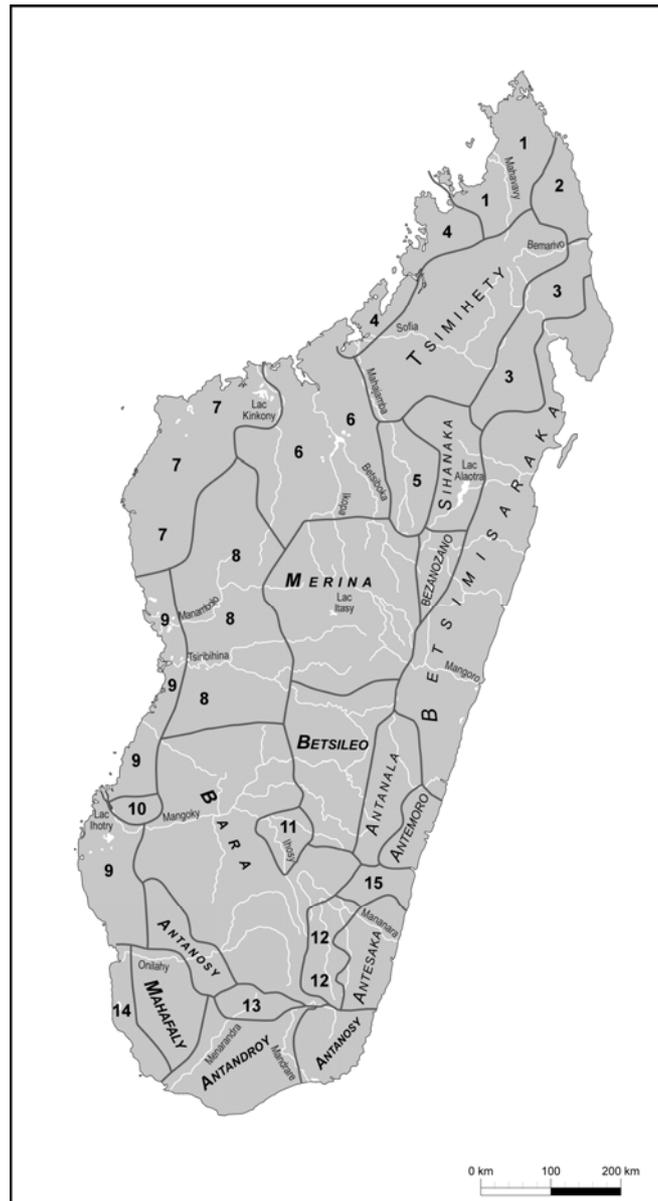


Figure 12 : Carte répertoriant les groupes ethniques (1958) d'après Deschamps (1960)

- 1: **Nord** : Antankarana, Sakalava, Makoa, Tsimihety, Betsimisaraka
- 2: **Vohémar** : Tsimihety, Betsimisaraka, Sakalava
- 3: **Falaise Nord-est** : Tsimihety, Betsimisaraka, Sakalava
- 4: **Analava** : Sakalava, Makoa, Tsimihety
- 5: **Tsaratanana** : Sihanaka, Betsimisaraka, Betsileo, Merina
- 6: **Betsiboka**: Merina, Betsileo, Sakalava, Comoriens , Antemoro, Antesaka
- 7: **Ambongo Maintirano**: Sakalava, Makoa, Antemoro, Antesaka, Betsileo, Tsimihety
- 8: **Menabe intérieur** : Sakalava, Bara, Antemoro, Antesaka, Antanosy, Betsileo, Merina
- 10: **Mangoky** : Masikoro, Antemoro, Antanosy, Bara
- 11: **Ihosa** : Bara, Betsileo
- 12: **Midongy-lakora** : Bara, Antesaka
- 13: **Bekily-Tsivory** : Antandroy, Bara, Antanosy, Antanala, Antemoro
- 14: **Sud-ouest** : Vezo, Tanalana

Ces identités ethniques fluctuantes ne se résument cependant pas à des créations coloniales, car les rapports interethniques existaient bien longtemps avant. Les constructions monarchiques des 17^e et 19^e siècles reposaient par ailleurs sur des rassemblements d'ethnies existantes, promouvant de cette façon le Royaume de Madagascar. Afin de jeter les bases, d'une étude sur le peuplement de Madagascar, il a semblé intéressant de choisir d'une part un groupe des Hautes-Terres de culture austronésienne, et d'autre part un ou plusieurs groupes des Basses-Terres. Notre choix se porta sur un groupe lignager des Hautes-Terres, choisi à priori comme « vecteur austronésien », et sur un groupe Mikea considéré parfois de façon traditionnelle comme l'un des derniers représentants des premiers occupants de l'île. Dès nos premières investigations, tant bibliographique que sur le terrain, il apparut que les relations des Mikea avec les populations Vezo et Masikoro qui les entouraient étaient profondes, pour des raisons pratiques, les Vezo seuls furent donc ajoutés à l'étude en tant que population témoins de l'étude. Si la définition des ethnies pose parfois problème, celle des modes de vie l'est beaucoup moins. Sur cette base, j'ai essayé dans un premier temps de conjuguer ethnie et mode de vie. Les Mikea, derniers chasseurs cueilleurs de Madagascar ont un mode de vie bien défini et ils sont régulièrement repris dans la littérature comme un sous-groupe ethnique (Dina 1976; Lombard 1998).

En résumé, l'un des buts de notre travail est d'étudier l'origine des populations malgaches. Afin de le réaliser dans un laps de temps compatible avec celui d'une thèse nous avons choisi d'étudier d'une part les derniers chasseurs cueilleurs Mikea et les populations qui les environnaient, d'autre part une famille supposée d'origine austronésienne. Les deux premiers échantillons (Mikea et Vezo) sont des échantillons de populations, bien individualisées quant à leurs modes de vie et leurs cultures qui échangent par ailleurs des conjoints. Ils sont situés dans une zone de l'île qui n'a jamais été sous contrôle merina et qui est restée quasiment inconnue jusqu'en 1905 (Figure 13), les modes de vie restent traditionnels, ils sont dans une zone où il y a les plus anciennes traces de peuplement, leurs origines mythiques ou historiques sont inconnues bien que les Mikea soient parfois

assimilés aux populations ancestrales de l'île (Rakotonirina et Poirier, 1984). L'échantillon provenant de la lignée Andriantompokoindrindra ne représente en aucun cas un échantillon de population. Il représente un groupe de sujets se réclamant d'un même ancêtre austronésien et qui souligne, encore actuellement ces origines. Il y a donc là l'occasion théorique de se servir de cette famille comme un vecteur de « gènes » austronésiens que nous pourrions avoir l'occasion de mettre en évidence.

En choisissant d'échantillonner ces trois groupes nous espérons avoir une vue, via les Mikea et les Vezo sur les premiers peuplements, tandis que les Andriantompokoindrindra auraient plutôt pu nous renseigner sur les contacts avec l'Indonésie. Précisons d'emblée que si ces buts ne furent pas totalement atteints aussi facilement et les lignées retrouvées, les relations entre ces groupes se sont révélées infiniment plus complexes que nous le pensions initialement.

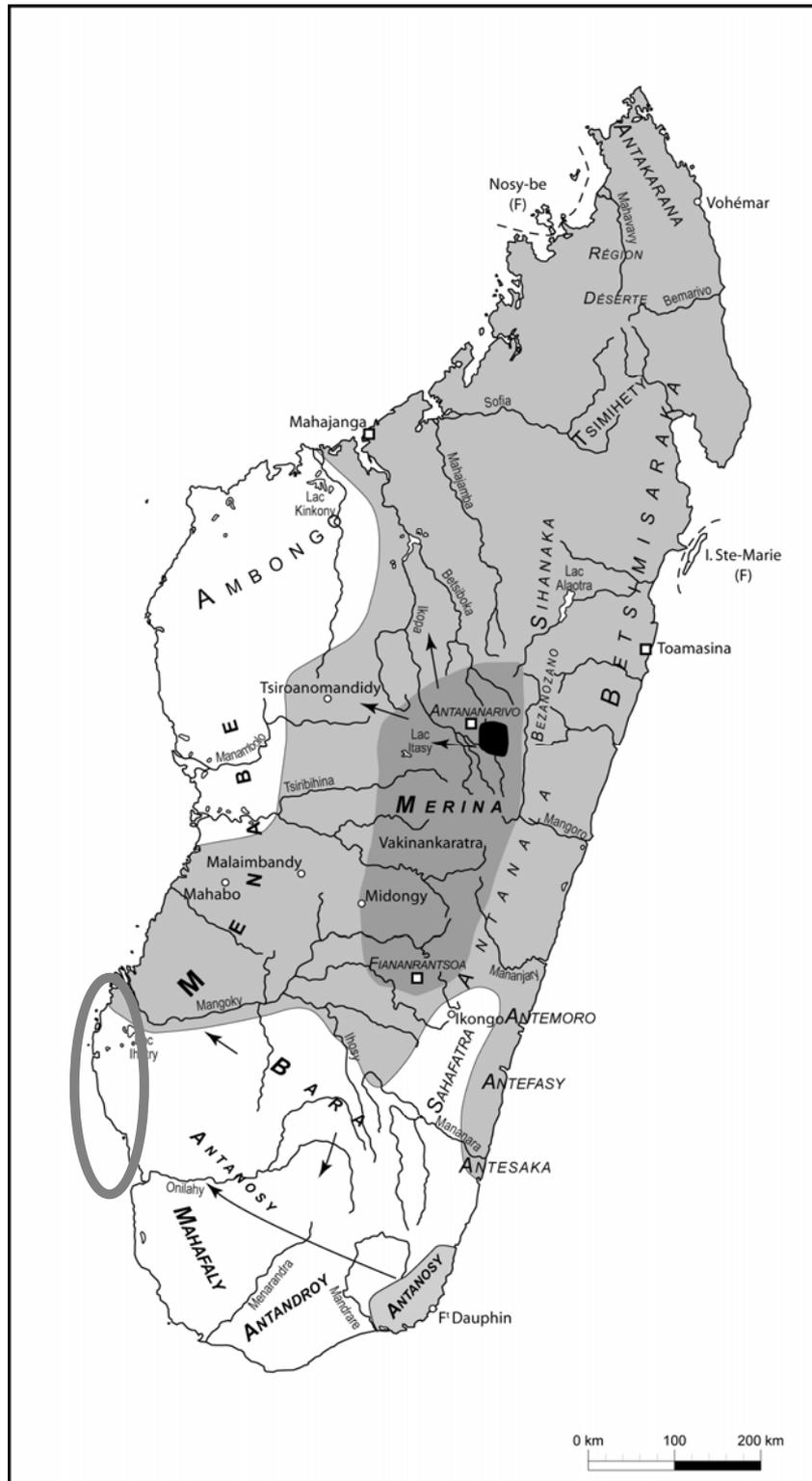


Figure 13 : Carte de l'expansion Merina

(Les aires en blancs représentant les peuples indépendants ; dans la région entourée sont localisés les Mikea et Vezo. Adaptation de la carte de Deschamps, 1960.

V.2. Le groupe Andriana (noble de la famille régnante) :

Teraka Andriantompokoindrindra, groupe statutaire descendant de lignée royale issue de l'ancienne Monarchie Merina.

V.2.1. Introduction

Le groupe andriana de la « lignée » du roi Andriantompokoindrindra (1600-1610)³³ est un groupe statutaire (si on prend partie pour la définition de Françoise Raison-Jourde en 1991 qui se veut plus neutre) fondé sur la base d'une ascendance commune au Roi Andriantompokoindrindra. Ce groupe est issu de la colline d'Ambohimalaza, village à une vingtaine de kilomètres à l'Est d'Antananarivo. Parmi les groupes de descendants qui se réclament d'une lignée royale, celui-ci se nomme « Teraka³⁴ Andriantompokoindrindra ». Ces groupes formaient surtout au 18^e et 19^e siècles une pseudo-caste – si on prend cette fois partie pour la définition de G. Condominas (Condominas 1960) qui est un peu plus tranchant - noble des familles régnantes dans la région de l'Imerina des Hautes-Terres centrales de Madagascar. En effet, au moins trois niveaux hiérarchiques ont catégorisé les Merina des Hautes-Terres durant ces époques: le rang des Andriana³⁵ (nobles), la classe Hova (Hommes libres), le rang Andevo ou encore *mainty* (esclaves et descendants d'esclaves). Les systèmes d'alliance entre ces différents groupes ont été régis par des règles très strictes établies par la royauté. L'endogamie était alors de rigueur comme l'explique très bien la citation de Paul Ottino : « *La préférence pour l'endogamie est commune à toutes les communautés Merina, Vakinankaratra, Betsileo, Zafimaniry, Bezanozano des Hautes-Terres centrales de Madagascar et aux milieux émigrés qui en proviennent [...] le*

³³ Hypothèse sur les années de règne du roi Andriantompokoindrindra (cf. *infra*).

³⁴ *Teraka* : unités discrètes détentrices des biens et gardiennes des tombeaux. Ils sont organisés autour de ce critère également lié à la résidence....

³⁵ La racine du mot andriana est « *Andry* » qui signifie pilier. Mot passé au vieux Malais par le sanskrit *dara* qui signifie « Prince », « support », « pilier » et qui rejoint les titres les plus répandus chez les Malgaches : Dian, Ndria, Andria ayant tous le même racine « *andry* » qui signifie « le support », « le pilier » (Ottino, 1974)

désir de rester « entre soi », la peur des étrangers, l'attachement aux terres ancestrales dont il faut préserver la consistance. Ceci combinés favorise la pratique de l'endogamie, sentie comme le meilleur moyen de maintenir le statut social... .L'ancienne royauté Merina a codifié ces idées en lois très sévères proscrivant les mariages entre personnes de statut social différents » (Ottino 1998a). Ces lois s'appliquaient donc au groupe andriana, lois qui sont devenues une tradition, surtout au sein des Teraka Andriantompokoindrindra (groupe d'étude) et qui peut encore être vivace à l'heure actuelle.

Si on décompose le nom de ce roi, dans Andriantompokoindrindra, il y a *Andriana* + *Tompoko* + *indrindra* (litt. *seigneur suprême, ou seigneur de l'ordre*) et dans Andrianjaka, le nom de son frère cadet, littéralement signifie « *seigneur régnant* ». Des dénominations – (cf. *infra*) qui seront très informatives sur l'identité et le contexte historique de la formation de ce groupe statutaire.

Les descendants (*Teraka*) du Roi Andriantompokoindrindra sont tous originaires de la colline d'Ambohimalaza. Cette colline fait partie des douze collines sacrées³⁶

³⁶ « *Et c'est à partir d'Andrianampoinimerina qu'a commencé l'appel aux 12 collines et aux 12 qui ont régné, et des 12 cases saintes où ont été enterrés les ancêtres royaux* » (Callet R.P, 1908).

Les localités citées par le roi est en fait les lieux d'édification des villages royaux fortifiés, protégés par des fossés circulaires, et qui se positionnaient sur les hauteurs. Les villages les plus importants de l'Imerina et les plus prestigieux constituaient les 12 collines sacrées, nommés par le roi Adnrianampoinimerina au 18^e siècle

« C'est moi qui suis le maître de ce qui est l'étendu de la terre et sur l'étendue du ciel. Et mes ancêtres je m'en souviens : ainsi pour **Ampandrana**, c'est Rafandrana qui est là ; ainsi pour **Merimanjaka** ce sont les Rafohy et Rangita qui sont là ; ainsi pour **Alasora**, là est Andremanelo ; ainsi pour **Ambohitrabiby**, là est Ralambo ; Ainsi pour **Antananarivo**, là est Andrianjaka et Andriantsitakatrandriana et Andriatsimitoviaminandriandehibe et Andriamasinavalona le Grand et son fils. Il a ramassé en un le cœur de l'Imerina qui voici ; ainsi pour **Ambohimanga**, là est Andriatsimitoviamindriana et Andriambelomasina. Alors, moi je suis le successeur de tous ceux-là, c'est moi qui hérite maintenant, mais à la place d'eux, les douze qui ont régné ». Il ordonna de faire mémoire à ces 12 rois ancêtres. « Et les cases saintes où sont enterrés les ancêtres Royaux à **Ambohidratrimo**, **Ilafy** et **Namehana** et **Amboatany** » Callet R.P, 1908. Le Tantaran'andriana du père Callet a en fait énuméré 10 collines. Le nombre 12 est rituel et symbolique car plus loin la chronique cite treize collines, voire 15 dont celle d'**Ambohimalaza**. Et voire 18 aussi selon certaines sources orales, car correspondent toutes à des principautés avec lesquelles le roi Andrianampoinimerina (1745 - 1810) a contracté les alliances matrimoniales.

Ainsi Ambohimalaza (litt. La ville fameuse) fut le fief d'Andriantompokoindrindra, fils aîné du roi Ralambo.

d'Antananarivo, sacralisation énoncée au 18^e siècle par le roi Andrianampoinimerina en mémoire des ancêtres royaux déchus dont il était l'héritier. Les survivances des liens des familles au sein de ce groupe subsistent dans l'attachement des descendants aux mêmes terres et tombeaux ancestraux de la colline d'Ambohimalaza. La majorité des familles ne vivent plus sur ces terres ancestrales mais le rattachement au *Teraka* reforme le groupe à l'extérieur de cette résidence. Nous allons décrire les particularités et la position dans l'histoire de Madagascar, de ce groupe statutaire ; les liens des descendants actuels avec leur(s) ascendant(s) membres de la lignée royale issue de la colline d'Ambohimalaza ; les traces des cultures Austronésiennes, notamment dans le système de succession du souverain ; les intérêts et inconvénients de l'étude de ce groupe pour une étude d'anthropologie génétique.

V.2.2. Descriptions et particularités

V.2.2.1. Liens très vivaces des descendants actuels à leur ancêtre éponyme

Comme nous venons de le souligner, le groupe des Andriantompokoindrindra, on l'appellera ainsi, est lié de façon vivace à leur ancêtre éponyme Andriantompokoindrindra. La construction de ce groupe statutaire pouvait avoir été mêlée d'histoires de successions dynastiques et de mobilités hiérarchiques souvent méconnues. L'un des rares ouvrages qui s'est intéressé à ce groupe est celui de la transcription d'une tradition orale par le Dr. Rasamimanana dans « La contribution à l'histoire des Malgaches : Ny Andriantompokoindrindra » (Rasamimanana & Razafindrazaka 1909). Pour de nombreux descendants Andriantompokoindrindra cet ouvrage et ce récit restent parfois considérés comme une source historique certaine, parfois prise à la lettre alors qu'il pourrait être une lecture de l'histoire à la gloire des descendants. Dans cet ouvrage il est par exemple écrit :

Le Roi Andriantompokoindrindra (*litt. seigneur suprême*) à son jeune frère Andrianjaka (*litt. seigneur régnant*)

« *Homeko anao ny anio tontolo andro, fa ny farany kosa ho ahy* » –
“*Ainsi je vous donne le présent, je conserve l’avenir*”

Cette phrase a pu être interprétée de différentes façons :

Cette phrase du roi signifierait que l’aîné de la fratrie, successeur désigné, n’aurait pas régné parce que son frère cadet préféré de leur père le Roi Ralambo (1575-1600), aurait hérité du pouvoir (Callet R.P, 1908), soit signifiant que l’aîné a bien régné mais qu’il a cédé le pouvoir à son frère cadet Andrianjaka sous réserve que ses descendants ainsi que ceux d’Andrianjaka se marient entre eux (Rasamimanana et Razafindrazaka, 1909). Cette dernière interprétation est vigoureusement défendue par « les Andriantompokoindrindra »³⁷ .

Toutefois, les dernières analyses révèlent actuellement des aspects différents :

Andriantompokoindrindra, fils aîné du Roi Ralambo n’aurait pas régné parce que le passage du pouvoir à son frère cadet aurait été décidé dès leur naissance. Cette hypothèse explique que le roi Andriamanelo (1540 - 1575), père du Roi Ralambo aurait fait assassiner son jeune frère Andriamanitany afin de garder la succession du pouvoir pour sa descendance. Ayant été pris de remords et ayant eu peur d’une malédiction, le Roi Andriamanelo aurait fait marier son fils Ralambo à la petite fille du défunt et aurait désigné le fruit de cette union comme l’héritier légitime du trône. Andriantompokoindrindra, né du premier mariage du Roi Ralambo ne bénéficiait donc

³⁷ Les Andriantompokoindrindra regroupent les descendants de la lignée du Roi Andriantompokoindrindra. Ces descendants forment aujourd’hui plusieurs centaines de familles qui honorent souvent leur statut. Récemment, la 450^{ème} anniversaire du roi Andriantompokoindrindra a été célébré en grande pompe avec la présence du Président de la République Ravalomanana. Les traditions sont très vivaces.

plus du trône compte tenu de cet accord (Delivré 1974), (Razafiarison 2005)³⁸ et ce fut son jeune demi-frère Andrianjaka (1610-1630)³⁹ qui fut ainsi l'héritier légitime.

Il y aurait une histoire dynastique dans cette phrase du Roi⁴⁰. Andriantompokoindrindra aurait régné pendant 10 ans mais il aurait cédé son pouvoir souverain à son cadet Andrianjaka en passant une convention avec celui-ci : « *Mais le donnant, il ne renonce pas... mais la conserve pour une période ultérieure* » (Ramiaramanana 2001) : *Ny zanako ho alain'ny zanakao manjaka ho vady, dia izany no ananako ny farany* – Ceux de vos descendants qui règneront se marieront avec mes descendants ». Ceci pourrait signifier que s'il a conservé le pouvoir, il n'aurait pas régné par ses descendants (Ramiaramanana 2001). « En, effet, en Imerina, le statut des enfants dépend de celui de la mère. Et si le fils d'un roi succède à son père dans l'exercice du pouvoir souverain, c'est parce que dans le droit de succession royale, il tient de sa mère le droit de régner » Andriantompokoindrindra veut donc s'établir pour une source de légitimité en faisant des filles de sa descendance la source des rois d'Imerina. (Ramiaramanana, 2001). La contrepartie de la renonciation au pouvoir est en fait une série de privilèges parmi lesquelles celle de « donneur d'épouses ». Paul Ottino (1986) écrit que dans les conceptions indonésiennes, ce seul privilège suffirait à établir la supériorité des descendants d'Andriantompokoindrindra à ceux d'Andrianjaka. Cette thèse est pour de nombreux auteurs fondée, au moins théoriquement, et douée d'un grande intelligence (Delivré 1974; Ottino 1973). Les premières généalogies, produites par le Dr. Rasamimanana dans son ouvrage relatent ces intermariages entre les enfants des deux frères.

³⁸ Cette présentation a été présentée en 2005 par l'historien Razafiarison Aina, devant les groupes de descendants du Roi Andriantompokoindrindra de plus en plus soucieux d'apprendre un peu plus sur leur histoire.

³⁹ La même période de règne est retenue par la tradition comme étant le règne du Roi Andriantompokoindrindra. Ceci est l'empreinte de la controverse sur la question du règne ou non de ce dernier.

⁴⁰ Cette deuxième hypothèse historique est également présentée sur le site des descendants du Roi Andriantompokoindrindra qui comme je l'ai dit montrent une réelle volonté intellectuelle de connaître leur histoire. <http://www.ambohimalaza-france.com/>

Au moins une soixantaine de personnes appartenant aux deux branches aînées et cadettes (Ottino 1998a). Ces intermariages fondent la descendance de l'aîné et du cadet en une souche unique « la source des rois » (Delivré 1974) la source d'où proviennent les souverains de l'Imerina » « loharano nihavian'ny mpanjaka eto Imerina ». « Ce phénomène favorisant au sein de l'ordre nobiliaire Andriana l'émergence d'un noyau restreint purement royal « formant un groupe dominant cognatiquement apparenté » (Gullick 1969; Valeri 1972). « Andriantompokoindrindra va isoler, détacher, sa propre lignée qu'il constitue en lignée utérine, lignée « sacrée » parce que donneuse d'épouses sacrées : les vady santatra, dispensatrice de vertu, de souveraineté qu'est le hasina. Ce faisant, Andriantompokoindrindra se place définitivement avec sa descendance, hors compétition » (Ottino 1998a)

La convention semble ainsi avoir été respectée, et des preuves sociologiques semblent persister aujourd'hui selon Ramiamanana B. et J.P. Domenichini (2001). En effet, en contournant les institutions politiques de la sorte, Andriantompokoindrindra a provoqué des conflits notamment auprès des descendants de sa sœur, alors écartés de la succession. Des refus d'alliances matrimoniales entre les deux groupes persisteraient encore jusqu'aujourd'hui, (une des preuves sociologiques avancées par ces auteurs).

V.2.2.2. L'endogamie

L'une des particularités de ce groupe est l'application des règles d'endogamie stricte maintenue au fil des générations des temps de la monarchie à aujourd'hui. Elle est en partie expliquée par les traditions que nous venons de présenter notamment cette convention d'alliance entre les enfants des deux frères qui aurait pu être maintenue de façon vigoureuse, jusqu'à il y a seulement une à deux générations. Il semble qu'il y ait eu aussi une application juridique à l'égard des descendance bien que l'énonciation de cette

application adressée aux Andriantompokoindrindra soit contestée par le Dr. Rasamimanana. Rappelons « les faits ».

Les conflits résultant de la convention d'alliance pour les descendants des deux frères ne sont pas arrêtés au strict cercle des trois groupes de descendants (les deux frères et la sœur écartée). Une politique de mobilité hiérarchique semble en effet frapper ce groupe. Cette politique conduit à une application juridique de mobilité hiérarchique, pratique courante au temps de la royauté. Elle aurait semble-t-il contribué à réduire les droits des descendants en les regroupant dans une catégorie Andrianteloray⁴¹. Cette catégorisation est loin d'être anodine dans ses effets car elle aurait pu cantonner les Andriantompokoindrindra à un enfermement par endogamie stricte, même si cela aurait pu être présenté comme une forme de privilège par ceux qui l'ont ratifié. En fait, il s'agit d'une sanction d'enfermement. Les catégories Andrianteloray ne pouvaient plus par cette application, fonder par le mariage de nouvelles alliances avec les familles puissantes ni être adoptées⁴² par des membres appartenant à des groupes supérieurs (Ramiaramana et Domenichini, 2001). Plus tard, les groupes de descendants s'appuient parfois sur le résultat « phénotypique »⁴³ de cet enfermement pour défendre la « pureté » de leur groupe.

Par la suite, il y eut également des lois d'alliances matrimoniales imposées à cette époque monarchique par la royauté, et au moins dans la région Imerina : (Figure 14) comme nous le voyons à travers le schéma ci-dessous.

⁴¹ « L'article 59 et 60 du Code des 365 articles impose l'obligation de l'endogamie pour chacun des trois groupes formant les Andrianteloray. » ... « au 19^e siècle, la position des Andriantompokoindrindra n'était plus évidente » Ramiaramana B. & Domenichini J., 2001 (non publié).

⁴² Les adoptions et dons d'enfants étaient des pratiques courantes : l'adoption de proches parents est une forme d'alliance : Ottino P., *Les champs de l'ancestralité à Madagascar. Parenté, alliance et patrimoine*. Paris, Karthala/Orstom, 1998, 685 p.

⁴³ Les Andriantompokoindrindra ayant été classés parmi les *fotsy* (les blancs).

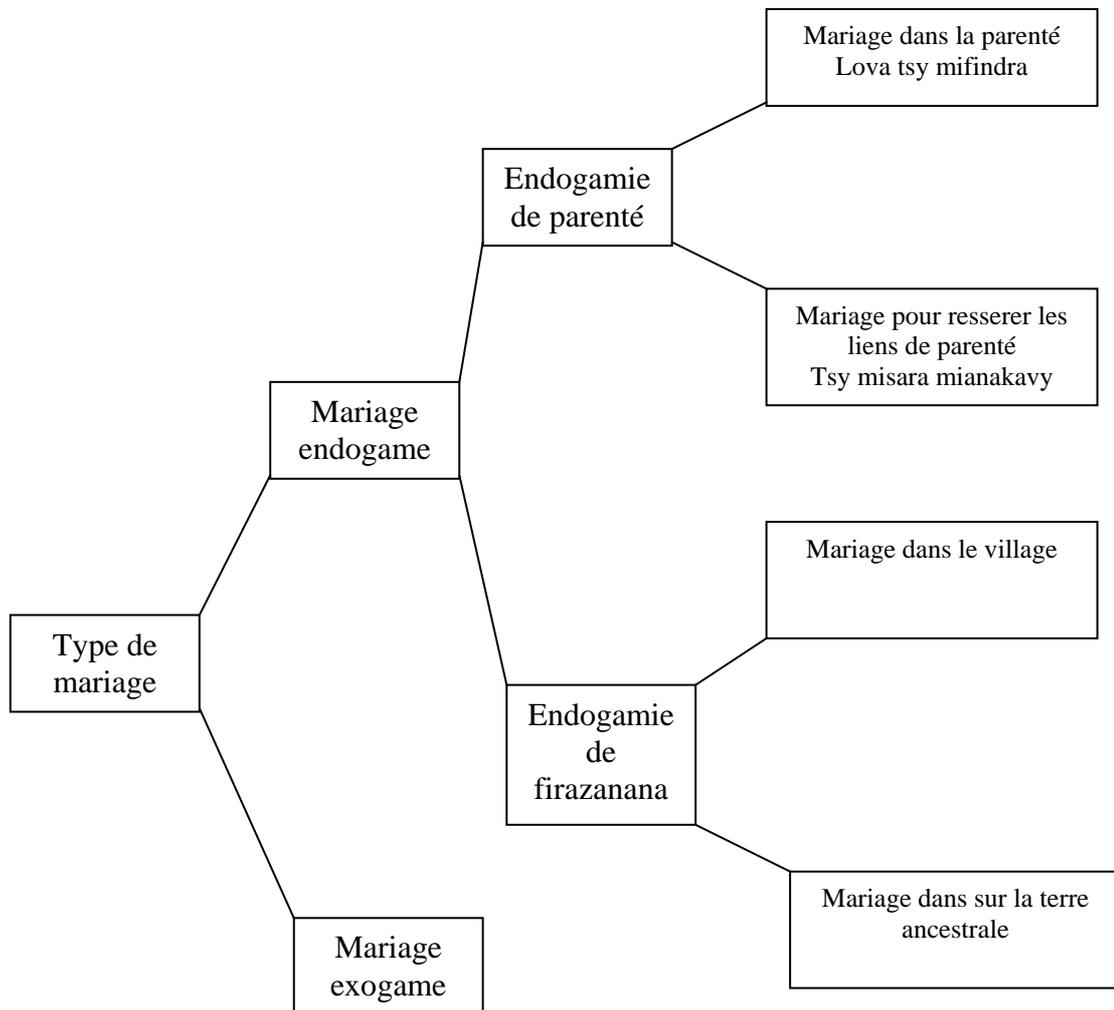


Figure 14 : Les types de mariages en pays Imerina et Betsileo, d'après (Ottino 1998a)

Tout d'abord, les règles de mariages étaient régies par le principe de parenté utérin : « modèle de mariage arabe » qui se passe cependant de l'islam mais de groupes de filiations patrilinéaires. Ensuite, comme nous le voyons (Figure 14 *supra*), l'ancien royaume Merina permettait, voire privilégiait, le « *lova tsy mifindra* » (« l'héritage qui ne change pas de main »), entre proches consanguins (Barry 2008). Il y eut donc des unions préférentielles mais aussi des interdits matrimoniaux qui régissaient ces groupes Merina. En effet, cette forme d'alliance (ici mariage patrimoniale selon Paul Ottino (*lova tsy mifindra*)) concernait les cousins croisés ou les cousins parallèles issus de deux frères. Par contre, « les cousins issus de deux sœurs assimilés à des germains, ne peuvent pratiquer ce genre

d'alliance »⁴⁴. « Ils sont dit-on des *zaza tsy omby kibo* : des enfants qui auraient dû naître du même sein maternel » (Razafintsalama 1973; 1981). De la sorte, des cousins parallèles matrilatéraux sont inclus dans cet empêchement alors que des cousins au même degré, croisés et parallèles patrilatéraux y échappent (Barry 2000; Barry 2008). Le code traditionnel relevé par Louis Molet en 1979 nous le révèle :

- sont prohibés les mariages de cousins par les mères (*tsy mifankaheny*)
- sont tolérés les mariages des cousins dont les parents sont frères et sœur, sous réserve de *l'ala-ondrana* – enlèvement de l'empêchement
- sont possible les mariages de cousins par les pères (tardivement, *l'ala-ondrana* fut cependant recommandé) (Molet 1979)

Les mariages entre cousins restaient ainsi à la discrétion des règles coutumières (Molet 1979). De nos jours, sous l'influence du christianisme et ces politiques civiles, les mariages entre cousins tendent à disparaître (Barry 2008). D'autres références confirment également très tôt ces observations : « *Selon le Révérend James Sibree (1880), les mariages entre les enfants de frères sont excessivement courants, et sont considérés comme la forte relation la plus correcte, comme conservant la propriété de la famille. Il ajoute que le mariage entre les enfants d'un frère et d'une sœur est autorisé..., sous réserve de procéder à une cérémonie sans importance, mais que celui entre enfants de sœurs, si elles ont la même mère, est considéré avec horreur comme un inceste (Wake 1967) »*

Nous allons clore ici cette partie en notant l'importance que nous verrons plus tard de l'incidence ou non de ce genre d'alliance sur la structure génétique de ce groupe statuaire. Notons cependant que l'endogamie pouvait s'appliquer sur plusieurs types de mariage et non seulement patrimoniale comme indiquée par le schéma de Paul Ottino (Figure 14 *supra*)

⁴⁴ Le principe du mariage utérin.

V.2.2.3. Le groupe Andriantompokoindrindra comme vecteur de culture austronésienne

« L'ancienne succession dynastique malgache est l'héritage d'une tradition indonésienne puisque les règles de succession, la filiation utérine, l'ultimogéniture⁴⁵, la rotation du pouvoir⁴⁶, sur lesquelles ces successions sont fondées sont largement attestées en Indonésie, tout particulièrement dans la péninsule malaise à Sumatra. » (Ottino 1983). Il s'agit d'un système purement matrilineaire traditionnellement appliqué au sein de la dynastie Merina, du moins à ses débuts. Par ailleurs, selon Ottino (1983), dans de nombreux domaines, filiation, résidence, successions, le passage de ce système matrilineaire à un système patrilinéaire, ou plus exactement, la substitution des traits patrilinéaires aux traits matrilineaires s'est faite sous l'influence de l'islam Est-africain. Ainsi, ce système de succession manipulé ici par un système politique univoque contribuait également à développer les règles d'endogamie stricte chez ce groupe.

⁴⁵ Ultimogéniture : système de succession où le dernier-né-hérite. Ici, cette règle est volontairement contournée par le Roi Andriantompokoindrindra lorsqu'il désigne directement et univoque « ny ahy amin'ny farany » « je posséderai l'avenir, la fin », alors que cette règle était attribuée au cadet traditionnellement. Il s'agit d'une règle très fréquente en Malaisie, Sumatra que Beaujard P. découvre aussi de façon explicite dans un conte de la partie sud-orientale de Madagascar – (Beaujard, 1977) – tiré de Ottino P. 1983.

⁴⁶ La description de ce processus de rotation du pouvoir chez les souverains Merina expliqué par Paul Ottino (1983) : Il s'agit en fait d'un système de circulation du pouvoir abaissant le statut de l'ordre nobiliaire en sept générations. A Java, « plus les nobles sont de dates récentes, plus leur nobilité est élevée ; ce rang s'abaisse à chaque génération jusqu'à ce que les descendants parvenus au bas de l'échelle retournent se mêler aux gens du commun » Sir Raffles, cité par Berthe (1968). Ce processus Indonésien d'extinction graduelle et automatique du rang n'est cependant pas semblable au processus retrouvé chez les Merina[...] Les politiques personnelles des souverains, s'efforçant par des unions quasi-incestueuses de conserver la souveraineté dans leur propre lignée, sont venues contrarier et enrayer le système de circulation du pouvoir. Elles peuvent pour une part expliquer l'abandon du principe Indonésien de décroissance de rang, [...] A l'intérieur du « cercle intérieur », royal, de l'ordre nobiliaire, la disparition même du principe d'une décroissance « arrangée » et automatique du rang des lignées issues des souverains ayant régné, combinée avec la pratique signalée des unions étroitement endogames, ne facilite pas les successions désormais ouvertes à tous les coups de force (Ottino 1983).

Autre élément de culture austronésienne, les monuments funéraires « *Trano manara*, litt. La maison froide » petite maisonnette qui surmonte les tombeaux (Photo *infra*). La tradition retient surtout que l'invention du *Trano manara* (litt. Maison froide), (dont l'autre nom est *Trano masina* litt. Maison sacrée) a été celle du Roi Andriantompokoindrindra : « Afin que ma tombe ne soit souillée ou foulée par les chiens » disait le roi. Et l'édification d'une *Trano manara* est depuis réservée aux descendants d'Andriantompokoindrindra ainsi que de son frère Andrianjaka⁴⁷. Il faut cependant souligner que d'autres traditions retiennent que c'est parce que le roi est l'aîné qu'il ait eu le droit de l'ériger, et que cette pratique n'est pas l'invention de ce Roi. Cet argument pourrait être soutenu, au moins théoriquement dès qu'on porte le regard sur la culture malgache. Cette pratique pourrait trouver sa source dans la culture austronésienne car le privilège d'une maison funéraire accordé aux puissants est très fréquent en Asie du Sud-est (Ramiaramanana 2001) et selon Ramiaramanana B. et Domenichini J.P. (2001) « Le modèle d'une maison surmontant le tombeau n'est pas le propre de la seule tradition d'Andriantompokoindrindra. Le privilège d'une maison funéraire accordé aux puissants est très fréquent en Asie du Sud-est et appartient à la culture austronésienne. Dans beaucoup d'endroits à Madagascar, on démontait la maison du défunt pour la reconstruire sur son tombeau ou on simulait une maison sur le tombeau. En pays mahafaly⁴⁸, au début du 20^e siècle encore, avant que le pouvoir colonial n'abolissent les privilèges des Maroseraña⁴⁹ et que l'usage des *aloalo*⁵⁰ ne se démocratise, les poteaux funéraires érigés sur une tombe délimitaient un espace appelé *zomba* – mot qui, dans l'ouest de la Grande Ile, est l'équivalent de lapa «palais» dans les Hautes-Terres : les *aloalo* étaient, par les conceptions qui les supportaient et par l'usage social qui en était fait, le correspondant exact de la *trano manara* d'Imerina. Le terme lui-même de *trano manara* («maison froide»)

⁴⁷ L'importance de cet art funéraire est maintenu jusqu'à l'heure actuelle pas les descendants de cette lignée. Toutes les familles originaires d'Ambohimalaza viennent y enterrer leurs défunts créant ainsi une vaste nécropole.

⁴⁸ Le groupe Mahafaly : sud-ouest de Madagascar.

⁴⁹ Une des dynastie Sakalava du Sud-ouest.

⁵⁰ Aloalo : art funéraire

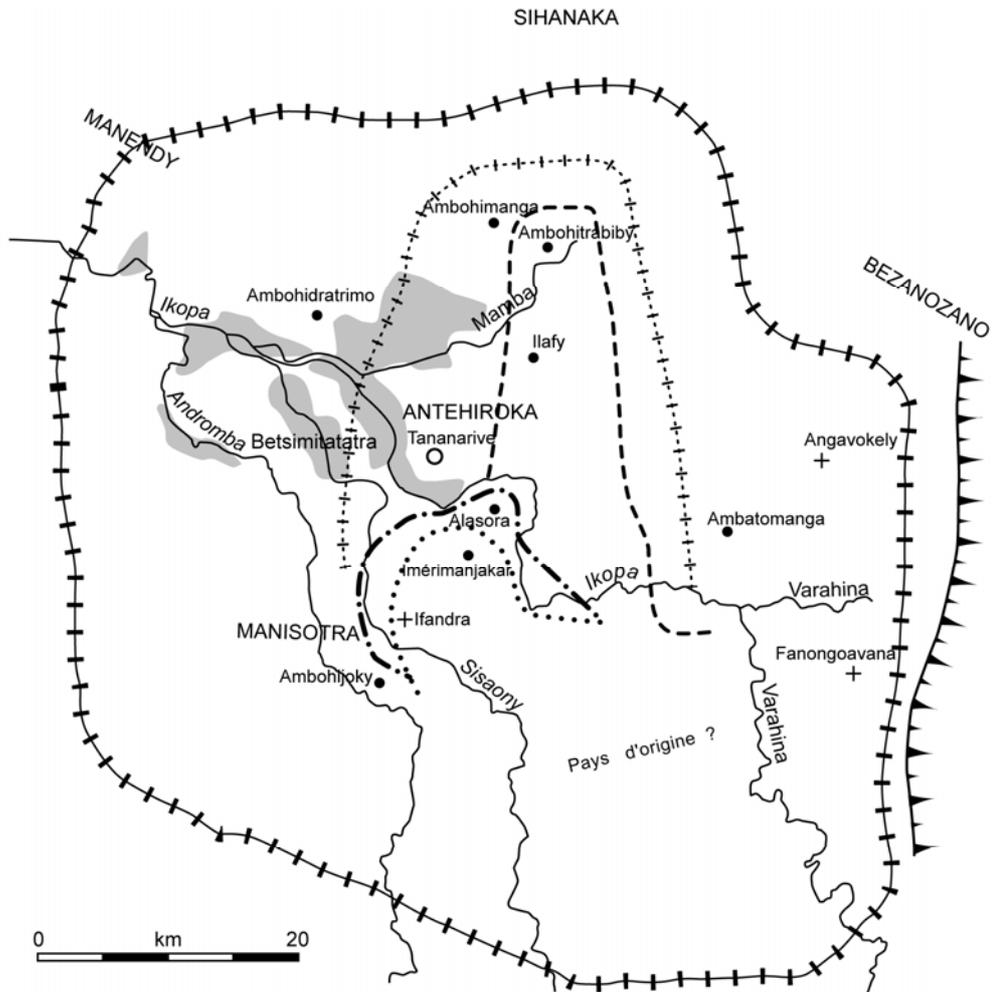
est d'ailleurs le terme par lequel on désigne les tombeaux en pays betsimisaraka et notamment les tombeaux andriana. »



Tombeau du Roi Andriantompokoindrindra (Colline d'Ambohimalaza)

Source : <http://www.madatana.com/colline-ambohimalaza.php>

De façon plus large, les liens avec les cultures austronésiennes sont constatés, sur le plan matériel, « la culture de rizières irriguées, la domestication du bœuf et du buffle, l'usage rudimentaire des métaux, l'habileté à la navigation, l'organisation liée à la nécessité de la culture irriguée ; sur le plan religieux, l'animisme, le culte des ancêtres et du sol, l'installation des lieux de culte sur les hauteurs, l'inhumation des morts dans les jarres, ou les dolmens ; sur le plan mythologique le dualisme cosmologique où s'opposent la montagne et la mer, la gent ailée et la gent aquatique, les hommes des hauteurs et ceux des côtes ; sur le plan linguistique l'emploi de langues isolantes douées d'une riche dérivation par les préfixes, suffixes et infixes. » (Coedès : 24-29) parlant de fond ancien de « civilisation austro-asiatique » et cité par Ottino P. (1986). Tous ces traits ont été « portés » jusqu'à Madagascar par les indonésiens (ibid. :26). Cette empreinte indonésienne n'est nulle part aussi forte que sur les Hautes-Terres d'Imerina, d'Imamo et du Vakinankaratra... selon P. Ottino, (1986).



Le royaume MERINA du XVI^e au XVII^e siècle

- Limites de Rafohy (vers 1550)
- . - . - Limites d'Andriamanelo (vers 1600)
- - - - - Limites de Ralambo (vers 1600)
- . - . - . Limites d'Andrianjaka (vers 1650)
- - - - - | Limites d'Andriamasinavalona (vers 1700)
- Marais

- Zone conquise par les Merina
- Zone de l'Imerina actuelle
- Zone de l'Imerina ancienne



Figure 15 : L'expansion du royaume Merina. Adaptation de Deschamps, (1960)

D'après la littérature, les origines des monarchies Merina dans la littérature semblent issues des migrations austronésiennes. Les traditions pointent souvent le Nord-est, non loin de Maroantsetra, la région par laquelle les ancêtres venus des mers, des Merina, seraient arrivés à Madagascar⁵¹. Ceux-ci se seraient déplacés suivant une lente migration vers les Hautes-Terres centrales (Ramilison 1951). Ces mêmes traditions commémorent, lors des cérémonies, certains fameux rois sur des sites fortifiés dans cette partie de l'est de l'île. Certains sites sont en effet indiqués comme ayant été des sites « de transit » sur lesquels s'étaient installés les ancêtres des Andriana Merina au cours de leur chemin vers les Hautes-Terres (Bloch 1971). Encore une fois ici, il est difficile de décider le degré de significativité attaché à ces traditions car d'autres sources traditionnelles semblent plutôt indiquer le Sud-est comme étant la source des Andriana après l'arrivée des Arabisés vers le 13^e siècle⁵² (Domenichini 2007) La première dynastie malgache serait la dynastie des Raminia du Sud-est de l'île (Ottino 1986) (cf. *supra*). Le mystère demeure quant à leur arrivée sur les Hautes-Terres. On retrouve d'abord la dénomination *Hova* (bien avant *Merina*), et c'est d'ailleurs le père Luis Mariano (1613-1614) qui en fait la mention : « le nom de ce peuple est Hova, tout à fait au centre de l'île ». On notera également dans la littérature que leur arrivée semble plus récente que celle de populations déjà installées dont on ne sait pas grand-chose mais qui serait probablement ceux que les traditions dénomment les *Vazimba*⁵³. Les premières mentions tirées des traditions orales (Deschamps H, 1960) les situent dans la région forestière située aux sources de l'Ikopa et de la Sisaony (région Ouest de l'*Imerina*). En ce qui concerne leurs origines, il existe des généalogies qui comptent de sept à onze souverains suivant les listes, elles se terminent à Rafohy (1500 - 1520), placé généralement vers le milieu du 16^e siècle (Annexe XII p95) ; leurs débuts

⁵¹ Période traditionnellement située aux alentours du 12^e – 13^e siècle : *Montés de la côte Est, en partant de la région de Maroantsetra dans le Nord-Est, et en ayant jalonné leur itinéraire de sites à fossés dont se souvient encore la tradition zafimamy et dont on a ponctuellement commencé l'étude archéologique, les andriana purent s'installer grâce à des mariages avec des princesses du groupe tompon-tany qui les avait précédés* (.Ramiamanana & Domenichini 2002).

⁵² D'après J. Lombard, et P. Ottino., les groupes des Hautes-Terres ont été formé après ceux des Antemoro.

⁵³ Au 9^e et 10^e siècle, une population malgache, dite Vazimba investit les Hautes-Terres (Giberte Ralaimihoatra 2001)

remonteraient donc un à trois siècles auparavant. Or, l'une des trois généalogies Andriana que nous possédons commence avec Andriandravindravina (1350 ?) selon Gilberte Ralahimohoatra, dont il est précisé que cet Andriana était en même temps un Vazimba ce qui pour H. Deschamps (1960), G Ralaimihoatra. (2002), Domenichini & Ramiaramanana (2001) serait le signe que « les familles des chefs Andriana se mariaient avec les Vazimba pour pouvoir s'établir en paix » à une date qui pourrait donc être envisagée de façon hypothétique entre le 13^e et le 15^e siècle.

Nous pourrions consacrer des chapitres entiers sur les signatures culturelles des Austronésiens auprès des populations de cette région des Hautes-Terres centrales. Nous en avons exposé les plus fréquemment cités afin d'appuyer notre hypothèse de départ sur le choix de cette population en matière de groupe vecteur culturel austronésien, qui renseignerait probablement sur les origines austronésiennes des populations de Madagascar.

V.2.3. Intérêts et inconvénients des Andriana pour une étude sur l'origine et la diversité du peuplement humain de Madagascar

V.2.3.1. Les intérêts

Parmi les intérêts de ce groupe pour une étude anthropologique l'on note : Une histoire assez bien préservée et étudiée dont les précurseurs étaient les 3 tomes du *Tantanran'ny Andriana* traduit par « les Histoires des rois » qui est un ouvrage traduit du malgache par le père Callet, (1912) et qui relate la période historique de la monarchie Merina des Hautes-Terres. Il y a aussi des origines austronésiennes revendiquées et attestées qui font que ce groupe puisse être considéré comme un vecteur austronésien mais non comme une population (cf. *infra*). Ils doivent avoir des origines austronésiennes mais les généalogies suggèrent une véritable endogamie qui semble s'être continuée jusqu'à l'heure actuelle. Des propositions de généalogies des lignées royales qui démontrent bien l'organisation

sociale. Les relations fortes de descendants avec les tombeaux ancestraux qui présentent une particularité pour les descendants de cette lignée.

V.2.3.2. Les inconvénients

Les origines anciennes de cette famille sont en fait relativement inconnues, comme pour la plupart de celles des Hauts-Terres. Le territoire merina tel qu'il est connu à la fin du 19^e siècle lors du protectorat français résulte en fait d'une longue histoire dont la dynamique s'est certainement accélérée avec la découverte de Madagascar par les Européens. Ils encouragèrent le trafic d'esclaves et le commerce ce qui exacerba les rivalités entre groupes. Dans le même temps, la vente d'armes, via le commerce d'esclaves, de bœufs et de différentes denrées, permit à certains groupes, dont les Merina, de se consolider et d'avoir des vues expansionnistes. De ce fait leur territoire a beaucoup varié et s'est beaucoup agrandi au cours du temps (cf. Figure 13 ; Figure 15). Lors de leur expansion ils ont notamment assimilés les *Mainty*, comme les *Manisotra* et les *Manendy*, sujets statués comme étant d'origine africaine qui à cette époque étaient les autochtones de l'Imerina et dont l'origine est elle aussi inconnue. Savoir d'où ils venaient initialement n'est pas facile et les origines et les déplacements des groupes des Hautes-Terres sont pour le moins obscurs notamment celui des Hova et de leurs chefs les Andriana (Deschamps, 1960). Les premières mentions tirées des traditions orales (ibid.) les situent dans la région forestière située aux sources de l'Ikopa et de la Sisaony (Figure 15).

En ce qui concerne leurs origines, il existe des généalogies qui comptent de sept à onze souverains suivant les listes, elles se terminent à Rafohy, placé généralement vers le milieu du 16^e siècle ; leurs débuts remonteraient donc un à deux siècles auparavant. Or, l'une des trois généalogies Andriana que nous possédons commence avec Andriandravindravina dont il est précisé que cet Andriana était en même temps un Vazimba ce qui pour H. Deschamps (1960) est le signe probable que « les familles des chefs Andriana se mariaient avec les Vazimba pour pouvoir s'établir en paix » (cf. *supra*). Par la suite en Imerina, comme partout ailleurs selon P. Vérin (2001) les souverains au 18^e siècle complétèrent les

moyens militaires et magiques de la dynastie par un développement démographique de leur lignée. Ils développèrent une exogamie destinée à accroître leur puissance. Ainsi, les douze collines sacrées de l'Imerina, étaient en fait dix-huit car le chiffre douze est bénéfique, correspondent toutes à des principautés avec lesquelles le roi Andrianampoinimerina a contracté les alliances matrimoniales.

L'importance de l'endogamie fait que ce groupe ne peut pas être considéré comme une population mais bien comme un groupe statutaire comme il a été décrit dans la littérature, et en raison de la consanguinité relevé à travers les généalogies, il faudrait pour ce groupe augmenter les prélèvements.

Le lien direct avec le roi Andriantompokoindrindra est un lien déclaré mais aucune généalogie ne remonte jusqu'à lui quant à la génération actuelle.

Les choix de vie restent traditionnels mais si un certain nombre de travaux ethnologiques décrivent une réalité culturelle et sociale, est-ce que ceux-ci se calquent vraiment sur une réalité « au quotidien » ? En effet, les « écarts aux règles » sont nombreux et enregistrés, tels que des dons d'enfants ; le rite du Bain royal (cf. *supra*) au cours desquels des déboires sexuels pourraient avoir été une source de différentes naissances de père non lié directement à cette lignée ; la levé du tabou lorsque certaines règles ne sont pas respectées en ce qui concerne les systèmes d'alliance par exemple.

Par ailleurs, à la période historique récente (3 à 4 dernières générations) des contacts entre les groupes se sont produits mais ils ont fait l'objet de moins d'étude que l'histoire traditionnelle.

En ce qui concerne la méthodologie du terrain, par rapport à certains pays occidentaux, il n'y a pas de registre dans les villages traditionnels malgaches qui puissent corroborer ou simplement recenser les sujets.

Notons pour finir que les inconvénients cités ici ne sont pas uniquement spécifiques aux Andriana Merina (nobles Merina) mais qu'ils sont partagés par plusieurs populations malgaches

V.2.3. Les prélèvements

Les prélèvements biologiques effectués chez ce groupe Andriana n'ont pas été réalisés de la même façon que ceux des Mikea ou des Vezo (cf. *infra*). En effet, si pour ces derniers, nous localisons les villages concernés et effectuons les prélèvements directement sur place, chez les Andriantompokoindrindra, nous avons essayé de reconstituer le groupe dont la majorité des membres vivent en dehors de leur terre d'origine, la Colline d'Ambohimalaza située à une vingtaine de kilomètres de la capitale de Madagascar, Antananarivo. Les collines sacrées sont devenues des terres de résidences secondaires pour les descendants qui sont des urbains. Le terme de « résidence secondaire » employé ici est emprunté aux occidentaux, car pour ce groupe il s'agit tout d'abord de la terre ancestrale mais aussi du lieu où sont localisés les tombeaux ancestraux⁵⁴ (cf. *supra*), donc d'une résidence ancestrale commune. Comme nous l'avons déjà souligné, ce groupe de descendants, conservateur et fiers de leurs origines, multiplie les réunions annuelles, et constitue une grande assemblée, celle des « Teraka Andriantompokoindrindra ». Elle compterait actuellement environ un millier de personnes⁵⁵. C'est grâce à ces activités que nous avons pu contacter, finalement assez facilement, les membres du groupe. La question dans ce contexte est de réunir les personnes, ce qui n'a malheureusement pas pu se faire. La reconstitution des groupes s'est faite en créant une liste de contact par l'intermédiaire d'indicateurs⁵⁶. Ainsi, 40 personnes ont été prélevées et 32 prélèvements seulement ont été utilisés pour cette étude du fait des très proches apparentements. Une fois les

⁵⁴ Le Nécropole d'Ambohimalaza présente une très grande particularité du fait de son étendue

⁵⁵ Les Teraka Andriantompokoindrindra venaient de fêter en 2006 le 450^{ème} anniversaire du Roi Anriantompokoindrindra.

<http://www.ambohimalaza-france.com/histoire/450eme/450emeResume.htm>

⁵⁶ Ces indicateurs sont des membres très actifs du Teraka. (Mr Ndriana Rabarioelina, Mr Tolotra Ratefy).

Ils ont par ailleurs aidé à la constitution de certaines généalogies ainsi qu'au contact avec les « membres ».

apparentements directs évités⁵⁷, et l'attachement au Teraka vérifié⁵⁸, les prélèvements ont été rendus anonymes dans le respect des règles d'éthique.

V.2.3.1. Méthodologie des prélèvements

Une entrevue sur la généalogie, le lien de la famille avec le Teraka Andriantompokoindrindra a été réalisée. Cette entrevue consiste à essayer de reconstruire la généalogie de la famille et des liens avec les généalogies précédemment récoltées si cela s'avèrait être le cas. Certaines généalogies remontaient jusqu'à 6 voire 7 générations en arrière, d'autres à 3 générations. Les sujets prélevés sont ensuite sélectionnés sur base de non apparentement à des sujets précédemment prélevés.

Les prélèvements ont ensuite été réalisés lorsque les personnes sélectionnées y consentaient. Pour cela, un consentement éclairé des personnes mentionnant l'objectif du travail de thèse est recueilli par écrit. Un exemple de consentement éclairé est présenté en Annexe II p2. Ces prélèvements ont obtenu l'aval du Comité d'éthique du Ministère de la Santé de Madagascar.

Les prélèvements de cellules buccales sur deux cytobrosses ont été conservés au froid (entre 4 et 8°C) pendant 5 à 20 jours. A leur arrivée au laboratoire, ils sont conservés à -20°C en attendant l'extraction de l'ADN. On extrait par la suite l'ADN de chaque prélèvement (cf. *infra*), mais seul l'extrait issu de l'une des cytobrosses sera utilisé pour l'étude.

⁵⁷ Les apparentements ne pouvaient être totalement évités compte tenu de l'histoire de ce groupe. Quelques fois révélés, quelques fois non.

⁵⁸ L'appartenance ou non au Teraka est validée par la localisation du tombeau ancestral.

V.3. Les Mikea

V.3.1. Définition

Les Mikea, parfois appelés Mikeha (qui serait un impératif du verbe *mikeha* qui signifie « appeler »), vivent dans une forêt de 490 000 ha appelée la forêt de Mikea (Anala Mikea) délimitée au nord par la rivière Manombo et au sud par la Mangoky (Figure 16 cf. *infra*) Se sont les derniers-chasseurs-cueilleurs de Madagascar. Cette forêt est l'un des derniers blocs restants de la forêt dense sèche caducifoliée de l'ouest de Madagascar. Elle se compose de forêt sèche semi-aride dans sa partie orientale et centrale et de fourrés xérophiiles subarides dans sa partie ouest. La forêt de Mikea constitue l'habitat d'une faune rare et menacée dont deux espèces d'oiseaux endémiques à la zone *Uratelornis chimaera* et *Monias benschi*. A noter que la diversité de la flore reste très hétérogène car plus de 70 des 260 espèces recensées ont été rencontrées seulement dans un des 13 sites étudiés et seulement 6 espèces ont été rencontrées dans tous les sites (Rakotomalaza, 2006). Pour les organismes chargés de la protection de l'environnement, la population Mikea tire sa particularité du fait qu'elle est la seule population à Madagascar définie comme un « peuple autochtone », et elle habite dans cette forêt d'intérêt environnemental. Ceci justifie et conditionne probablement, l'intérêt de nombreux bailleurs à l'origine de l'établissement de clauses de sauvegarde. Ainsi, l'ANGAP (Agence nationale de gestion des aires protégées) ainsi que de nombreux universitaires de Toliara travaillent dans la forêt des Mikea : *Analan'ny Mikea*. Cette agence nationale est en train de tout mettre en œuvre pour protéger la forêt et elle sollicite l'aide de la Banque Mondiale afin d'obtenir les financements nécessaires pour la protection de cette dernière demeure des Mikea. Les Mikea ont été « Labellisés » « peuple autochtone » dont les droits sont d'utiliser, de posséder et de contrôler leurs territoires traditionnels afin de protéger leurs savoirs, leurs cultures ainsi que leurs compétences.



Figure 16 : Délimitation de la Forêt des Mikea et les sites de prélèvements.

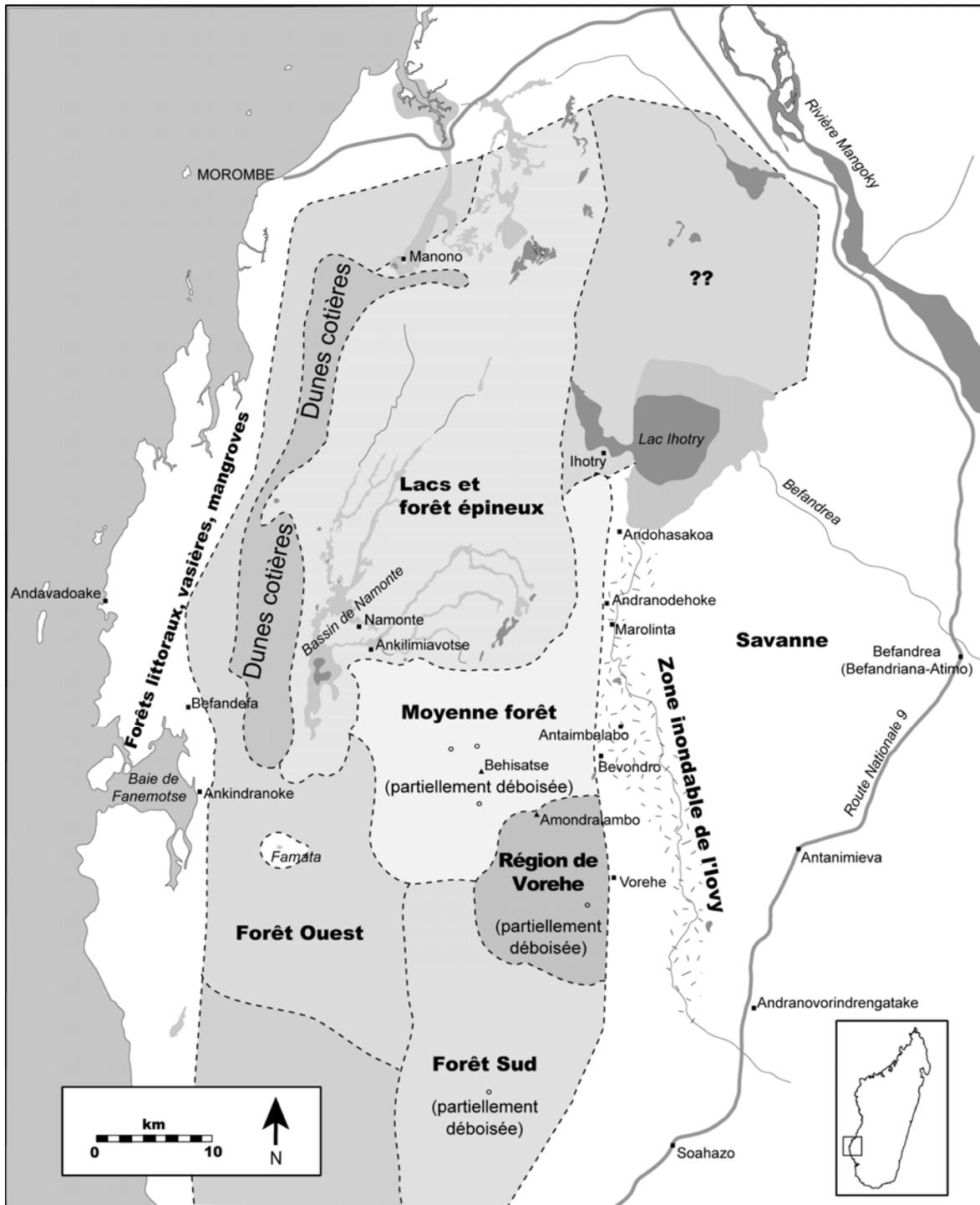


Figure 17 : Les milieux écologiques de vie de la forêt Mikea (Adaptation de Carte de (Tucker 2001)©

V.3.2. Les premières descriptions, les hypothèses sur l'ancienneté des Mikea

La description de la vie des Mikea apparut dans la littérature en 1936 (Birkeli 1936) et avec l'engouement scientifique pour l'étude des chasseurs-cueilleurs, les études se multiplièrent (Dina 1976; Fanony 1986 ; Koechlin 1975; Molet 1979; Rengoky 1988 ; Stiles 1998) . Bien que ces travaux soient généralement basés sur de brèves descriptions, les questions récurrentes intéressent les origines et l'identité des Mikea. « *On dit que dans la forêt existent des êtres appelés hako ; ce sont des êtres dotés de pouvoirs magiques, de petits êtres humanoïdes, nus qui vivent en réclusion dans les parties les plus intérieures de la forêt. Ils vivent sans eau. Les enfants de ceux-ci seraient appelés Lampihazo, ils sont également petits ; du fait de leur isolement, ils ne parlent plus le Malgache et se cachent des humains. Ils vivent comme des animaux, dorment dans les arbres, n'ont pas de case, ne font pas de bruit lorsqu'ils se déplacent dans les buissons, ne pleurent et ne parlent pas dans la forêt de peur d'être repérés. Hako et/ou Lampiazo (les idées tergiversent), se cachent derrière les arbres, si jamais on se déplace près d'eux, on ne pourrait pas les voir parce qu'ils s'enroulent aux troncs d'arbres, si l'on se rapproche encore plus, ils cassent un rameau pour distraire, et lorsqu'on se retourne, ils disparaissent* ». Cette citation (recueil de sources orales) suggère la façon dont les Mikea étaient perçus par les populations voisines d'agriculteurs et de pêcheurs comme des êtres étranges. Dès lors une partie de leur identité provient de la façon dont ils étaient perçus de l'extérieur. Etrangeté nourrissant les imaginaires traditionnels. Même si l'identité des Mikea ne se résume certainement pas à cette construction, l'installation de ces mythes a peut-être un certain fondement historique. En ce sens, la plupart des chercheurs précédents pensent qu'ils constituent les descendants des premiers hommes de l'île ou qu'ils sont des descendants de réfugiés des guerres entre roitelets au cours du 17^e siècle et/ou de réfugiés de l'époque coloniale (Dina 1976; Koechlin 1975) (Figure 17 *infra*), ou et/ou encore réfugiés des razzias esclavagistes durant le 17^e siècle (Lombard 1998). Certaines hypothèses soutiennent que les Mikea auraient existé bien avant l'époque royale et que les ancêtres des Mikea auraient été présents dans la forêt depuis plus de 2000 ans. Ce postulat est

soutenu par l'anthropologue Daniel Stiles (1998), qui se réfère à des données archéologiques. Il s'appuie sur les données datées des premières occupations humaines à Madagascar qui semblent pointer la région Sud-ouest, justement dans la forêt des Mikea : coïncidence ou preuve ? Quoiqu'il en soit, des preuves matérielles seraient datées d'il y a 2000 ans, dans les sites d'Ambolisatra et Lambohara (cf. Première partie- II.1. La période préhistorique). Si pour D. Stiles, les ancêtres des Mikea seraient les premiers hommes de l'île, c'est-à-dire les Vazimba comme ils sont communément appelés par les Malgaches, les Mikea seraient des descendants de ces premiers hommes de l'île qui auraient vécu un peu partout jusqu'à l'arrivée des Indonésiens. Ces derniers auraient ensuite dominé les Vazimba, et l'assimilation qui aurait suivi aurait alors donné la population malgache. Mais des groupes de Vazimba auraient réussi à gagner des régions reculées où ils auraient continué à vivre de chasse et de cueillette. Les Mikea auraient donc été les Vazimba qui auraient gagné la forêt éponyme. Cette hypothèse va dans le sens de Birkeli (1936) mais aussi (Fagereng 1947-1948b; 1947-1948a; 1981). Birkeli relate, en parcourant la partie ouest de Madagascar, qu'il rencontra des clans se disant descendre de Vazimba, notamment dans le Tsiribihina en 1914. Leur culture et leur langue étaient différentes de ceux des Malgaches. Et malgré qu'il n'ait apparemment jamais visité la forêt des Mikea, il conclut aussi que la population de celle-ci était également des descendants de Vazimba. Et selon ses essais retraçant les migrations dans l'île, par l'étude de la diffusion et de la distribution de la forme des marques d'oreille des zébus (*sofin'aomby*), un clan étant reconnu par son *sofin'aomby* (cf. photo : Annexe I p1), il admit que les Mikea n'avaient « aucune forme d'organisation sociale », et qu'ils étaient restés « inchangés » pendant des siècles. Ces interprétations ont été modulées par d'autres chercheurs.

V.3.3. Contexte de l'hégémonie Sakalava

On ne peut s'intéresser au sud-ouest de l'île sans prendre en compte le contexte Sakalava qui regroupaient actuellement (Dina 1976; Fagereng 1981; Fanony 1986 ; Lombard 1998) presque toutes, sinon toutes les populations du Sud-ouest de l'île.

L'idéologie historique et politique des Sakalava est liée à l'histoire de la dynastie Maroseraña – Zafimbolamena – qui établit son pouvoir dans l'ouest à partir de nouvelles institutions politiques : la royauté Sakalava. Si cette histoire commence dans cette partie ouest de l'île aux alentours du 17^e siècle, elle aurait pour origine l'arrivée au 13^e siècle de groupes islamisés au nord de l'île, population qui perdra peu à peu sa référence à l'islam (Lombard 1998) et qui au cours de son histoire se serait scindée en trois groupes : le premier dénommé Sarifo partit vers l'ouest et serait à l'origine des Antalaotra, le deuxième à l'origine des Zafiraminia (dans l'extrême sud) et des Antemoro ; le troisième serait à l'origine des Onjatsy au Nord de Vohemar (Nord-est de l'île).

Les Antemoro (le second groupe) essaimèrent dans le Sud-ouest de l'île et ils firent du zébu la source de leur richesse et le symbole du pouvoir en assurant le développement de l'élevage. Ainsi, les rois Antemoro avaient seuls le privilège du « *Sombily* », l'abattage rituel des zébus, moyennant des redevances. Ces groupes vont devenir les dynasties conquérantes de l'ouest de l'île. Ils vont conquérir un vaste territoire en associant un double pouvoir : (i) économique face à des communautés de chasseurs-cueilleurs et d'agriculteurs ; (ii) politique car le zébu va devenir une monnaie d'échange. Sa circulation sera contrôlée par des jeux de prestations cérémonielles, et installant par là un statut de prestige social. C'est ce nouveau système politique avec « ces nouveaux étrangers » qui sera à l'origine des grandes unités politiques de l'ouest de Madagascar. Des migrations se dirigèrent alors vers l'ouest suite à des conflits dynastiques au sein du royaume Antemoro. Pendant presque un siècle, des devins-guérisseurs arabisés Antemoro essaiment dans le Sud-ouest de l'île et constituèrent la « caste de *Misara* »⁵⁹. Ils occupèrent des statuts de prestige auprès des dynasties qu'ils rencontrèrent au cours de leur migration en transmettant une « science politique » qui sera à l'origine de nouvelles institutions. La constitution de grandes unités politiques se fera au cours de cette période.

Une première grande migration se serait effectuée du Sud-est vers le Nord-ouest au cours de la première moitié du 17^e siècle. Elle remontait les fleuves et la tradition a retenu le fleuve d'Itomampy à l'est, le nord du fleuve Onilahy, le fleuve Fiherena et enfin le

⁵⁹ Nom donné en Sakalava aux Ombiasy (devin-guérisseur) qui se déplacent. (Lombard, 1998)

village Benge au nord du fleuve Mangoky (Lombard, 1988), - signalons que Benge est un village qui est actuellement situé au nord de la forêt des Mikea (localisation Figure 18,19 *infra*).

Une deuxième migration se serait effectuée dans le sens sud-nord et ouest-est. Les territoires traversés qui deviendront bientôt le futur territoire de la royauté Sakalava étaient en fait occupés par ceux qu'on appelle les *Tompon-tany*: litt. Les Maîtres de la Terre. Ces groupes étaient constitués de chasseurs-cueilleurs, de pêcheurs, d'agriculteurs, et certains pratiquaient aussi l'élevage du zébu. Ces petites communautés perdent leur autonomie politique et vont être obligé de déclarer allégeance, obliger « d'offrir leurs propres ancêtres aux nouveaux souverains » (Lombard, 1988). Les traces culturelles de ces anciens groupes semblent être retrouvées dans certains rituels qui ont été intégrés dans les nouvelles institutions. On peut citer par exemple le *Soro* qui est un culte rendu aux divinités ancestrales pratiqué avec offrande de miel, de bananes et de tortues. Ces groupes anciens était déjà appelés des Vazimba (ceux qui ont été définis d'après les traditions orales, comme étant de façon général les populations des périodes historiques les plus anciennes).

La période de formation des unités politiques sur la côte Ouest de l'île va s'étaler sur environ deux siècles (16^e au 18^e siècle). Les premières dynasties vont connaître plusieurs segmentations successives. C'est à partir de ces séparations que vont naître les deux segments Andrevola et Maroseraña à Tsiarimpioky, au sud du fleuve Mangoky. Rappelons que c'est au cours de cette période, début du 16^e siècle, que les Portugais découvrent Madagascar. Leurs navires pillent les comptoirs du nord de l'île⁶⁰ et ils livrent une guerre sans merci aux Arabes qui entraînera petit à petit l'arrêt de la traite négrière arabe. Si au 16^e siècle, le nord seul était en contact avec les Arabes avec l'arrivée des Européens, la répartition des différents points de commerce se modifie et s'éparpille sur l'ensemble de la bordure maritime de l'île, et en particulier le territoire du royaume Sakalava du Menabe.

⁶⁰ En 1506, l'amiral Tristan da Cunha pille un comptoir dans une île du Nord-ouest. Ils rentrent alors en concurrence avec les comptoirs Arabes qui contrôlaient les commerces des esclaves jusque là.

Il y a alors coïncidence entre l'hégémonie Sakalava et la maîtrise progressive du commerce par les puissances occidentales. Du coup, les nouveaux souverains vont s'imposer comme seuls interlocuteurs avec les étrangers, et vont trouver dans les échanges commerciaux et les traites négrières un moyen de développer leur propre royaume (Lombard 1988). La partie ouest de l'île va alors connaître une période mercantiliste, source de conflits entre les différents antagonistes voulant étendre leur territoire afin d'obtenir le maximum d'esclaves et maîtriser ainsi les échanges. Ce fut une période de guerre et de troc d'esclaves avec les Européens. A côté de ces politiques de consolidation se répandait la création de nouvelles identités culturelles dans un phénomène général de genèse ethnique. Les populations vivant au Nord de la Rivière Mangoky s'alignaient aux rois de la dynastie Maroseraña, devenant ainsi les Sakalava. Celles vivant entre les rivières Mangoky et Onilahy, se soumettaient au contrôle du clan dynastique Andrevola, devenant les Masikoro.

Durant cette période, où et qui étaient les Mikea ? Deux solutions sont proposées par les chercheurs. Soit ils ont été ignorés des traditions orales parce qu'ils étaient déjà au plus profond des forêts (Birkeli, 1936 ; Fagereng, 1981), soit ils pouvaient faire partie de ces groupes *tompon-tany* (Maître de la terre) obligés de faire allégeances, de fuir ou de se réfugier, et ils en seraient les derniers descendants qui auraient fui dans la forêt. Ceux qui n'auraient pas fui et qui se trouvaient (cas de la forêt des Mikea) dans le territoire Masikoro appelé Fihereña auraient été assimilés par le clan Andrevola du royaume Sakalava du Menabe (Lombard 1998)

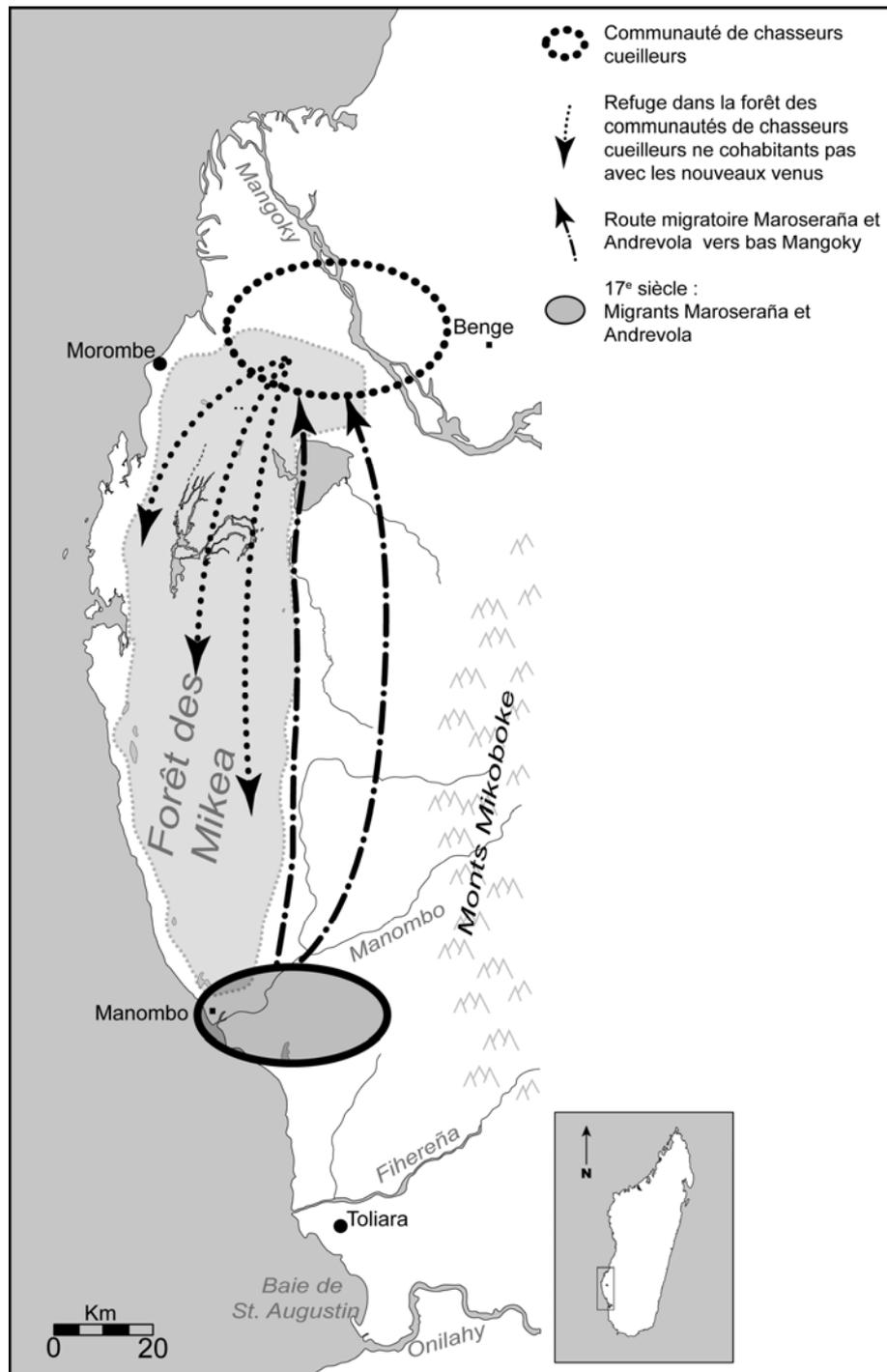


Figure 18: Illustration de l'hypothèse de l'existence de groupes chasseurs-collecteurs (Mikea ?) indépendants des Maroseraña et Andrevola et qui auraient définitivement fui leur installation vers la forêt des Mikea actuelle. Fond de carte (Tucker, 2001)

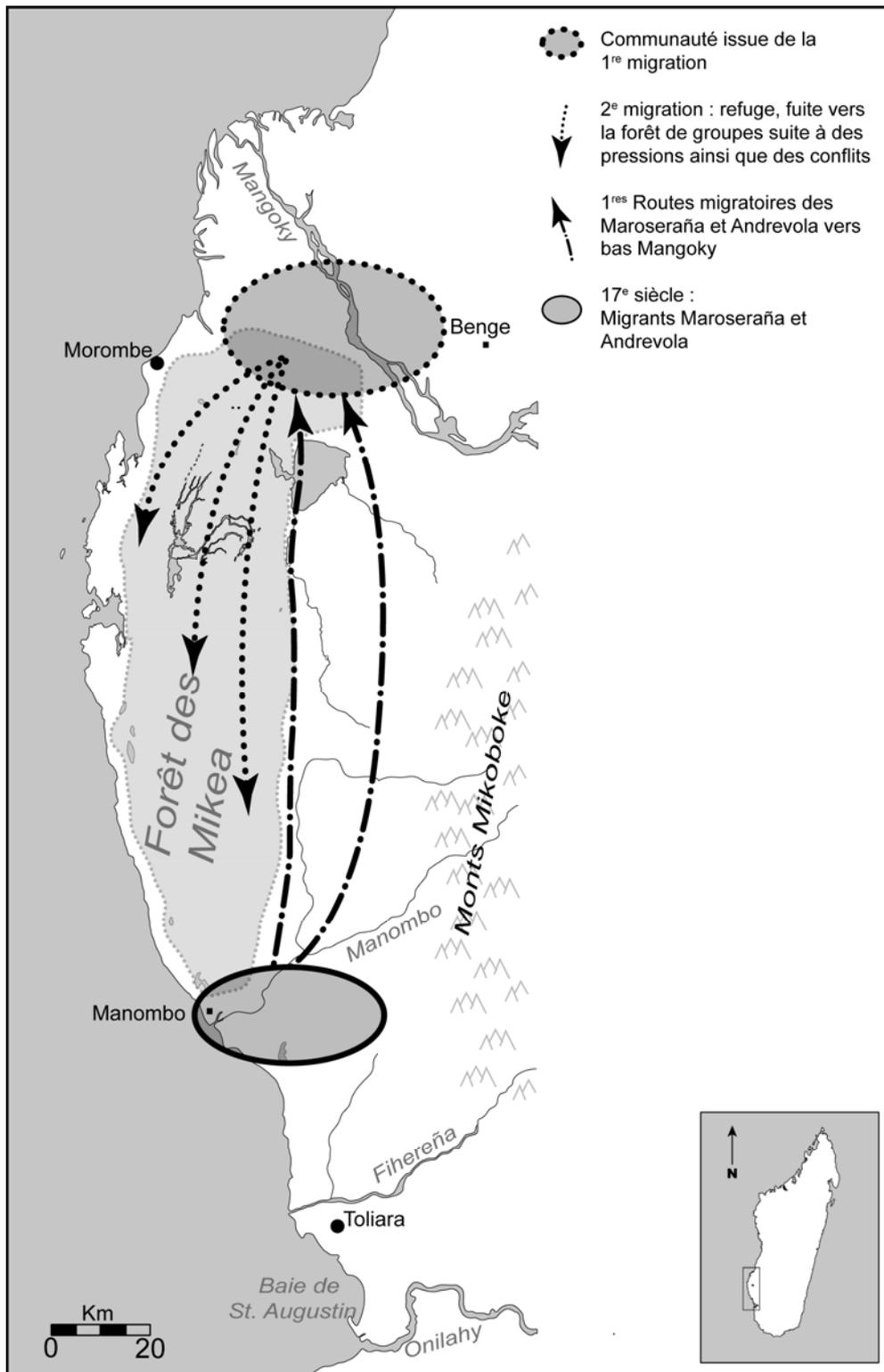


Figure 19 : hypothèse de la non-existence de groupe de chasseurs collecteurs (Mikea ?) mais de sujets issus des migrants Maroseraña et Andrevola fuyant définitivement les pressions accrues des dynasties dirigeants. (Fond de Carte (Tucker 2001))

V.3.4. Bram Tucker et le rejet de l'hypothèse Pléistocène

Les Dr. Bram Tucker et Pr. Tsiazonera (2001) ont établi un programme de recherche sur les Mikea. Ces travaux ont été précédés de ceux de l'historienne Jeanne Dina et du géographe Michel Hoerner, mais aussi des ethnologues Lin Poyer et Robert Kelly. L'équipe de Bram Tucker (James W. Yount, Tsiazonera et Bram Tucker), réunissant des anthropologues, des historiens et des écologues s'est intéressée en profondeur aux représentations de ce peuple (sources orales mais aussi de celle des communautés de chercheurs). Ils ont par ailleurs effectué une enquête généalogique soigneuse.

Cette équipe rejette l'origine Vazimba des Mikea. Elle se base sur des données historiographiques, historiques et orales, et des enquêtes généalogiques.

Sur le plan historiographique, l'hypothèse des Vazimba serait un héritage des interprétations européennes et malgaches tentant de réconcilier le mythe des sinistres ancêtres spirituels avec le concept victorien de « sauvages primitifs ». Bram Tucker se réfère à Berg (Berg 1977) et remet en question les écrits historiques des étudiants Merina, guidés par les préceptes du London Missionary Society en 1818 « *Berg explains that in early oral traditions, Vazimba were ancestor spirits who were dangerous because their tombs were neglected by the living. Some Vazimba were described as fair skinned, giant, and physically beautiful with long, supple hair. Other Vazimba epitomized evil: they were short, with messy, unkempt hair, and 'dark' expressions. When the Malagasy students began writing down their own histories, they transferred progressual social evolution onto their folklore and created the concept of an inferior, primitive Vazimba race. The qualities of the evil Vazimba were translated into racial traits—the unkempt hair became kinky hair and their dark expressions became darkly colored skin.* »

Sur le plan des enquêtes historiques et orales recueillies sur le terrain entre 1997 et 1999, Bram Tucker rejette les hypothèses précédentes car les noms des clans que Stiles (1991) supposait être uniquement Mikea sont aussi rencontrés chez les Vezo et les Masikoro. En s'appuyant sur les travaux de son équipe il réfute l'hypothèse de la descendance directe des Mikea des Vazimba : les Mikea partagent des clans, des cérémonies, des coutumes ainsi que des dialectes avec leurs voisins, ce qui indique selon lui une continuité culturelle plutôt qu'une division ethnique (Tucker, 2001).

Sur le plan de la généalogie, des Mikea auraient des lignées Vezo et Masikoro et vice-versa.

En conclusion, les Mikea ne seraient pas les ancêtres des Malgaches mais des réfugiés ayant gagné la forêt au cours des quatre derniers siècles, notamment lors de l'expansion des Sakalava. Le naufragé Anglais Robert Drury (Drury 1729 [1890]), pris pour esclave sur l'île 15 années durant, avait par ailleurs signalé que certaines populations allaient se cacher dans la forêt face aux pressions de la traite négrière, des guerres, voire des famines. B. Tucker argue de plus que les Mikea ont occupé leur environnement actuel et ont adopté d'un style de vie sur une période de temps relativement courte. Ils ne seraient pas des descendants d'anciens chasseurs-cueilleurs, mais plutôt les descendants des agriculteurs et des éleveurs qui ont adopté un mode de vie et mode alimentaire forestier au cours des trois ou quatre derniers siècles. Certaines assimilations auraient pu être très récentes, ce que nous ne démentons pas (cf. *infra*). Il ne croit pas que l'adaptation des Mikea soit un mode de vie hérité de chasseurs-cueilleurs du Pléistocène. Il soutient son hypothèse en analysant le comportement des Mikea et en commentant le fait qu'il n'est pas homologué au comportement des chasseurs-cueilleurs préhistoriques. Il soutient que les adaptations des Mikea sont récentes, flexibles, et principalement «culturelles» et encore en cours.

V.3.5. Mikea et front de Néolithisation

Sur le plan culturel les hypothèses des auteurs antérieurs à Bram Tucker et celles de son équipe peuvent apparaître totalement incompatibles. Sur le plan de l'histoire du peuplement, elles pourraient l'être un peu moins. En effet, que ce soient à travers les travaux de B.Tucker ou nos premières observations (cf. *infra*), tout démontre qu'actuellement les Mikea ne sont pas un groupe coupé du reste de Madagascar, ni une population relique descendante directe du Pléistocène. Soit il s'agit d'une population de chasseurs-cueilleurs ancienne ayant connu au cours de son histoire des échanges avec les groupes environnants, soit il s'agit d'une population de « réfugiés » qui pratiquent la chasse et la cueillette⁶¹. La question qui se pose dans ce dernier cas est qui étaient ces réfugiés ? Soit ils faisaient partie des groupes *tompon-tany* (Maître de la terre) qui étaient eux-mêmes des chasseurs-cueilleurs, soit ils faisaient partie d'autres groupes qui auraient pu être des agriculteurs, des pasteurs, voire des pêcheurs ou même des esclaves en fuite (groupes marrons). En ce qui concerne ces dernières hypothèses bien peu d'éléments viennent les étayer. Le naufragé Anglais Robert Drury (Drury 1729 [1890]) , signale bien que des sujets fuyaient temporairement aux débuts du 18^e siècle, à un moment où les Sakalava étaient bien établis et l'élevage devenu l'élément de prestige, leurs habitats pour gagner la forêt. Il signale aussi que des sujets ne vivaient encore à cette époque à plein temps que de chasse et de cueillette, à mi-temps pour d'autres, et qu'il s'agissait d'un mode de vie courant (Poyer 2000).

Dès lors qu'en déduire comme hypothèse pour notre étude ? A la suite de ce qui a été exposé, il se pourrait qu'à Madagascar il y avait anciennement des groupes de chasseurs-cueilleurs qui étaient encore en activité aux débuts du 18^e siècle. Ils résultaient soit de groupes anciens qui connurent échanges et assimilations de sujets en contacts avec eux, soit de groupes de chasseurs-cueilleurs *tompon-tany* (Maître de la terre) qui auraient fui

⁶¹ Cette idée a longtemps été soutenue par Rengoky lorsqu'il décrit qu'il existait déjà des groupes de chasseurs-cueilleurs qui vivaient dans la forêt avant l'arrivée de la dynastie Andrevola et Maroseraña. On les dénommait les gens de la forêt « oloan'ala ».

et auraient accueillis d'autres fuyards et échangés avec les groupes environnants. En fait, quelque soit le scénario retenu, nous serions face à un front de néolithisation : l'avancée d'agriculteurs éleveurs qui se mettent à écraser et/ou assimiler et/ou échanger des conjoints durant plusieurs siècles avec les chasseurs-cueilleurs qui se trouvent dans les forêts qu'ils sont en train de faire disparaître pour les besoins de leur économie. En 2007, année de notre arrivée, ce front de néolithisation n'existait presque plus, seuls quelques sujets isolés vivaient encore de façon totalement traditionnelle, les autres adoptaient de plus en plus la culture du maïs sur brûlis tout en étant intégrant de plus en plus d'agriculteurs Masikoro qui trouvent là de nouveaux espaces...



Hastake : conséquence de la culture de maïs sur brûlis

V.3.6. Intérêts et inconvénients des Mikea pour une étude sur les origines et diversités du peuplement humain de Madagascar

Intérêts *a priori*: Quelques soient leurs origines, les Mikea représentent la dernière population de chasseurs cueilleurs de Madagascar. Malgré les réserves que l'on peut apporter à la carte de Deschamps (1960) (Figure 13 *supra*) il se pourrait qu'ils aient échappé à l'extension du royaume Merina et pendant très longtemps à l'administration coloniale. Leur territoire s'est terriblement rétréci face au front de néolithisation et même s'il y a dû y avoir des assimilations récentes, une partie de ceux étudiés comportent vraisemblablement parmi leurs ancêtres des lignées présentes depuis fort longtemps dans la région. La probabilité pour que des lignées reliques soient conservées n'est pas nulle *a priori*. Les études anthropo-sociologiques menées sur ces groupes récemment sont fines, elles décrivent les lignées et les contacts avec les populations environnantes.

Inconvénients *a priori*: Les premières études sur la généalogie ainsi que les lignées démontrent l'absence de lignées propres aux Mikea (Tucker 2001) ainsi que des échanges avec les groupes environnants : Masikoro et Vezo. Il s'agit d'une population qui n'est plus très nombreuse qui a peut-être connu des phénomènes de dérive.

V.3.7. Les prélèvements

Les prélèvements biologiques ont été réalisés à l'intérieur de la forêt Mikea. Sur un total de 131 sujets prélevés, 127 non apparentés ont été utilisés pour l'étude : (Nb Homme = 61 et Nb femmes = 66) dont 35 prélèvements sanguins et 92 prélèvements de cellules buccales à l'aide de cytobrosses (protocole de prélèvements en Annexe II p2-35). Ces prélèvements sont répartis sur les villages d'Ankindranoke, Ankililaly, Beloha, Bedoha, Antampombato, Andravitsazo, Ankilimihavotse, Namonte, Andranohazonabo, Poakafo, Andamontibe (cf. Figure 20 *infra*). Ils ont été réalisés sur deux périodes de missions (Juin-Septembre 2007) et Décembre 2007 à Janvier 2008).

Les villages ont été sélectionnés à partir, d'une part des données bibliographiques (Tucker 2001) et d'autre part, à partir des informations recueillies dans le village de Vorehe, désigné comme étant le « capital » des Mikea. Il s'agit d'informateurs venant des personnes qui ont travaillé avec les précédents chercheurs. Nous progressons ainsi vers l'intérieur de la forêt en sélectionnant les sujets non apparentés. Les villages au sein desquels nous effectuons nos prélèvements sont occupés par des fondateurs mais aussi par des nouveaux arrivants, souvent des gendres qui viennent soit d'un autre village de la forêt des Mikea, soit de l'extérieur. Les sujets, les plus anciennement installés sont ainsi sélectionnés (afin d'éviter les apparentements entre les sujets). Les entrevues en vue de réaliser l'histoire généalogique au sein de chaque village ont été ainsi réalisées, en majeure partie avec les chefs des villages. Il s'agit la plupart du temps du chef de famille, qui est également le chef coutumier et représente l'autorité au sein du village. Son accord et son consentement sont très importants pour notre installation (3 à 4 jours) et le travail dans le village. Il nous est en effet arrivé d'avoir été refusé d'emblée par le chef du village alors que certains membres semblaient donner leur accord.

Dans notre approche, et comme les prélèvements sanguins étaient prévus, nous procédons tout d'abord à une première phase d'enquête généalogique dans chaque village sélectionnés, progressant ainsi vers l'intérieur de la forêt jusqu'à arriver sur le littoral. Même si les villages ne comptaient souvent que quelques toits (une dizaine ou quinzaine au maximum), cette phase était importante car elle nous permettait de nous familiariser avec les villageois, de rencontrer d'autres familles qui vivent en « position satellite » par rapport au village. Le deuxième passage était ensuite le jour du prélèvement, un « rendez-vous » que nous avons donné à chaque village avec un calendrier précis. Ce qui n'était probablement pas les conditions optimales pour les villageois et pour le nombre attendu de prélèvements, mais nécessaires du moins pour la conservation de nos prélèvements sanguins et de cellules buccales. Ainsi, durant cette phase, nous revenions dans chaque village, procédons aux prélèvements. Ceux-ci sont stockés dans un réfrigérateur de voiture qui maintenait les prélèvements à une température inférieure à 20°C, et ce jusqu'à leur arrivée à l'institut Pasteur de Madagascar à Antananarivo. Grâce au service proposé

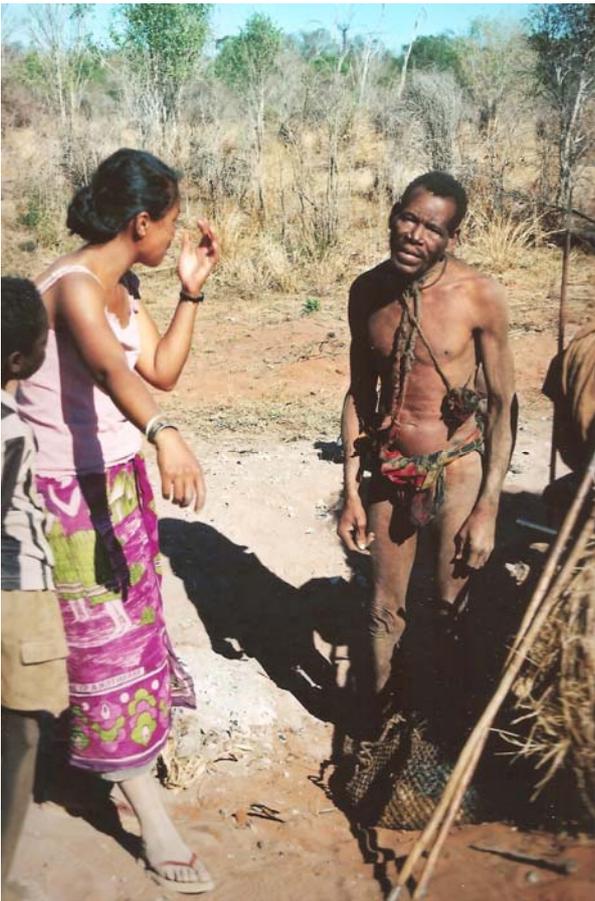
par l'Institut Pasteur de Madagascar en effet, nous pouvions acheminer directement nos échantillons vers la France et au sein de notre laboratoire à Toulouse. L'Institut Pasteur se chargeait alors de séparer le plasma et d'acheminer les prélèvements vers notre Laboratoire à Toulouse (transport dans de la carboglace).



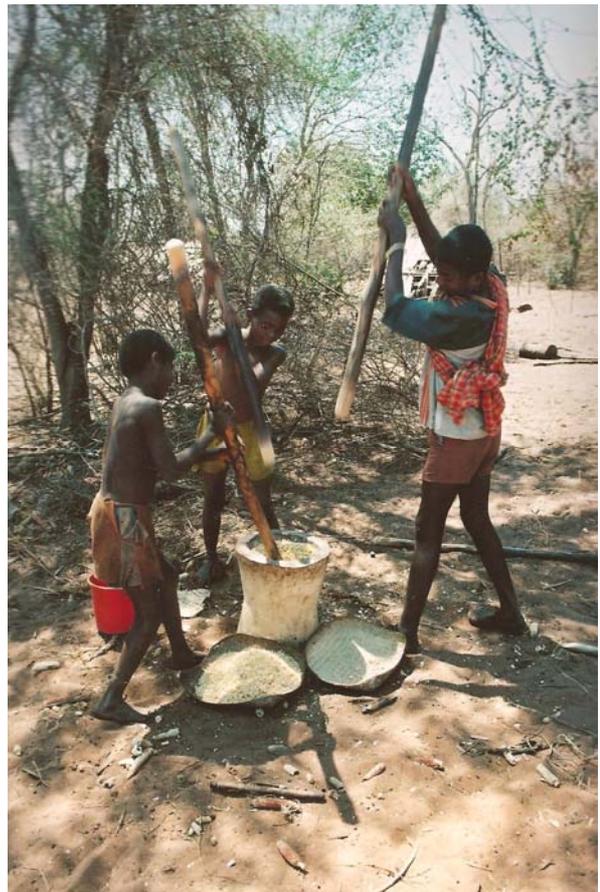
Figure 20 : Sites de prélèvements dans la Forêt des Mikea ainsi que dans les régions du littoral Vezo



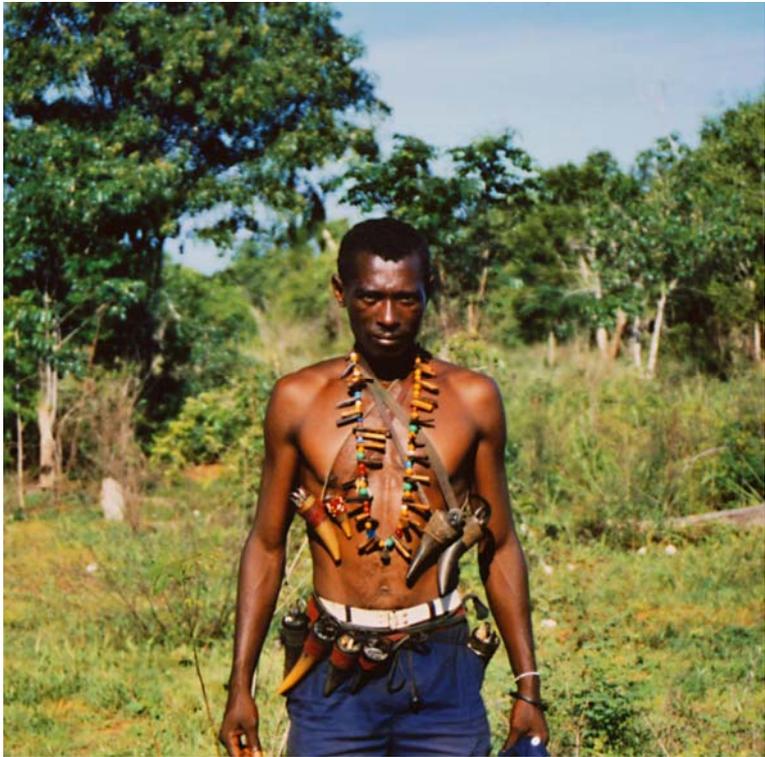
Photo de prélèvement de cellules buccales : forêt des Mikea



*Rencontre avec un des derniers sujets
strictement chasseurs collecteurs Mikea*



*Scène de pilage collectif de maïs
Forêt des Mikea*



V.4. Les Vezo

V.4.1. Choix, définition

En raison des contacts des Mikea avec des populations locales de pêcheurs (Vezo) et des agro-pasteurs Masikoro il était intéressant de prendre certains de ces groupes en comparaison. Pour des raisons de temps, j'ai dû choisir entre les Masikoro et les Vezo. J'ai alors choisi les Vezo car (i) une parcelle du littoral au sein duquel vivent les Vezo est très étroitement liée à l'écologie de quelques groupes Mikea (Tucker 2001). En effet, une partie des Mikea vivent sur le littoral et s'identifient comme étant des Vezo-Mikea ou Mikea-Vezo (cf. *infra*). (ii) Ces Vezo (cf. *infra*.Vezo-Nord) seront comparés à d'autres groupes Vezo qui sont localisés le long des côtes sud Fihereña (cf. *infra* Vezo-sud).

Situé entre les rivières Onilahy dans le sud ainsi que le Mangoky dans le nord, le littoral Fihereña était occupée avant l'implantation de la dynastie Andrevola durant la deuxième moitié du 17^e siècle (Figure 21). Au 16^e siècle, des récits de voyageurs témoignent de la présence de populations de pêcheurs tout au long de cette côte Fihereña. Les ports les plus connus cités par Mansaré Marikandia dans son article « The Vezo of the fihereña coast » (2001) sont les ports de la baie Sainte-Isabelle (Baie de Morombe), Sainte-Felix (baie de Fanemotse), Sainte-Claire (Bay de Ranobe), et Saint-Augustin (Baie d'Anantson). Les Portugais (entre autres compagnies européennes, notamment ceux de la Compagnie des Indes Orientales) qui faisaient leurs trafics dans la région collaboraient avec les locaux qui sont considérés comme les *Renetane* (les premiers occupants): (*rene* litt. Mère ; *Tane* litt. Terre).

Les Vezo sont traditionnellement décrits comme des groupes de pêcheurs nomades rencontrés sur l'ensemble de la côte sud-ouest de Madagascar. Leur identité est, comme celle des Mikea, sujet à débats. Cette question d'identité revient d'ailleurs très souvent dans la littérature, notamment à propos des différentes populations du sud-ouest de l'île, les Vezo, les Masikoro, les Mikea.

Les Vezo vivent sur les littoraux, et naviguent d'une zone de pêche à l'autre le long des côtes sud-ouest et parfois d'île en île. Ils étaient – bien que quelques groupes le soient encore – des pêcheurs nomades, qui changeaient de camps suivant les zones de pêches. Ils établissaient des campements sur les littoraux et partaient dans la journée jusqu'en haute mer pour la pêche sur leurs pirogues à balancier, héritées des navigateurs Austronésiens (Faublée 1950; Marikandia 2001; Ottino 1998b) . Ce mode de vie nomade a entraîné certains auteurs à les comparer aux Bajau Nusantariens⁶². Dans le contexte de Madagascar, les Vezo sont également décrits comme étant un sous-groupe ethnique des Sakalava (Goedefroit 1998; Lombard 1998; Marikandia 2001; 2008). Les Sakalava sont (cf. *supra*) associés à la dynastie Maroseraña et Andrevola et le fait de les associer au Sakalava – Sakalava-Vezo – leur ôte souvent une part de leur identité ethnique en reliant leur identité Vezo à leur mode de vie de pêcheur.

Une des grandes particularités de cette région du sud-ouest de l'île est l'étendue des zones à Mangroves le long des littoraux. *Cette zone crée une discontinuité bioécologique caractéristique de toute zone de mangrove, combinant des espaces différenciés et complexes, agro-pastoralo-halieuistiques, (Des systèmes d'usages multiples) selon l'expression employée par M-C. Cormier-Salem (1995 : 48) cité par Goedefroit, 1998.* Nous verrons que ces délimitations géographiques tiennent certainement une place importante dans cette question de l'identité des Vezo.

Nous décrirons les différentes hypothèses sur l'identité ethnique des Vezo puis les raisons du choix de ce groupe et enfin leurs intérêts et inconvénients pour une étude anthropologique.

⁶² Autre dénomination de « Austronésien ». Tandis que Austronésienne se réfère directement à la famille linguistique, Nousantarien est préférentiellement utilisée par les Indonésiens car rassemble les îles de l'archipel Indonésien.

V.4.2. Les questions sur l'identité des Vezo

« C'est uniquement la pêche qui nous fait vezo, car nous sommes de véritables Sakalava (*Io lafihaza ity ro mahavezo anay, fa zahay olo sakalava antena*). Ou encore : (Nous, nous sommes des Vezo qui regardons la mer ; mais eux ce sont des Masikoro qui demeurent sur la terre ferme) (*rahay, olo vezo mitsinjo any riaky iny, reo olo masikoro mipetraky antety*)» (Goedefroit 1998). Cette citation traduit clairement une tradition orale sur laquelle s'appuient de nombreux chercheurs pour soutenir l'hypothèse suivant laquelle les Vezo sont des Sakalava qui sont définis comme étant des Vezo parce qu'ils ont un mode de vie de pêcheur. Les habitants de l'île restent actuellement très attachés à cette distinction identitaire qui, depuis les temps les plus reculés, qualifient les groupes en fonction de leur milieu écologique de vie et leur activité de production (Koechlin 1975 ; Goedefroit 1998). S. Goedefroit ajoute aussi que la discontinuité bioécologique de la région contribue fortement à des échanges économiques et matrimoniaux entre plusieurs groupes du sud-ouest qui ne seraient différents que par leur mode de vie. En plus d'être en faveur avec cette hypothèse, Koechlin (1975) soutient qu'il ne note aucune différence entre les Mahafale ainsi que les Tandriake entre les Tanalana et Sara⁶³, et entre les Masikoro et les Vezo, et enfin entre un Sakalava et un Sakalava Vezo. Toujours dans le même sens, Rita Astuti (Astuti 1995) à son tour soutient dans sa citation « *Vezo are not a kind of people* » affirmant ainsi l'hypothèse du mode de vie et non un groupe avec une définition ethnique.

S'opposant vigoureusement à ces hypothèses, Mansaré Marikandia (2001) ainsi que d'autres auteurs antérieurs (Ader 1969; Baré 1977; Birkeli 1926; 1936; Faublée 1950; Hoerner 1986; Languin 1950) soutiennent que les Vezo ont un dialecte spécifique, que leurs us et coutumes, et que leurs « comportement »s sont différents de ceux de leur voisins Masikoro agropasteurs, des Tañalana et aussi des Mikea. Ils notent dans les traditions orales des dénominations observés au sein de ces occupants de ces bordures

⁶³ Ces groupes ont, de la même manière que les Vezo et Mikea, posé les mêmes questions sur leur identité ethnique.

littoraux, le contraste entre les *Vezo vatane* (vrai Vezo) et *Vejom-potake* (litt. Vezo des zones vaseuses, relatif aux zones à Mangroves). Cette différenciation souligne la présence de différents migrants sur les littoraux qui s'intègrent aux Vezo locaux. Etant sur les littoraux mais ne maîtrisant pas encore les techniques de pêches, les premières générations pratiquent la pêche à pieds dans les zones à Mangroves, d'où ces dénominations. Au cours des générations, ces distinctions ont persisté afin de différencier les origines même si les techniques de pêches ont déjà été largement acquises. Comme nous l'avons précédemment décrit (cf. *supra*), l'expansion de la dynastie Andrevola au cours du 17^e siècle a rencontré des populations de pêcheurs déjà vivant le long des côtes, ceux qui auraient été les Renetane ou tompon-tany (premiers occupants, ou maîtres des terres). Pour ces auteurs, les définitions *Vezo vatane* et *Vejom-potake* englobaient ainsi des connotations géographiques, économique (« *vezoisation* »), sociologiques, mais aussi culturelles.

Deux éléments culturels des *Vezo vatane* (les vrai Vezo) sont souvent cités. Le premier, l'interdit du mouton (tabou du mouton) qui est spécifiquement Vezo. Les traditions Vezo racontent qu'il s'agit d'un tabou qui est extrêmement dangereux car il peut tuer. Ce tabou est donc extrêmement craint et est transmis par voie patrilinéaire lors des échanges matrimoniaux avec les non *Vezo vatane*. Le second, le mythe sur les origines et l'ethnicité : le mythe de *Ampelamananisa* (la mère sirène). Ce mythe rappelle des vagues successives d'immigration vers Madagascar au temps des installations des premiers peuplements.

Les Vezo ont leurs propres lignées dont les traditions se rappellent souvent comme étant de vraies lignées Vezo. La fondation des clans dans ces villages est sous-tendue par les *Hazomanga* qui est la base de l'étendue du pouvoir des lignées ainsi que des clans. Ces *Hazomanga* ont des rôles sociopolitiques ainsi que des fonctions religieuses essentielles. Ils sont « représentés » par une personne d'autorité, le *mpitan-kazomanga*, capable de résoudre les problèmes sociaux. Cette personne est une sorte de patriarche qui détient

d'important pouvoir au sein de chaque clan. Il existe donc des *Hazomanga* identifiés comme étant spécifiquement Vezo.

Au vue des différents éléments exposés ici, il semble que les Vezo aient leurs propres caractéristiques vis-à-vis des migrants. Les premières communautés Vezo semblent avoir eu des relations conviviales avec la dynastie *Andrevola*. Il est bien assuré que durant la fin du 19^e siècle que les Vezo occupaient toutes les littoraux du sud-ouest de l'île ; que des migrants venant de l'intérieur des terres étaient déjà installés avec ceux-ci ; que ce schéma est bien lié à l'histoire des migrations de la région du Fihereña (cf. carte région Fihereña



ci-contre). Les grandes migrations à l'origine du rassemblement de ces populations semblent en fait également lié au contexte historique des relations de ces différents groupes avec l'ouest, notamment l'intrusion des Merina qui veulent contrôler la traite des esclaves. Les migrations sont alors fréquentes et rassemblent des groupes qui cherchent la sécurité (Marikandia 2001).

Ainsi, autant pour la question des Vezo que celle des Mikea, il semble bien que différents groupes autochtones occupaient des territoires bien identifiés avant de s'allier, au sens propre comme au sens figuré, à la cause Maroseraña et Andrevola, et de souder leurs territoires. Les conditions de ces adhésions résidaient cependant dans l'assujettissement ou encore l'asservissement des groupes à l'idéologie dominante des souverains. Au final, remarquons cependant que ces royaumes Sakalava n'ont jamais eu de réelle cohésion interne puisqu'ils se composaient d'un assemblage de sous-territoires sous la gouverne directe des anciens maîtres des terres (*tompontany*). Certaines régions reculées, « angles morts » des grands mouvements suscités par la présence coloniale au début du 19^e siècle, conserveront leur structure et leur organisations originelles jusqu'à l'heure actuelle (Goedefroit 1998).

V.4.3. Les intérêts et les inconvénients

Les Vezo semblent être un groupe d'intérêt comme élément comparatif du groupe Mikea. En effet, les littoraux qui bordent la partie ouest de la forêt des Mikea abritent des populations Vezo (la carte situe la forêt des Mikea dans la partie sud du fleuve Mangoky). Il s'agit même d'un groupe qui est étroitement en contact avec les Mikea et dont l'histoire, l'identité leur sont liées (Tucker 2001). J'ai ainsi choisi les Vezo avec deux échantillonnages différents (cf. *infra*).

Parmi les avantages des Vezo on note que la littérature ethnologique sur les Sakalava qui, comme nous l'avons précisée, est relativement bien connue ; il s'agit encore d'une population traditionnelle descendant de pêcheurs nomades au contact des Mikea ; leur histoire est étroitement liée au groupe Sakalava dominant dans le sud ouest. Pourrait-on voir en eux le substrat des Sakalava comme le suggère Mansaré Marikandia ? Pour les questions des origines, leur mode de vie souvent relié à celui des Bajau de l'Indonésie, peuples nomades des mers est un indice (Obrelé 1979). C'est d'ailleurs chez les Vezo que l'on trouve les plus anciennes signatures ethnologiques indonésiennes de l'art funéraire malgache (Oberlé 1979; Randriamarolaza Communication personnelle). Par ailleurs, la situation de leurs habitats face à l'Afrique avec une histoire de traite au 18^e siècle et 19^e siècle, donc liée à la période historique, permet de tracer les liens dont les traditions orales se souviennent encore. L'histoire relate des traites tardives qui déportaient des Makoa, une population vivant au Mozambique et dont de nombreux membres furent déportés vers Madagascar. Les descendants libres se confondent aux populations Vezo actuelle. Les sources orales s'en souviennent encore.

Parmi les inconvénients, la démographie de ce groupe est quasiment inconnue ; en ce qui concerne leur mode de vie, le néologisme : « *Vezoisation* » dans les données littéraires

traduit un attrait de multiples populations venues de toute part prenant goût à « la vie à proximité de la mer » et abandonnant leur mode de vie initial pour un mode de vie littoral, se fondant alors aux populations Vezo. Ces aspects ont conduit de nombreux auteurs à décrire ce phénomène chez de nombreux groupes ethniques, comme nous l'avons vu également pour les Mikea. Rita Astuti (2001) décrivait alors des groupes identifiés comme les Vezo car ils ont un mode vie Vezo. Il ne s'agirait d'après cet auteur aucunement d'une liaison verticale avec des ancêtres Vezo: "Vezo tsy karazan'olo" "*To be a Vezo is to have learnt Vezo-ness, and to perform it: identity is an activity rather than a state of being*". On ne note pas de différence de point de vue anthropologique entre un Mahafale et un Tandriaka, entre un Tañalana et un Sara, entre un Masikoro et un Vezo, entre un Sakalava et un Sakalava-Vezo ». Le contre argument de cette description vient de Marikandia (1995) qui récusé cette définition, et le qualifie de simpliste. Ce dernier décrit dans son étude les délimitations anthropologiques du peuple vezo, les dialectes spécifiques, des us et des coutumes, des « valeurs différentielles » par rapport à leurs voisins agropasteurs Masikoro, les Tañalana, les Mikea...

V.4.4. Les prélèvements

Les prélèvements ont été choisis dans le but d'obtenir un groupe de comparaison entre les Vezo ainsi que les Mikea mais aussi dans le but de se questionner sur l'identité des Vezo. Nous avons ainsi suivi une logique basée sur des hypothèses de migrations mentionnées par la littérature : les diasporas Nord et Sud (Marikandia 2001). Deux séries de prélèvements ont été réalisés : une le long de la région Nord des côtes Fihereña et une deuxième série dans la région Sud. En effet, le long des côtes Fihereña semblent se distinguer différents groupes Vezo ayant intégré deux mouvements migratoires différents décrits comme les diasporas Nord et Sud par Mansaré Marikandia (2001 ; 2008), influencés respectivement par une migration sens nord-sud, et une migration sens sud-nord. L'auteur suggère d'après l'observation et l'analyse des « poteaux rituels » (*Hazomanga*) des Vezo

Tatsimo (litt. Ceux du Sud) qui pouvaient avoir reçu des influence Tanalana et Mahafale⁶⁴ du sud des côtes Fihereña. Les *Vezo Tavaratse* (litt. Ceux du Nord) seraient venus du nord des côtes Fihereña. Ces deux mouvements migratoires semblent bien distincts (Marikandia 1995 ; 2001)⁶⁵. Les différents points de prélèvements sont indiqués sur la carte (Figure 21 *infra*). Deux séries de prélèvements ont ainsi été réalisées, à Sarodrano au sud du Fihereña et Manombo, un peu plus au Nord, et qui ont intégré des migrants *Tatsimo*. En effet, nous avons noté que ces mouvements migratoires (sud-nord) ont été mentionnés par les personnes questionnées. 49 sujets ont été prélevés avec leur consentement éclairé (36 hommes et 13 femmes).

Une deuxième série de prélèvements dans la zone plus au Nord, à proximité de la forêt des Mikea avec trois zones de prélèvements. Les deux autres villages *Vezo* qui auraient des influences *tavaratse* selon l'hypothèse de Marikandia, 52 personnes ont été prélevées avec leur consentement éclairé, et ce dans les villages d'Ampasilava, d'Andavadaoke (23 hommes et 29 femmes). Ces prélèvements ont été réalisés durant la période de juin-septembre 2007. Comme dans la forêt des Mikea, nous procédons à des entrevues auprès des chefs de villages. Les villages que nous avons choisi sont très différents de ceux des Mikea et possédaient par exemple une école, un dispensaire. Différentes autorités sont ainsi approchées, certaines fois le Maire, le ou les chefs du *Fonkontany*, litt. Chef du quartier, et ensuite les *mpitan-kazomanga* qui sont les chefs des lignées présentes dans les villages. Nous sommes la plupart du temps présentés, soit par le maire, soit par le chef du quartier, auprès de chaque *mpitan-kazomanga*. C'est auprès de ce chef que la majorité des entrevues sont réalisées. Par la suite, les chefs laissent souvent la décision à chaque sujets de répondre à nos questions et d'accepter ou non les prélèvements de cellules buccales, et

⁶⁴ Les Mahafaly ainsi que les Tanalana sont des groupes du sud de Madagascar.

⁶⁵ Les deux formes de « poteaux rituels » ont permis à Mansaré Marikandia la différenciation entre les *Tatsimo* et les *Tavaratse*. Les *Vezo* du sud, originaires du sud de la région Fihereña. utilisent le *lakara*, planche transversale façonnée dans le bois du *hazomalane* (*Caesaris nigrens* tul.) sur laquelle sont posées les offrandes, probablement d'influence Tañalana et Mahafaly. les *Vezo Tavaratse* originaire du Bord des côtes Fihereña utilisent plutôt une sorte de tréteau pour présenter les offrandes placées sur un van.... L'étude des statuts respectifs de ces poteaux permet de suivre les déplacements de branches cadettes le long du littoral Fihereña... le statut du poteau rituel situe en effet le *Tarike* (segments et lignages) (équivalent eu *Teraka* de la région Imerina).

ou de prélèvements sanguins. Les prélèvements sanguins ont été effectués par un infirmier accrédité. Deux frottis sont réalisés pour les prélèvements de cellules buccales. Les conditions de stockage et d'acheminement sont les mêmes que ceux précédemment décrits dans la forêt des Mikea.



Figure 21 : Localisation des sites de prélèvements des Vezo-Nord et Vezo-Sud

En dehors des questions nécessaires sur la généalogie, les origines, afin d'avoir des informations concernant l'hypothèse de Mansaré Marikandia (2001) sur les migrants du sud et ceux du nord, nous demandions aussi aux chefs de clans « mpitan-kazomanga » leurs connaissances sur les différents mouvements migratoires dont ils se rappelaient, ce qui généralement nous était d'ailleurs transmis sans difficultés. A première vue, les deux séries que nous avons choisies semblent se vérifier. Les villages de Manombo ainsi que de Sarodrano semblent avoir subi des influences migratoire venant du sud, tandis que Ampasilava et Andavadoake plutôt du Nord, bien que ce dernier semble être moins précis que les premiers.



Village Vezo : sud de Manombo



Le quotidien des Vezo - Pirogue a balancier

VI . LES METHODES

VI.1. Méthodologie des prélèvements des populations : Respect de l'éthique

Tous les prélèvements réalisés pour ce travail de thèse ont été réalisé conformément aux directives de la Comité d'éthique du Ministère de la Santé à Madagascar. De ce fait, préalablement à tout prélèvement biologique, le consentement éclairé de la personne prélevée est recueilli par écrit. Ce consentement mentionne la finalité du travail de thèse (en Annexe II, le projet de prélèvement, les formulaires ce consentement éclairé en Malgache et en Français). L'avis favorable du Comité d'éthique nous a été délivré suite l'examen de notre dossier (Le projet et les formulaires en Annexe II p2-35)



VI.2. Les marqueurs moléculaire

Pour étudier l'histoire du peuplement, les marqueurs moléculaires se sont révélés être des outils fondamentaux. Ils correspondent aux polymorphismes génétiques détectables par l'analyse directe de l'ADN. L'ADN offre en effet le reflet direct de la variation de la molécule (Crubézy *et al.*, 2008).

VI.2.1. Rappels fondamentaux

VI.2.1.1. Structure de l'ADN

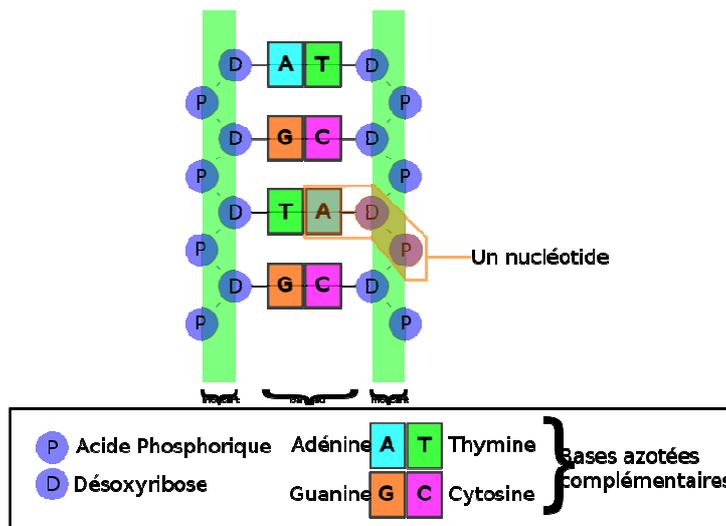
ADN « acide désoxyribonucléique » dont le nom est forgé selon la nomenclature chimique. Il s'agit en effet d'un polymère formé par un groupement acide composé d'atome de phosphore P et d'oxygène O (groupe phosphate) qui sont liés à un sucre qui est le désoxyribose qui est lui-même en appendice des enchaînements de bases azotées : l'adénine (notée A), la thymine (notée T), la cytosine (notée C) et la guanine (notée G). Et nucléique puisque les premiers ADN décrits étaient localisés dans le noyau.

Rosalind Elsie Franklin (Franklin 1953) réalise les premiers clichés par la technique de diffraction des rayons X sur des cristaux de l'ADN. Ces clichés ont alors révélé à Watson, Crick la structure à double hélice de ce polymère, ce qui leur a valu le prix Nobel de physiologie et de médecine, le 31 octobre 1962. Ils ont en effet décrit définitivement l'ADN dans sa structure en double hélice et composé de deux brins. Mais déjà, beaucoup bien antérieurement à cela, il avait déjà été montré que l'ADN portait les informations héréditaires et que c'est cette molécule qui constituent les gènes dans les chromosomes (Oswald Avery, Colin McLeod et Maclyn McCarty) (Avery *et al.*, 1944). Support de l'hérédité car il est transmis lors de la reproduction, de manière intégrale ou non. Il porte donc l'information génétique, il constitue le génome des êtres vivants.

Les séquences nucléotidiques qui constituent le génome : Les molécules d'ADN sont constituées par un enchaînement de séquence de nucléotides. Ces nucléotides sont constitués de l'ensemble des bases azotées liés à plusieurs phosphates comme décrit

précédemment. Ces nucléotides forment des séquences en étant reliés entre eux par des liaisons fortes impliquant un groupe phosphate 5'-3' phosphodiester. C'est l'enchaînement de ces séquences qui forment le brin d'ADN, lequel est lié à un deuxième brin complémentaire. En effet, cette complémentarité est le fait des bases azotées qui forment des liaisons hydrogènes (liaisons faibles) avec leurs bases complémentaires : les purines (A et G) complémentaires avec les pyrimidines (T et C). Cette liaison se forme ainsi selon les appariements suivants : base « A » associée à la base « T » par deux liaisons d'hydrogènes et la base G associée avec a base « C » par trois liaisons d'hydrogènes

Avant chaque division cellulaire, la molécule d'ADN double-brin doit être dupliquée en deux molécules d'ADN filles simple brin distincts. Les liaisons entre les deux brins étant de faible énergie, la séparation (ou dénaturation) et le réassemblage des brins se font facilement.



<http://fr.wikipedia.org/wiki/Fichier:Structure-ADN.svg>

Figure 22 : Structure de l'ADN Acide Désoxuribonucéique

L'ADN est ainsi le support de l'information génétique mais aussi le support de ses variations à l'origine de la biodiversité

Le génome humain est constitué de deux génomes distincts, le génome nucléaire situé dans le noyau des cellules et le génome mitochondrial localisé dans les mitochondries.

Dans le noyau, le génome humain est constitué d'environ 3,2 milliards de paires de nucléotides ou paires de bases (pb). Cependant, le nombre de gènes est estimé à seulement 20 000 à 25 000. Le reste du génome est constitué d'introns ou de portions de gènes non codantes ou d'ADN inter génique.

C'est la reproduction à l'identique d'un ADN mère en ADN fille qui permet la transmission du génome d'une cellule mère aux cellules filles. Cette procédure se fait par le mécanisme de réplication. Lorsque les deux brins sont séparés, l'ADN polymérase, l'enzyme qui catalyse la formation des liaisons nucléotidiques permet une nouvelle association de complémentarité de nucléotides libres sur le brin matrice, répliquant ainsi une copie de l'ADN mère et reformant une nouvelle double hélice identique à la double hélice d'origine. Cependant, malgré les liaisons fortes et la complémentarité des bases azotées qui assurent la stabilité de l'information génétique au cours de ces réplifications, la séquence d'un ADN peut se modifier. La modification peut concerner quelques nucléotides qu'on définit comme étant des mutations. Ces mutations peuvent être dues principalement à des erreurs lors de la réplication des séquences de l'ADN (ajout, délétion ou substitution de nucléotides), ou bien à des recombinaisons génétiques. Les modifications peuvent être dues à des échanges de séquences nucléotidiques avec un autre ADN, ce qui est définit comme étant une recombinaison génétique, décrit encore comme les brassages intra et interchromosomique.

Ces processus sont à l'origine des différentes variations de l'ADN dans le monde vivant. C'est ce qui est à l'origine de la diversité actuelle des êtres vivants c'est-à-dire la biodiversité.

VI.2.1.2. Les polymorphismes

Ainsi, chez l'homme, entre deux individus non apparentés, il existe de petites variations de séquences, estimées entre 1 à 2%, considérées comme non pathologiques, appelées polymorphismes. Ces polymorphismes génétiques peuvent se trouver dans les régions codantes ou non codantes d'un gène ou dans un autre endroit du génome (Ameziane *et al.*, 2005). Cette instabilité de l'ADN crée ainsi des variations qui s'accumulent au cours du temps

VI.2.1.2.1. Les polymorphismes bialléliques.

Il s'agit d'une mutation ponctuelle qui modifie un nucléotide sur une des deux chromosomes de même paire d'où son nom Polymorphisme de nucléotide simple ou Single Nucleotide Polymorphism (SNP). Les taux de mutations de ces variations ponctuelles ainsi que les insertions ou les délétions nucléotidiques sont très peu élevées et présentent dans certains cas des événements mutationnels uniques, non récurrentes comme c'est le cas de SNP du chromosome Y appelées UEPs (Unique Event Polymorphisms) puisqu'ils ne sont apparues qu'une seule fois dans l'évolution de l'espèce humaine. Le taux de mutation du chromosome Y est estimé à 2.10^{-8} (Jobling & Tyler-Smith 2003). Pour la région contrôle de l'ADN mitochondrial par exemple, il est d'après Sigurgardottir de 0.0043 par génération, soit 3/705 (Sigurgardottir *et al.*, 2000).

VI.2.1.2.2. Les polymorphismes multi-alléliques

Les polymorphismes multi-alléliques qui sont de courtes séquences répétées de quelques bases à plusieurs centaines de base qui peuvent varier sur chacun des deux chromosomes. Sur chacun des deux chromosomes, le nombre de répétitions peut en effet ne pas être le même, ce qui entraîne donc une hétérozygotie pour le nombre de séquences répétées, et le nombre de variations de la séquence pouvant être différent entre deux individus, d'où la définition polymorphisme multi-allélique (Ameziane *et al.*, 2005). Parmi ceux-ci, les microsatellites ou les STRs (Short Tandem Repeats), qui sont des séquences répétées simples de 2 à 6pb. On estime leur nombre entre 50 000 et 100 000 copies dans le génome.

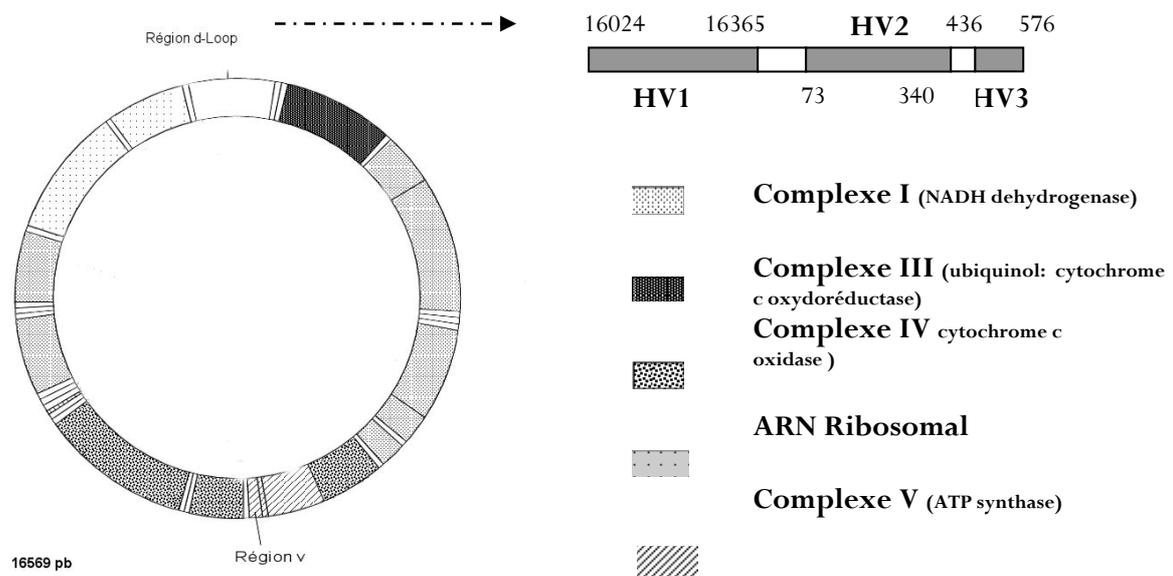
D'autres distinctions sont les VNTRs (Variable Number of Tandem Repeats) dont le motif répété fait quelques dizaines de nucléotides de longueur (10 à 60pb) (Crubézy *et al.*, 2008). Le taux de mutations de STR est plus élevé et peuvent atteindre $1.2 \cdot 10^{-3}$. Les STR évoluent donc plus rapidement que les séquences d'ADN non répétitifs.

VI.2.1.3. Les marqueurs génétiques

Parmi les marqueurs moléculaires utilisés en anthropologie moléculaire il y a des polymorphismes trouvés dans les régions non recombinantes du génome. Alors que la majeure partie de notre génome est hérité de nos deux parents, il y a deux segments de notre ADN qui sont atypiques et sont hérités uniquement par un de nos parents, échappant ainsi à la recombinaison. Ces segments consistent la majeure partie du chromosome Y et l'ADN mitochondrial.

VI.2.1.3.1. L'ADN mitochondrial (ADNmt)

Il s'agit d'un ADN circulaire double brin ayant une longueur de 16569 pb localisé dans les mitochondries dont la séquence complète est bien connue (Anderson *et al.*, 1981; Andrews *et al.*, 1999). Les mitochondries contiennent leur propre ADN et diffèrent de l'ADN contenu dans le noyau de la cellule. L'ADNmt est ainsi bien indépendant de l'ADN du noyau : la réplication, la traduction la transcription sont indépendantes de celles se déroulant dans le noyau. Mais l'ADN nucléaire code pour les protéines participant à la phosphorylation oxydative et pour les protéines nécessaires aux fonctions et structures de l'ADNmt. Ce dernier ne comporte qu'un petit nombre de gènes. Et à peu près 94% de l'ADNmt est formé de régions codantes pour l'ARN ribosomal et des protéines intéressées par la phosphorylation oxydative (respiration cellulaire). Le reste, 1100 nucléotides, forme la région contrôle ou « d-loop » (16024-576), non codante, initiant la régulation et la réplication de l'ADNmt.



Gènes de l'ADNmt

Figure 23: Schéma simplifié de l'ADN mitochondrial humain

<http://www.mitomap.org/pub/MITOMAP/MITOMAPFigures/mitomapgenome.pdf>

De nombreuses caractéristiques font de l'ADNmt un très bon marqueur génétique des populations.

- Trois régions non codantes du génome sont constituées d'une part de trois régions hypervariables HV1 (16024 à 16365), HV2 (73 à 340) et HV3 (438 à 576) (Anderson, 1999) (HV : hypervariable) qui sont caractérisées par un haut degré de polymorphisme par rapport au reste du génome mitochondrial ((Stoneking 2000), et d'autre part une deuxième région, la région V
- Ce degré de polymorphisme est lié à un taux de mutation qui est jusqu'à 10 fois plus élevé que l'ADN nucléaire ce qui va permettre d'avoir des différences rapides entre les populations.
- Le taux de mutation de l'ADNmt est d'environ $1.7 \cdot 10^{-8}$ substitutions par site et pas an si l'on considère le génome entier sans la région contrôle.

- La transmission de l'ADNmt est en général maternelle bien que certains cas rares de transmission d'ADNmt muté d'origine paternelle ont pu être démontrés (Schwartz & Vissing 2002)⁶⁶
- Chaque cellule contient jusqu'à plusieurs milliers de mitochondries, et l'ADNmt est présente en de nombreuses copies par mitochondrie, ce qui en fait un très grand nombre d'ADNmt détectable dans des échantillons anciens

Ainsi, les SNP neutres de la région contrôle sont de très bon marqueurs des lignées féminines ainsi que des empreintes génétiques pour la médecine légale.

VI.2.1.3.2. Le chromosome Y

Le chromosome Y et sa région non recombinante (NRY pour Non Recombining Region of Y chromosome, ou encore MSY pour Male Specific Y).

C'est la portion non recombinante qui occupe la majeure partie du chromosome Y (>90% ; 57 701 691bp) qui sert de marqueur génétique utilisée du chromosome Y. Les marqueurs de cette région sont ainsi transmis sans modification, et strictement par voie paternelle. Une certaine forme de recombinaison a été cependant démontrée dans cette région NRY (Machev *et al.*, 2004; Skaletsky *et al.*, 2003).

Par ailleurs, les extrémités du chromosome Y comme les régions pseudoautosomales 1 et 2 (PAR1 et PAR2) à proximité des télomères sont des régions qui sont homologues au chromosome X et peuvent se recombiner. C'est le reste qui est haploïde, et qui est transmis de père en fils. Le génome du chromosome Y est ainsi la contrepartie de l'ADNmt. Deux types de marqueurs sont utilisés dans cette région NRY est principalement composée de séquences hautement répétées (microsatellites ou STRs) et de polymorphismes bialléliques (SNPs). Un nombre croissant de polymorphisme ont été ainsi publié et ont permis avec l'ADNmt les études des populations. Les polymorphismes bialléliques qui sont des événements plus anciens, stables, et ont servi à définir

⁶⁶ La transmission strictement maternelle de l'ADNmt est déduite du fait que les mitochondries des spermatozoïdes sont localisés dans le flagelle qui est supprimé lors de la pénétration dans l'ovule de celui-ci. Seul d'ADNmt de l'ovule, donc de la femme est ainsi transmis dans les cellules filles.

phylogénétiquement les lignées paternelles (de Knijff *et al.*, 1997; Hammer *et al.*, 2000; Jobling *et al.*, 1998; Karafet *et al.*, 2008; Underhill *et al.*, 1997). Les microsatellites servent à définir les variations au sein de ces lignées ou haplogroupes.

VI.2.1.4. Des haplotypes aux haplogroupes

L'ensemble des mutations transmises en bloc à la génération suivante correspond à l'haplotype. Les haplotypes sont génétiquement proches, présents sur des sites polymorphes d'une même région du génome. Des SNP de la région hypervariable 1 (HV1) de l'ADNmt par exemple, ou les nombres de séquences répétées du chromosome Y (STR du chromosome Y) hérités « en bloc » forment des haplotypes HV1 et STR du Y. C'est le caractère aléatoire de l'apparition des variations dans ces différents sites polymorphes, néanmoins maintenus par des taux de mutations par site, qui permettra ensuite d'observer les différences entre les haplotypes. Les haplotypes mitochondriaux permettront de tracer les lignées féminines à l'échelle d'une population, et les migrations ainsi que les flux géniques entre différentes populations éloignées géographiquement. A un échelon plus étendu qu'une population, les différenciations entre les haplotypes peuvent être importantes, voire trop importantes qu'il n'est plus si aisé de retracer et relier les lignées. Néanmoins, des haplotypes dérivant d'une même séquence ancestrale auront des mutations en commun qui les réassocient phylogénétiquement dans une même lignée maternelle : ce qui définit l'haplogroupe. Les mutations plus « stables » dans la région codante de l'ADNmt permettent de redéfinir les contextes phylogénétiques. Nombre de ces mutations sont d'ailleurs des mutations « diagnostique » permettant l'affiliation d'une séquence à un haplogroupe donné.

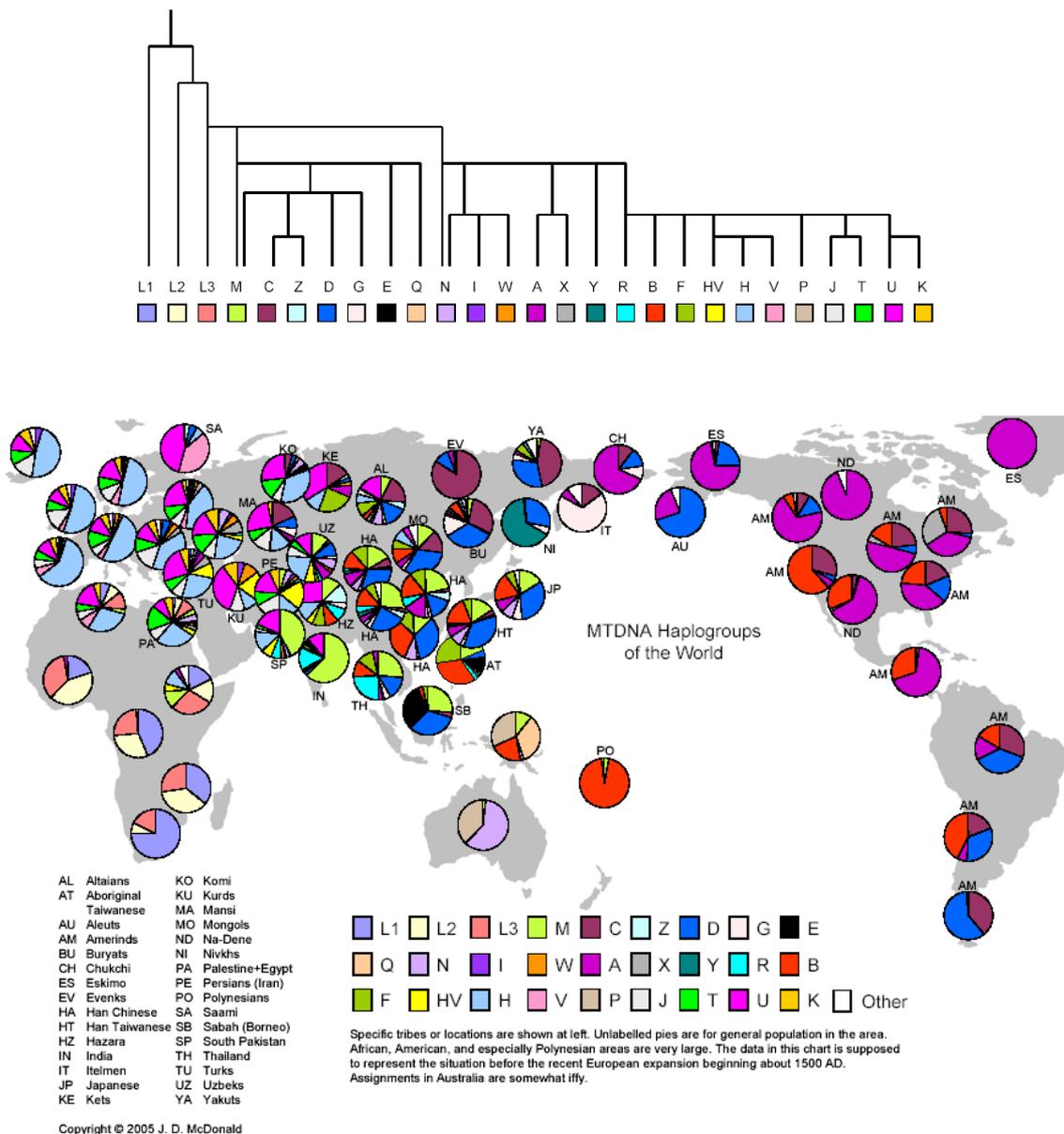


Figure 24 : Arbre phylogénétique des haplogroupes mitochondriaux et leur distribution (Mc Donald, 2005) <http://www.scs.uiuc.edu/~mcdonald/WorldHaplogroupsMaps.pdf>

Pour le chromosome Y, l'association des haplotypes à un haplogroupe est assez différent par le fait que les haplotypes sont définis par les STR du chromosome Y (STR Y). Cependant, le taux de mutation des STR sont tellement important, qu'il y a un si grand nombre d'haplotype au sein d'un même haplogroupe du chromosome Y. M. Kayser définit un taux de mutation de $2.8 \cdot 10^{-3}$ sur l'observation des mutations survenues entre des paires de père et fils ont été largement publiés (Kayser *et al.*, 2000). Le regroupement des haplotypes à un haplogroupe donné peut être évalué sur certains sites internet bien

que les résultats proposés soit des probabilités d'affiliation. Les haplogroupes Y sont en fait définis par la présence successive de plusieurs SNP qui vont définir une lignée paternelle. Le taux de mutation des SNP du chromosome Y est en effet plus faible que celui des STR. Ces SNP sont en quelque sorte l'équivalent paternel des SNP de l'ADNmt, et permettent de tracer les mouvements de populations (Jobling *et al.*, 2004). D'importantes avancées sur le typage des SNP présents dans le NRY ont ainsi permis de définir les haplogroupes mondiaux du chromosome Y (de Knijff *et al.*, 1997; Hammer *et al.*, 2000; Jobling *et al.*, 1998; Karafet *et al.*, 2008; Underhill *et al.*, 1997)

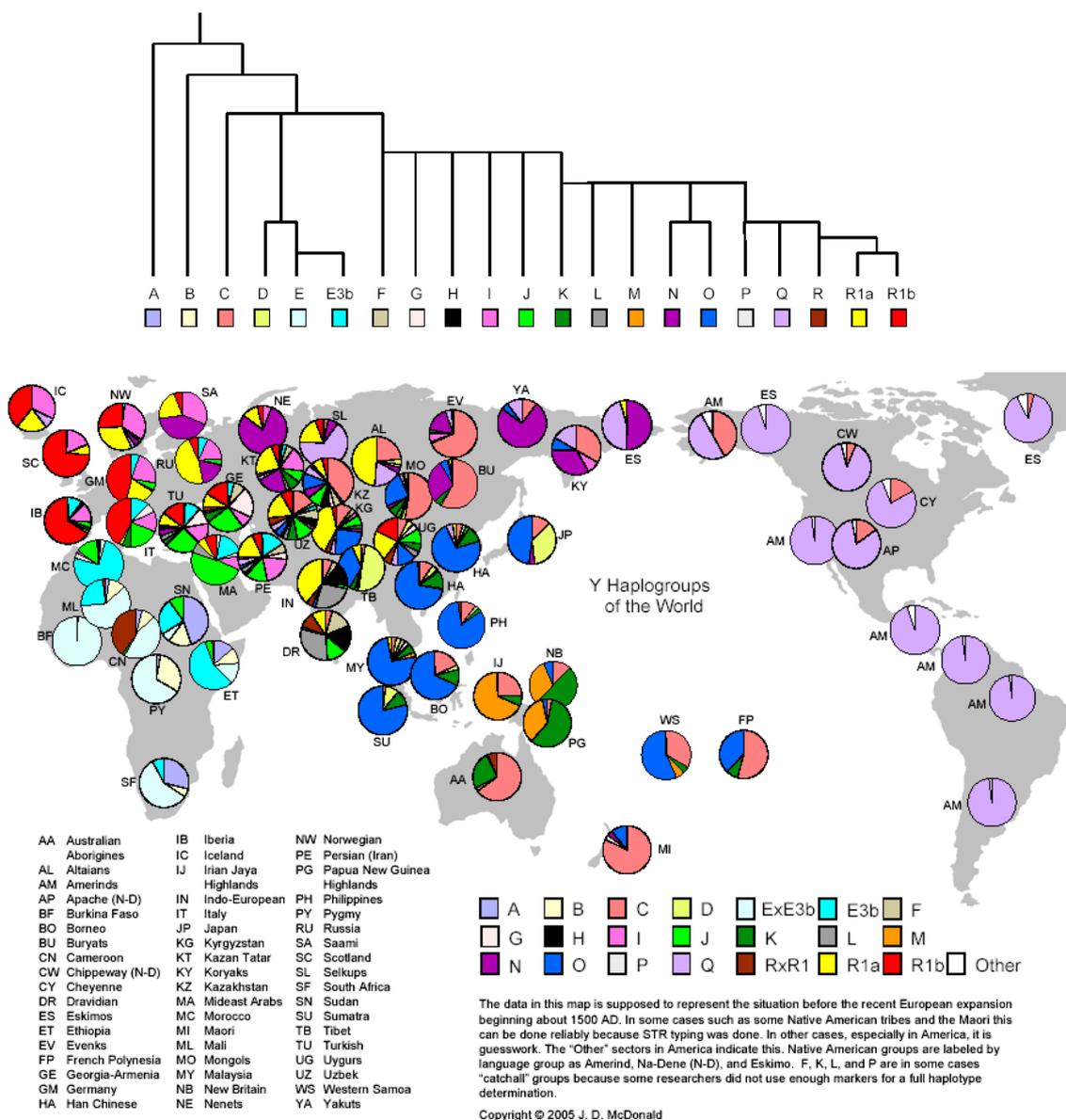


Figure 25: Schéma simplifié de la phylogénie des haplogroupes du chromosome Y et leur distribution (Mc Donald, 2005) <http://www.scs.uiuc.edu/~mcdonald/WorldHaplogroupsMaps.pdf>

Les lettres de l'alphabet ont été choisies pour définir les haplogroupes et affinés pour chaque sous branche par des chiffres également : exemple B4a, haplogroupe de l'ADNmt ; un autre exemple O1a2 qui est un haplogroupe du chromosome Y définit par un marqueur M110 sera aussi noté O-M110. La répartition des haplogroupes est orientée géographiquement comme nous l'indique la carte ci-dessous. Il en existe même des continents, régions voire populations spécifiques : par exemple l'haplogroupe B4a1a1a auquel on a attribué le nom du « **motif Polynésien** » par le fait qu'il est extrêmement fréquent jusqu'à atteindre des fréquences de plus de 90% chez les Populations polynésiennes du Pacifique.

Les définitions des haplogroupes sont réalisées à partir de séquence de référence : rCRS (Revised Cambridge Reference Sequence) pour l'ADNmt par exemple. Il s'agit en fait de la première séquence complète d'ADNmt publiées par Anderson (1981) (cf. site mitomap. <http://mitomap.org/MITOMAP/HumanMitoSeq>)

Des marqueurs moléculaires à l'approche déductive de l'histoire des lignées : Ainsi, l'on distingue parmi ces marqueurs courants, les marqueurs à transmission biparentale et les marqueurs à transmission uniparentale. Leur mode de transmission est un élément premier, pris en compte selon la problématique de recherche en anthropologie génétique. En effet, d'un côté les marqueurs à transmission biparentale sont portés par les chromosomes autosomaux et sont transmis, à chaque génération, après recombinaison de 50% du père et 50% de la mère. Ces marqueurs permettant de ce fait d'avoir une vue globale de la population (Crubézy *et al.*, 2008). Les STR autosomaux par ailleurs, par leur taux de mutation élevé seront beaucoup plus informatifs sur l'impact des organisations sociales et stratégies d'alliances dans une population donnée. Ils seront alors plus judicieusement utilisés lorsqu'on s'intéresse à de petites populations isolées, mais qui vivent à proximité (anciennement ou actuellement) d'autres populations, avec lesquelles des échanges de conjoints basés sur des règles de mariages particulières se sont opérés. Les histoires démographiques des différentes lignées peuvent ici être évaluées de façon indépendante (cf. ex. (Segurel *et al.*, 2008). D'un autre côté, les marqueurs à transmission

uniparentale tels ceux de l'ADNmt et ceux du chromosome Y seront utiles sur les histoires démographiques globales mais sans pouvoir prendre suffisamment en compte les mobilités des lignées et ainsi d'avoir des « schémas indépendantes sexe-spécifique » des histoires démographiques. Ainsi, ces marqueurs uniparentaux sont beaucoup plus importants à l'échelle de population pour laquelle on se pose la question large des histoires de peuplement, des origines géographique des populations potentiellement ancestrales et ainsi de la composition ou ce que l'on appelle taux de métissage de la population.

VI.3. De l'extraction de l'ADN à la détection des polymorphismes

VI.3.1. L'extraction de l'ADN

VI.3.1.1 L'extraction de l'ADN à partir de cellules buccales

Le protocole d'extraction est le protocole de référence au Phénol/chloroforme. Ce processus consiste à extraire l'ADN pur en éliminant les protéines contenues dans le prélèvement biologique. Les protéines seront digérées, et le lysat est lavé afin d'éliminer toute « impureté » (restes de protéines).

La partie contenant le prélèvement de cellules buccales (brosse) est coupée et récupérée dans un tube contenant un tampon d'extraction (vol 400µl) (EDTA 5 mM, SDS 2%, Tris HCl 10 mM pH 7,5 et acétate de sodium 0,3M). On y ajoute un volume de 10µl de protéinase K (20µg/ml) qui est incubé pendant 1 à 2h sous agitations. Le tampon d'extraction est ensuite récupéré et déposé dans un tube phase *lock gel* afin d'en récupérer plus tard la phase aqueuse. Le processus d'extraction est réalisé en ajoutant 400µl de phénol/chloroforme/ alcool isoamylique. A la phase aqueuse que l'on récupère dans un nouveau tube, on ajoute 500µl de solution binding ainsi que 60µl de résine. Cette étape fixera l'ADN sur la résine. Cette solution est déposée sur une colonne du Kit Cleanmix™ (Talent) pour la phase de la purification. Sur la phase aqueuse sont ajoutées 550 µl de "Binding Solution" et 60 µl de résine. L'ensemble est déposé sur une colonne à filtre et centrifugé 1 min à 8000 rpm. Un volume de 500 µl de solution de lavage est ajouté sur la

colonne et centrifugé 1 min à 8000 g. Après purification, on récupère l'extrait d'ADN en déposant 30 à 50µl d'eau distillée préalablement chauffée à 75°C. Cette dernière phase remet l'ADN en suspension. L'extrait est ensuite conservé à 4°C ou à -20°C

VI.3.1.2 Extraction de l'ADN à partir du sang total

Du sang prélevé dans les tubes EDTA est récupéré le plasma. Sur les culots globulaires (*buffy coat* et globules rouges) on procède à la lyse des globules rouges et des globules blancs. Puis les culots sont congelés à -80°C. Par la suite, sur ces culots seront déposés 12ml de SLR (solution de lyse des globules rouges), puis ils seront centrifugés pendant au moins 20 min. l'opération de lavage peut être répétée jusqu'à l'obtention de culot clair. Après le dernier lavage, on ajoute le culot 0,5ml de SLR ainsi que 4,5ml de SLB (Solution de lyse des globules blancs) et 500µl de protéinase K. Le tout est incubé pendant une nuit à 50°C. La procédure d'extraction au phénol/chloroforme/alcool isoamylique peut être entamée. 6ml de solution de phénol est ajouté dans le tube. Le mélange laiteux obtenu sera centrifugé à 4500 rpm. La phase supérieure est ensuite récupérée dans un tube séparateur de phase *Lock gel*. On ajoute à nouveau 6ml de solution de phénol/chloroforme/ alcool isoamylique, puis le tube est centrifugé à 4000 rpm. La phase supérieure est récupérée dans un tube de 50ml à laquelle on ajoute 2,5 volume d'éthanol absolu (conservé à -25°C) ainsi que 2ml d'acétate d'ammonium 10X. La tube est retournée plusieurs fois jusqu'à obtenir une précipitation (méduse d'ADN). Le tube est conservé à -25°C pendant une nuit. Enfin, durant le processus de lavage, le tube est d'abord centrifugé à 4000 rpm de manière à obtenir le culot contenant l'extrait. Ensuite, ce culot est lavé à l'éthanol à 70%, centrifugé pendant 30 mn à 4000 rpm et séché. Une fois le culot séché, on élue l'extrait dans une solution tampon (300 à 500µl).

VI.3.2. Quantification de l'ADN

La quantité d'ADN est ensuite calculée par spectrophotométrie en mesurant 260nm et 280nm de densité optique (DO), dilution 1/30^e de l'un volume extrait. Le rapport DO 260nm/DO 280nm doit être compris entre 1,7 et 2, témoignant de l'absence de contamination par les protéines.

VI.3.3. Détection des polymorphismes de l'ADN mitochondrial

La séquence recherchée étant connue, cette étape d'amplification consistera à multiplier des copies identiques, de manière exponentielle la séquence cible. C'est la méthode d'amplification en chaîne par polymérase ou PCR (Polymerase chain reaction) qui va permettre de générer un nombre de fragment considérable, facilement détectable par des sondes.

Cette étape repose donc sur la capacité (cf. *supra*) de la polymérase à synthétiser le brin complémentaire d'un ADN en se servant de la matrice. Ce processus sera initié grâce à un fragment d'oligonucléotides complémentaire au brin matrice, et servant ainsi d'amorce de l'élongation par la polymérase, jusqu'à la synthèse de l'ADN double brin. (Schéma avec commentaire)

(i) Dénaturation thermique. Séparer par la chaleur les deux brins d'ADN en rompant les liaisons hydrogènes. L'ADN double brin est chauffé à une température élevée de l'ordre de 95°C.

(ii) Hybridation des amorces. Le milieu réactionnel contient des amorces, chacune complémentaires des deux brins, et entourant la région de la séquence à amplifier. Le milieu est amené à une température inférieure au T_m des amorces⁶⁷. Les amorces en large excès vont s'hybrider à tout ADN simple brin comprenant la séquence complémentaire.

⁶⁷ T_m : melting temperature. La température de fusion est fonction de la séquence et est de l'ordre de 50 à 65°C

(iii) Extension d'amorce. Une ADN polymérase allonge les amorces en y incorporant les désoxyribonucléiques complémentaires de la séquence matrice auquel elle est hybridée.

A la fin de ce premier cycle, deux copies de la séquence cible seront obtenues.

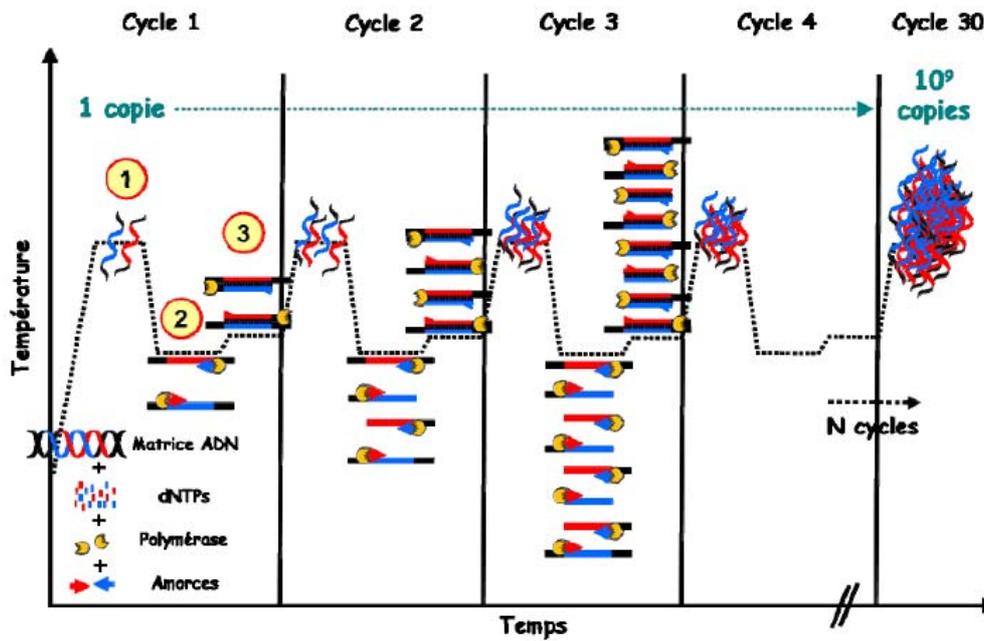


Figure 26: Schéma d'une Réaction de Polymérase en chaîne (PCR).

Source :Ecole Doctorale Sciences de la Vie et Santé ULP **Opération OpenLAB** <http://www-ed-sdvs.u-strasbg.fr/openlab//PCR>

VI.3.3.1. Les régions HV1 et HV2

Pour les deux régions d'intérêt HV1 et HV2, l'amplification se fait en une fois avec les amorces L15973 (5'-AACTCCACCATTAGCACCCA-3') et H296 (5'-TC TGTAGTATTGTTTT TAAAGG-3'). Le volume réactionnel pour l'amplification comprend ainsi les éléments indispensables à l'amplification : les précurseurs trinuéclotidiques, (dATP, dCTP, dGTP, dTTP); le cation Mg²⁺ indispensable au bon fonctionnement de l'enzyme et à l'incorporation des précurseurs, l'ADN polymérase, et ensuite les amorces qui entourent les la région qui nous intéresse (ou primers). L'extrait d'ADN à amplifier est ajouté à ce milieu réactionnel, lequel processus sera réalisée dans un thermocycleur T3™ (Biometra®) avec un programme d'amplification spécifique.

Ainsi, la réaction d'amplification comprend dans un volume réactionnel final de 50µl pour chaque tube: 1µl d'ADN, 6µl de MgCl₂ (25mM) Gold, 10(mM) de 1µl de chaque dNTP (10mM) (dATP, dTTP, dCTP et dGTP), 1µl de chaque amorce (10µM) (Primer F15973 et R296) , 0,5U de Taq HotGoldstar (Applied Biosystem), un tampon AmpliTap Gold 1X (Applied Biosystem) , et un volume d'H₂OmQ. La préparation du volume réactionnel doit tenir compte d'un blanc (un témoin négatif sans ADN) afin de s'assurer de l'absence de contamination. La PCR a été effectuée dans un thermocycleur T3 (Biometra®), selon les paramètres d'amplification spécifiés pour cette séquence :

Les paramètres d'amplification suivants : 10 min de dénaturation à 94°C suivie par 35 cycles, consistant pour chaque cycle à une dénaturation (1 min à 95°C), d'hybridation (1min sec à 58°C) , et l'élongation (1min 30sec à 72°C) suivie d'une dernière période d'élongation qui amplifie toutes les séquences amorcées (5min à 72°C). À la fin des cycles, les produits d'amplifications seront maintenus dans une température de 4°C.

Une électrophorèse sur gel d'agarose est ensuite réalisée afin de vérifier la taille des fragments amplifiés : gel d'agarose à 2% (2g d'agarose diluée dans 100ml de TBE 0,5X (Tris base 5.4g ; 2.75 d'acide borique et 0.415 EDTA) et 6µl de BET (bromure d'éthidium) afin de révéler les fragments sous une lampe UV. 10µl de produit de PDC sera ensuite mélangé au « bleu de charge » (Loading dye 6X). Un puits est destiné au marqueur de taille de 100 pb (Gene Ruler 100pb, dilué au 1/6), qui de son nom permettra de vérifier la taille des fragments amplifiés. La migration s'effectue à 140 V pendant environ 40 min. Après la migration, le gel est exposé sous une lampe UV. Le BET du gel d'agarose révèle ainsi les fragments. C'est le moment de (i) vérifier la taille des fragments, (ii) de vérifier si le blanc ne contiendrait pas de l'ADN amplifié, auquel cas, il y a eu contamination. (iii) et enfin d'estimer la quantité d'ADN amplifiée. Les quantités trop ou peu importante seront diluées ou concentrées afin d'obtenir la concentration optimale de 8ng/µl pour l'étape de l'incorporation des didésoxynucléotides fluorescents par PCR Big Dye; (iii) et enfin c'est aussi le moment de vérifier si le blanc ne contiendrait pas de l'ADN amplifié, auquel cas, il y a eu contamination.

L'étape suivante consiste à la purification sur colonne Qiagen du kit « QIAquick PCR Purification Protocol ». La purification permet d'éliminer les sels, les amorces et les dNTPs présents dans les 40 µl d'ADN amplifié. On ne récupère alors que des ADN « propres ». Ainsi, au produit de PCR, on ajoute 200µl de buffer PB, le mélange homogénéisé sera déposé dans une colonne et centrifugé pendant 1min à 13000 rpm. Le même procédé est renouvelé avec 759µl de Buffer PE. Séché, lavé, le culot d'ADN propre obtenu est élué dans 40µl de tampon TE 1X. On laissera 1min pour la resuspension de l'ADN à température ambiante, une dernière centrifugation afin de récupérer l'ADN dans un nouveau tube. L'ADN « propre » peut être ainsi placé à 4°C jusqu'à la prochaine étape.

Par la suite, on procède à la préparation au séquençage. Cette étape repose sur une adaptation de la méthode enzymatique de Sanger. En plus des désoxynucléotides (dNTPs) nécessaires à la synthèse du brin d'ADN, on utilise des didésoxynucléotides, qui est un dNTP dont le groupement OH a été remplacé par un groupement H, entraînant l'arrêt de la synthèse de l'ADN. La taq polymérase du milieu réactionnel ajoute ainsi au hasard des dNTPs ou des ddNTPs complémentaire du brin fragment d'ADN à séquencer. La synthèse est arrêtée à chaque fois que qu'un ddNTP est incorporé. Au bout d'une vingtaine de cycle d'amplification, on obtient de nombreuses copies de toutes les tailles possibles terminées par un didésoxynucléotide. Chaque ddNTP BigDye porte simultanément son fluorophore de couleur et le fluorophore FAM, amplificateur d'énergie. Après excitation par le laser, ces molécules hautement fluorescentes émettent de la lumière qui est captée par la caméra présente dans le séquenceur. A chaque base du ddNTP (A, T, G, C) est associée une longueur d'onde différente qui se retrouve symboliquement sur le chromatogramme sous forme de rouge pour T, noir pour G, bleu pour C, vert pour A. L'analyse des séquences est réalisée sur le séquenceur automatique ABI 3730 (48 capillaires) du Génopole de Toulouse⁶⁸.

- Réaction de PCR : dans un volume total de 10µl, la réaction contient le produit d'amplification (2µl), une Taq polymérase, 2µl d'amorce (sens Forward 5' ou Reverse 3',

⁶⁸ <http://genopole-toulouse.prd.fr/>.

séparé chacun dans un tube), des dNTPs , des ddNTPs marqués de signal fluorescent (kit Big Dye™ Terminator Reaction Mix), 3µl d'H₂O mQ, 2µl le tampon Big Dye 5X.

Les séquences sont ensuite analysées avec le logiciel Sequencing Analysis v5.3, puis alignées par rapport à la séquence de référence de Cambridge, avec le logiciel BioEdit, afin d'identifier les polymorphismes de chaque séquence.

VI.3.3.2. La région codante : finalisation de l'affiliation des haplogroupes

Les polymorphismes notés, les haplotypes de chaque sujet ainsi obtenu, avec en général la majorité des haplogroupes déterminés (souvent par comparaison avec la bibliographie référencée sur NCBI, ainsi que les bases de données disponibles en ligne⁶⁹), l'étape suivante consiste chercher dans la région codante de l'ADNmt les mutations diagnostiques dans la région codante. Cette étape aide ainsi à clarifier l'assignation des haplogroupes, mais souvent, d'autres mutations diagnostiques situées dans la région codante sont nécessaires pour préciser les haplogroupes. Cette étape est réalisée par PCR-RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism), la technique de polymorphisme de longueur des fragments de restriction, qui permet de mettre en évidence une mutation lorsque celle-ci crée ou non un site de restriction pour une enzyme donnée (Ameziane, 2005). C'est donc une mutation ponctuelle que l'on recherche dont la présence ou l'absence traduit la création ou la suppression d'un site de restriction pour un enzyme donné. De façon pratique, on réalise ainsi une amplification de la région d'intérêt avec les amorces spécifiques, et la digestion des produits amplifiés se fait par un enzyme de restriction approprié précédemment défini. Certains logiciels comme NebCutter V2.0⁷⁰ nous ont par exemple permis de chercher les sites de restriction et d'identifier les enzymes appropriés.

⁶⁹Certains logiciels programmes sont disponibles pour la recherche de concordance d'haplotype. <http://mtmanager.yonsei.ac.kr/> , <http://homes.esat.kuleuven.be/~bioiuser/haploseq/> , <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/> .

⁷⁰ <http://tools.neb.com/NEBcutter2/index.php>

La migration des produits de digestion sur gel d'agarose incorporé de BET permet ensuite de visualiser les tailles des fragments digérés et de déterminer l'état du site.

Le PCR RFLP : le milieu réactionnel de volume final 25µl contient un tampon (10X), les dNTP 10mM (0,5µl), les amorces 10µM (0,2(µl), la Taq polymérase (Econotaq 5U/µl) 1,25U, et ensuite de l'H₂OmQ. Les paramètres d'amplification comprennent une première étape de dénaturation pendant 1min à 95°C, et 35 cycles variables selon les caractéristiques des amorces avec par exemple pour un couple d'amorces spécifiques, une étape de dénaturation (95°C pendant 50s), d'hybridation des amorces (56°C pendant 50s), une étape d'élongation (72° pendant 50s), et un cycle d'élongation finale (72°C à 50s). Une fois confirmé les fragments attendus amplifiés par migration sur gel d'agarose, on procède à la digestion enzymatique. Le milieu réactionnel comprend le produits de PCR, un enzyme (5U) avec un tampon 1X qui lui est approprié (Biolabs) ainsi que de l'H₂OmQ. La réaction est incubée à 37°C pendant 1h30 environ, une température et un temps variable selon les caractéristiques de l'enzyme. A la fin de la digestion, les produits seront déposés sur un gel d'agarose (1 à 3% selon les tailles des fragments attendus), incorporé de BET. La migration s'effectue à 140 V pendant environ 40 min. Les fragments sont ensuite révélés sous une lampe UV.

Les statuts phylogénétiques des haplogroupes ont ainsi été clarifiés par la technique PCR RFLP ainsi que les sites de restriction associés suivant ont ainsi été recherché : L3 (-10 871 MnlII), L1,L2 (+ 3592 Hpa I) ; L1b (+2349 Mbo I) L3b () ; L2a (+ 13803 Hae III) , M (+10 397 AluI; +10 394 DdeI), N (-10 397AluI; -10 394 DdeI), M7 (+9824 HinfI), E (-7598 HhaI), E1 (+ 10834 Mse I) F (-10 306BspM1), et F3 (+10 319 Tsp509I), B4a1a (+6719 NlaIII). Par ailleurs, l'haplogroupe B est déterminé par la présence de la délétion de 9pb dans la région V déterminé par l'amplification de 120pb, en utilisant les amorces L8196 and H8297 publiées par Handt (1996) ; l'haplogroup M7c3c est déterminé par séquençage direct de la région entourant le SNP diagnostique A3606G ; L'haplogroupe L4b2 a été déterminé par séquençage direct pour déterminer le SNP 13470G.

VI.3.4. La détection des polymorphismes de répétition

L'analyse des polymorphismes de répétition du chromosome Y (STR Y) a été réalisée au sein de l'Institut de Médecine légale de Strasbourg. Les amplifications ont été réalisées avec le kit commercial AmpF ℓ STR $^{\circledR}$ Yfiler $^{\text{TM}}$ (Applied Biosystems) suivant les instructions fournis par le Kit. Ce Kit permet l'amplification simultanée de 17 loci (DYS19, DYS389I, DYS389II, DYS390, DYS391, DYS392, DYS393, DYS385, DYS437, DYS438, DYS439, DYS448, DYS456, DYS458, DYS635 and GATA H4). La réaction comprend, 4,6 μ l de réaction Mix du kit, 2,5 μ l de mix des amorces, 0,4 μ l de Taq gold, de 5 μ l d'H $_2$ O qsp et environ 5 μ l d'ADN (0.5 à 1 ng). La PCR est réalisée sur le Thermocycleur Biometra T3. Le PCR est réalisé selon les paramètres 11min d'activation de l'enzyme à 95°C ; 34 cycles comprenant une dénaturation pendant 1min à 94°C, une d'hybridation pendant 1 min à 61°C, une première élongation de 1min à 72°C et enfin 80min d'extension finale à 80°C. L'électrophorèse est réalisée par ABI PRISM 3100 Genetic Analyzer (Applied Biosystems) et l'analyse des fragments par le logiciel Genemapper ID V3.2.1 (Applied Biosystems).

VI.3.5. Les SNP du chromosome Y

39 SNP du chromosome Y ont été sélectionnés à partir des publications afin de déterminer les haplogroupes dans les populations étudiées. Pour cela un total de 39 SNP ont été choisis sur la base de la probabilité de leur rencontre dans les populations malgaches, et en fonction des données précédemment publiées (Brion, 2005 ; Hurles 2005). Les marqueurs SNP M22 ; SRY 10831a ; P25 ; 92R7 ; M173 ; Tat ; M70 ; M213 ; M9 ; SRY 10831b ont été typés selon le protocole publié par M. Brion (2005) ; M175 ; M122 ; M50 ; P3 ; M101 ; M134 ; M119 ; SRY465 ; 47Z G ; M88 ; M95 ; M123 ; M34 ; M41 ; M33 ; M44 ; M75 ; M54 ; M2 ; P2 ; M91 et M60 choisis dans la publication de M. Hurles (2005) mais typés avec un nouveau protocole ainsi qu'une sélection de marqueur SNP RPS4Y $_{711}$; M38 ; M208 ; P33 ; YAP (cette étude). (Les listes des amorces : Annexe IV p37).

Avec un tel nombre important de SNP, quelques PCR multiplexe ont été développées. Il s'agit de créer des réactions et paramètres de PCR permettant des amplifications simultanées de nombreux SNP. Le typage des SNP est réalisé par le système de miniséquençage avec le kit commercial SNAPSHOT Multiplex™ (Applied Biosystem). La conception des différents multiplexes ainsi que le miniséquençage ont été réalisés suivant les conditions proposées par de précédentes méthodes publiées par M Brion (2005).

Le principe du PCR multiplex consiste à amplifier simultanément plusieurs séquences cibles dans un même tube d'amplification, en ayant la même amplification que celle obtenue avec un seul couple d'amorces. De ce fait, chaque produit d'amplification doit avoir des tailles différentes afin de pouvoir les distinguer sur le gel d'agarose. Par ailleurs, le PCR multiplexe étant un peu plus difficile qu'une PCR simple, certaines précautions concernant les amorces ainsi que les paramètres doivent être prises afin d'optimiser la PCR. Concernant les amorces afin d'éviter les fragments parasites (i) la température de fusion (T_m Melting Temperature) doit être légèrement différentes, (ii) il ne doit pas y avoir de complémentarité entre les amorces (iii) les séquences répétitives doivent être évitées, et éviter les séquences riches en GC (proche de 50%) (iv) chaque amorce doit être de même taille (entre 20 et 25 nucléotides). D'autres paramètres également du milieu réactionnel comme (i) la concentration du $MgCl_2$, les dNTP devraient être optimisées ; (ii) la température d'hybridation doit être généralement allongée ; (iii) 30 cycles suffisent généralement (Ameziane, 2005).

VI.3.5.1. Les choix des amorces

La réussite de la PCR passe ainsi par plusieurs étapes, notamment le choix des amorces. Elles sont « dessinées » à partir de la base de données de Genbank⁷¹. Les amorces déjà publiées pour les SNP cibles servent de référence pour cerner la région d'intérêt, dans notre cas, il s'agit des publications de M. Brion (2005), de M. Hurles (2005) ainsi que Murray Cox (2004). La commande Blast de la base de données de Genbank nous permet ainsi de retrouver les régions des SNP, et de choisir nos propres couples d'amorces si l'on estime notre choix optimal. Pour concevoir les amorces, (i) la température de fusion pour chaque est entre 59 et 61°C, (ii) elles permettent d'amplifier des amplicons de 90 à 500pb, et enfin (iii) les éventuels structures secondaires ont été vérifiés avec le logiciel en accès libre Oligo analyzer 1.0.2. Les couples d'amorces utilisés pour cette étude sont en Annexe IV p37.

VI.3.5.2. Vérification de la spécificité et de la sensibilité des amorces

Les différents couples d'amorces sont par la suite testés, d'abord indépendamment par PCR simple afin de vérifier si la taille de chaque amplicon obtenu correspond à celle attendue. Une fois l'amplicon obtenu « propre » (vérification sur gel d'agarose), ce qui signifie que l'on n'a pas de « bandes parasites » résultant d'amplification non spécifique et de non sensibilité de l'amplicon, on procède à la conception du PCR multiplexe.

Pour le PCR de vérification de chaque amorce, le volume réactionnel comprend dans un volume final de 25µl, un tampon Buffer Gold 10X (2.5µl), MgCl₂ 25mM (2µl), les dNTP 10mM (0,75µl), les amorces 20µM (0.5X2) et enfin 1.5 d'extrait d'ADN de concentration 5ng/µl. Pour chaque PCR, les paramètres de PCR *touchdown* ont été réalisés. Cette PCR a pour but d'optimiser l'hybridation en évitant les hybridations non spécifiques. Elle

⁷¹ <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/>

consiste à démarrer la PCR à une température d'hybridation supérieure à celle calculée, puis de diminuer séquentiellement après un certain nombre de cycles la température d'hybridation pour l'amener à la température inférieure à la T_m des amorces (Ameziane, 2005). De cette manière, les amorces s'hybrident préférentiellement sur la région cible de l'ADN. Le PCR *touchdown* pour les couples d'amorces est ainsi réalisé dans les paramètres représentés par l'exemple qui suit montrant une hybridation initiale à 62°C (quelques degrés au dessus du T_m calculé avec un maximum de 10°C), la température diminue de 1°C/cycle jusqu'à atteindre le T_m de 55°C, l'hybridation étant poursuivie à la température de 55°C pendant 31 cycles: (i) une première dénaturation initiale à 95°C pendant 10 min, suivie de 7 cycles comprenant dénaturation pendant 30s à 94°C, une hybridation à 67°C pendant 30s avec une baisse de 1°C par cycle jusqu'à atteindre 55°C au 7^e cycle, puis élongation 70°C pendant 60s. Après cela, l'hybridation est poursuivie pendant 31 cycles comprenant une dénaturation à 94°C pendant 30s, hybridation à 55°C pendant 30s, élongation à 70°C pendant 30s suivit d'une élongation finale à 65°C pendant 15 min. Sur le gel d'électrophorèse post-PCR, si des parasites apparaissent, on réajuste les conditions de PCR ainsi que les concentrations du volume réactionnel. Si toutefois cela n'est pas efficace, on peut redessiner les amorces.

VI.3.5.3. La PCR multiplexe

Lorsque les amorces sont jugés efficaces, on procède au multiplexage en amplifiant simultanément les différentes régions entourant nos SNP d'intérêt. Les conditions de PCR sont les suivantes : dans un volume réactionnel de 12,5µl final, un tampon Buffer 10X, MgCl₂ 25mM, dNTP 10mM, TaqGold 0.5U, H₂O mQ et l'extrait d'ADN 5ng/µl. La liste des amorces avec les concentrations finales sont données en annexe. Le même programme PCR *touchdown* est réalisé avec les conditions variables selon demandées par les combinaisons des amorces. Ces conditions sont dépendant ainsi des T_m théorique des *pools* d'amorces.

Une étape de purification est réalisée sur les produits PCR, ce qui consiste à éliminer les amorces ainsi que les dNTPs. Sur 1µl du produit d'amplification, on dépose directement 0,5µl d'Exo-SAP (Amersham) qui est un mélange de deux enzymes qui sont la l'Exonuclease qui dégrade les nucléotides des restes d'amorces et de brin d'ADN, et la phosphatase alcaline de crevette (*Pandalus borealis*) qui hydrolysent le reste de dNTP.

Le typage des produits d'amplification par extension d'amorce ou miniséquénçage : le principe de cette technique repose sur l'utilisation de didésoxynucléotides ddNTP marqués par des fluorochromes. Les séquences d'ADN cibles sont d'abord amplifiées, puis subissent une dénaturation donnant ainsi de l'ADN simple brin. Les amorces spécifiques vont s'hybrider de façon adjacente du polymorphisme à détecter, puis une ADN polymérase va incorporer le ddNTP complémentaire du nucléotide potentiellement muté, ce qui permet aussitôt l'arrêt de l'extension. D'où le nom de miniséquénçage car seulement un nucléotide est séquencé. La nature du signal émis par ce fluorochrome indique donc la nature du Nucléotide (normal ou muté) au site s'intérêt. (Schéma)

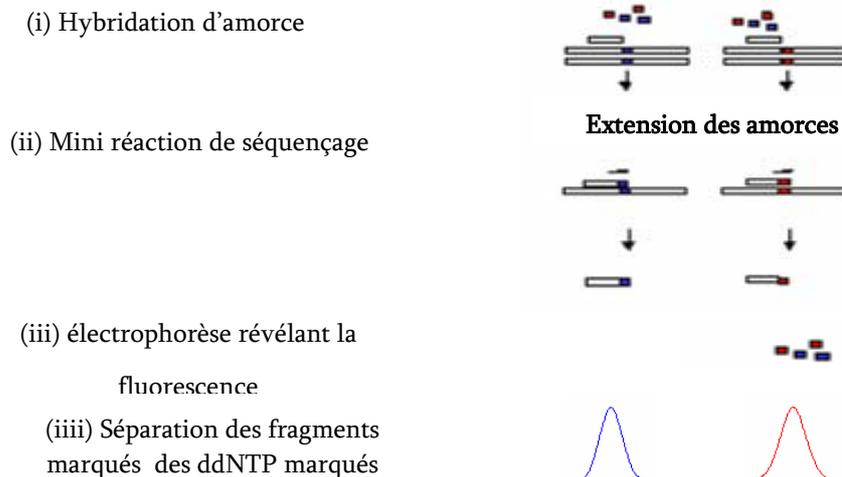


Figure 27 : Schéma simplifié d'un miniséquénçage

Pour ce faire, de la même manière que la première étape de conception d'amorces entourant le SNP d'intérêt, nous dessinons des amorces SBE (Single Base extension) en nous basant sur les mêmes précautions nécessaires pour une sensibilité et spécificité optimale. (La liste des amorces ainsi que concentrations initiales sont listées en Annexe V p38).

Un PCR SBE pour chaque amorce SBE afin de vérifier leur taille et leur spécificité et le SNP séquencé. Parallèlement, on réalise un PCR SBE en multiplexe avec le produit multiplexe du produit de PCR multiplexe des séquences entourant le SNP. On procède ensuite à la lecture de l'électrophorégramme pour valider les résultats et adapter la lecture du multiplexe des polymorphismes.

La détection des mutations par la technologie SBE a été réalisée avec le kit commercial SNaPshot Multiplex (Applied Biosystem). PCR SBE simple est réalisé dans un volume final de 5µl comprenant 1,5µl de produit purifiés du PCR multiplexe et 0,2µl de kit SNaPshot multiplex. La liste des oligonucléotides SBE ainsi que les différentes concentrations est donnée en Annexe V p38. Les paramètres du PCR sont consistés à 25 cycles de hybridation à 96°C pendant 10s, une hybridation à 50°C pendant 5s, et une élongation à 60°C pendant 30s.

Une phase de purification des produits d'extension est ensuite réalisée avec l'enzyme SAP (1µl) éliminant le reste de ddNTPs sous incubation pendant 1h à 37°C et 15min à 85°C pour inactiver l'enzyme.

VI.3.5.4. Analyse des produits amplifiés

Afin de préparer les produits amplifiés pour l'électrophorèse capillaire, 2µl de produits SNaPshot sont déposés sur 10µl de Hi-Di™ Formamide ainsi que 0,3µl de GenScan-Liz 120. Ce mélange subit rapidement une dénaturation à 95°C pendant 5 min. Jusqu'au chargement des échantillons sur le séquenceur automatique, ils sont stockés à froid à 4°C. Les échantillons sont analysés avec le séquenceur automatique ABI 3730 Matrice DS-02

du Genopole de Toulouse⁷². Le polymère utilisé est le POP-4 se conformant à la recommandation du fabricant avec un temps d'injection et de voltage 60s et de 2kV, une durée de 1000s et un voltage de 15kV.

Les polymorphismes d'insertion et de délétion de séquence Alu, appelée YAP (Y Alu polymorphsim), ont pour finir été analysés selon les conditions précédemment publiées par Hammer (1994). Dans volume final de 12 μ l, la réaction de PCR simple est réalisé à partir de Tampon 10X, Taq Econo Taq, dNTP 10mM (0,25 μ l), les amorces 10 μ M 5' CAGGGGAAGATAAAGAAATA et 3' ACTGCTAAAAGGGGATGGAT de 0.25 μ l, H2O mQ, 0.5 μ l d'extrait d'ADN. Les conditions d'amplifications sont des conditions de PCR simple décrit précédemment. Les bandes sont par la suite vérifiées sur gel d'agarose 2% avec un marqueur 100pb.

VI.4. Le traitement des données

VI.4.1. Structure génétique

Les différentes indices de structure génétique des populations sont analysées avec le logiciel Arlequin 3.11 (Excoffier *et al.*, 2005). Il s'agit de l'analyse de variance moléculaire (AMOVA), les indices statistiques de fixation F de Wright (Wright 1950), la diversité génétique de Nei (Nei 1987), la diversité nucléotidique π , θ_k et θ_S pour l'ADNmt, les tests de neutralité de Tajima (D) et de Fu (Fu) pour les mesures de l'effet de la sélection. La diversité haplotypique (HD) pour les données du chromosome Y (YCDMA, V1.1.) (Daniel Montagnon)⁷³.

Les statistiques F de Wright considèrent les variances de fréquences allélique (Wright, 1951). Fst mesure ainsi la proportion de variance totale trouvée entre les populations. Si une sous-population a subit une importante dérive génétique par rapport à la population d'origine, cette proportion, et le Fst est très importante, à l'inverse, s'il y a des flux

⁷² <http://genopole-toulouse.prd.fr/>

⁷³ <http://daniel.montagnon.pagesperso-orange.fr/YCDMAAng.htm>

génétique maintenue entre les deux populations, F_{ST} sera aux alentours de 0. F_{ST} varie ainsi entre 0 et 1. Par exemple, F_{ST} de 0.3 signifie que 30% de l'ensemble des fréquences alléliques est trouvée entre des sous-populations, ce qui sous-entend également que les 70% de variance est à l'intérieure même des sous-populations (Jobling *et al.*, 2004).

Les analyses de AMOVA (Excoffier *et al.*, 1992), peuvent être également utilisées pour (i) décrire les sources des variations intra et intergroupes et (ii) tester les groupements de groupements de populations que l'on définit pour nos analyses.

Ainsi, différentes indices de fixation F_{ST} , F_{CT} et F_{SC} (générés par Arlequin) ont été interprétées afin d'estimer les sources de diversité génétique entre les populations à différents niveaux hiérarchiques de subdivision (Excoffier, 2005) (Heyer *et al.*, 2009)). Lorsqu'une seule population est considérée, F_{ST} représente la source générale de variation entre les populations. Lorsque de nombreux groupes sont définis (groupes géographiques par exemple...), on peut également estimer F_{CT} et F_{SC} pour représenter les niveaux de variations entre les populations, et entre les populations et à l'intérieur des populations respectivement.

Les mesures interprétées seront

$F_{CT} = \sigma_a^2 / \sigma_T^2$ *Teste la variance induite en permutant des populations entières dans des groupes*

$F_{ST} = \sigma_a^2 + \sigma_b^2 / \sigma_T^2$ *Teste la variance en permutant les haplotypes entre les populations et entre les groupes*

$F_{SC} = \sigma_b^2 / \sigma_T^2$ *Teste la variance en permutant les haplotypes dans les populations, mais au sein des groupes*

(Excoffier, 2005)

F_{CT} indique ainsi la variance due à la permutation des populations dans des groupes,

F_{ST} indique les variances des haplotypes des populations au sein des groupes

F_{SC} indique les variances dues aux différences entre les haplotypes entre les différentes populations à l'intérieur des groupes

VI.4.2. Les tests de neutralité de Tajima (D) et Fs de (Fu)

Une faible diversité génétique au sein d'une population peut être le reflet de migration limitée, d'une importante dérive génétique ou de pression sélective à l'encontre d'un certain nombre d'allèles. De même, une grande diversité génétique peut résulter d'importante migration, d'importante taille de population réduisant la dérive génétique, et de sélection favorisant une augmentation de la diversité génétique (Jobling *et al.*, 2004).

Ainsi, l'empreinte des sélections peut être mesurée à travers des tests de neutralité. En effet, ces tests statistiques peuvent être interprétés par rapport à un modèle d'équilibre d'évolution neutre qui assume certaines caractéristiques démographiques des populations.

Test de neutralité D de (Tajima 1989), basé sur la diversité nucléotidique

Dans le cas d'une

(i) Expansion de population, D est fortement négative car le nombre de sites polymorphes croîtra relativement rapidement, alors qu'il y aura un excès d'allèles de faibles fréquences. Ce qui est interprété comme de la sélection stabilisante.

(ii) Contraction de population, D est positive car le nombre de sites polymorphes diminue d'autant plus vite que la taille de l'échantillon est grand. Ce qui est interprété comme une sélection balancée.

Dans une population de taille constante non soumise à la sélection, la valeur du D de Tajima est égale à 0

$$D = \frac{\theta_{\pi} - \theta_s}{\sqrt{Var(\theta_{\pi} - \theta_s)}}$$

- θ_{π} = nombre moyen de différences entre 2 séquences
- θ_s = nombre de sites polymorphes

Le test de Tajima est ainsi utilisé pour détecter des effets démographiques (goulot d'étranglement, expansion de population) ou sélectifs.

Test de neutralité F_s de F_u (Fu 1997) est proche de celle de Tajima, seulement, elle est basée sur la structure haplotypique et permettrait de voir si le nombre d'haplotypes correspondrait au nombre de site polymorphes.

Le test du F_s de F_u (1997) compare le nombre moyen de différences deux à deux (π) avec le nombre d'haplotypes (h) dans la population. Il tend à être négatif quand il y a un excès de mutations récentes, c'est-à-dire d'allèles rares. Pour des séquences non codantes comme la région de contrôle de l'ADN mitochondrial, un écart à la neutralité s'explique plus vraisemblablement par des fluctuations démographiques récentes que par la sélection.

Le Test de neutralité de F_u s'avère être plus puissant que le test D de Tajima pour détecter les expansions démographiques (Fu, 1997).

VI.4.3. Les calculs d'*admixture* ou le métissage

Admixture : Les questions des populations parentales.

Dans le souci d'être exhaustif et de se conformer aux tendances actuelles d'évaluation des populations parentales, deux logiciels d'*admixture* ont été testés sur les populations malgaches Admix 2.0 (Dupanloup & Bertorelle 2001) et Leadmix (Wang 2003). En effet, dans une population contemporaine résultant a priori de la fusion de deux ou plusieurs populations ancestrales, les fréquences alléliques et haplotypiques obtenues sont le résultat d'un mélange, d'un métissage. Toutefois, ces fréquences ne peuvent pas être considérées *ipso facto* comme reflétant le mélange initial en raison des différentes forces évolutives qui se sont exercées au cours du temps et des générations. Durant ces 30 dernières années, les concepteurs de plusieurs logiciels ont proposé différentes méthodes afin de « corriger » et/ou évaluer l'effet de ces forces et fournir les différentes proportions du métissage initial. Certains de ces logiciels intègrent différentes forces évolutives et/ou l'erreur liée à l'échantillonnage mais tous considèrent un mélange simple, initial, mêlant deux, voire trois populations parentales (bien que l'on puisse soumettre des mélanges de populations

parentales qui deviennent des « populations hybrides »). Ceci a priori élimine déjà Madagascar. En effet, tous nos résultats (cf. *infra*. cf. discussion et *supra* pour le contexte historique) supposent des agrégations et des arrivées successives étalées sur au moins trois mille ans. Nous avons donc testé ces logiciels à titre purement expérimental.

VI.4.3.1. Admix 2.0 (Dupanloup *et al.*, 2001)

La méthode implémentée dans ce logiciel tenant compte des matrices de divergence moléculaire, la force évolutive qui est la plus prise en compte dans ce logiciel est la mutation. L'étape cruciale de sélection de populations parentales pour ce type de calcul a été réalisée en recherchant les concordances parfaites d'haplotypes (du terme Anglo-Saxon « exact-match ») à travers une base de données construites pour les deux composantes parentales majeures, à savoir pour la composante Africaine et ISAE. Ajouté, à cela, la sélection des populations parentales en elles-mêmes, sera statuée par les distances génétiques par rapport aux populations malgaches. Des regroupements de sous composantes de populations parentales ont ainsi été réalisés en se basant sur l'homogénéité génétique des groupes (visualisé par l'analyse de l'AMOVA).

La matrice de divergence moléculaire que requiert cette méthode n'a pas été réalisée compte tenu des étapes réalisées de recherches de concordances parfaite d'haplotypes dans les bases de données. Très fastidieuse sur des données moléculaires, plusieurs semaines de travail, elle est souvent non réalisée dans les publications internationales.

VI.4.3.2. Leadmix (Wang 2003)

La deuxième méthode implémentée dans le logiciel Leadmix (Wang, 2003) tient compte de la dérive génétique et essaie d'évaluer les dérives par différents paramètres issus d'un effectif efficace d'environ 1 000 000 (dérive de 0,000001). Bien que ce logiciel puisse accepter théoriquement d'intégrer jusqu'à 5 populations parentales dans ses calculs, son concepteur le Dr Jinliang Wang nous a déconseillé d'entamer la procédure sur nos ordinateurs, même de Ram acceptable. Seulement trois populations parentales ont ainsi été intégrées.

La méthode de maximum de vraisemblance de Wang (2003) permet d'estimer les paramètres d'un modèle d'*admixture* simple dans lequel au moins deux populations divergent d'une population ancestrale, évoluent indépendamment pendant un certain nombre de générations, avant de se retrouver en contact et de former une population hybride. Après l'événement d'hybridation, les populations parentales et hybrides évoluent indépendamment pendant un certain nombre de générations avant d'être échantillonnées. Ce modèle suppose que la structure génétique est principalement modélisée par l'hybridation et la dérive. Cette méthode implémentée dans le logiciel LEADMIX permet, entre autres paramètres, d'estimer la proportion de chaque espèce ayant contribué à la formation de la population hybride (p_1 ; $p_2 = 1 - p_1$ dans le cas de deux espèces).

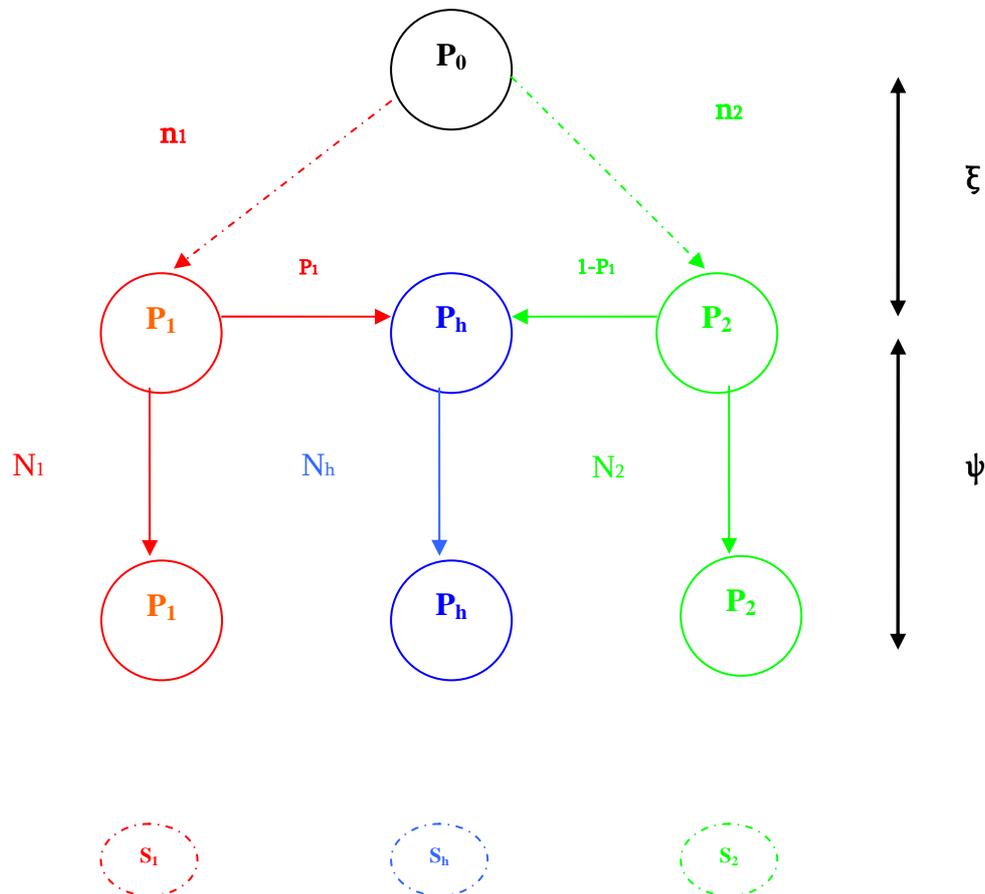


Figure 28: Adaptation du Schéma de J. Wang (2003) expliquant les différents paramètres estimés, implémentés dans le logiciel Leadmix

Il y a $(\xi + \psi)$ générations une population ancestrale P_0 se sépare en deux populations P_1 et P_2 qui évoluent indépendamment pendant ξ générations avant de former, il y a ψ générations, une population hybride P_h qui combine une proportion $p1$ de gène provenant de la population P_1 et une proportion $1-p1$ de gènes provenant de la population P_2 . Ces trois populations évoluent indépendamment pendant ψ générations après l'événement d'admixture (hybridation), un échantillonnage de chaque population ($S_1, S_h,$ et S_2) est alors effectué. L'analyse de marqueurs génétiques permet d'estimer chaque paramètre du modèle dont le coefficient d'admixture $p1$ ainsi que l'étendue de la dérive génétique renseignée par les paramètres (t_i, T_j) ($n1, n2, N1, Nh, N2$) subie par chaque population.

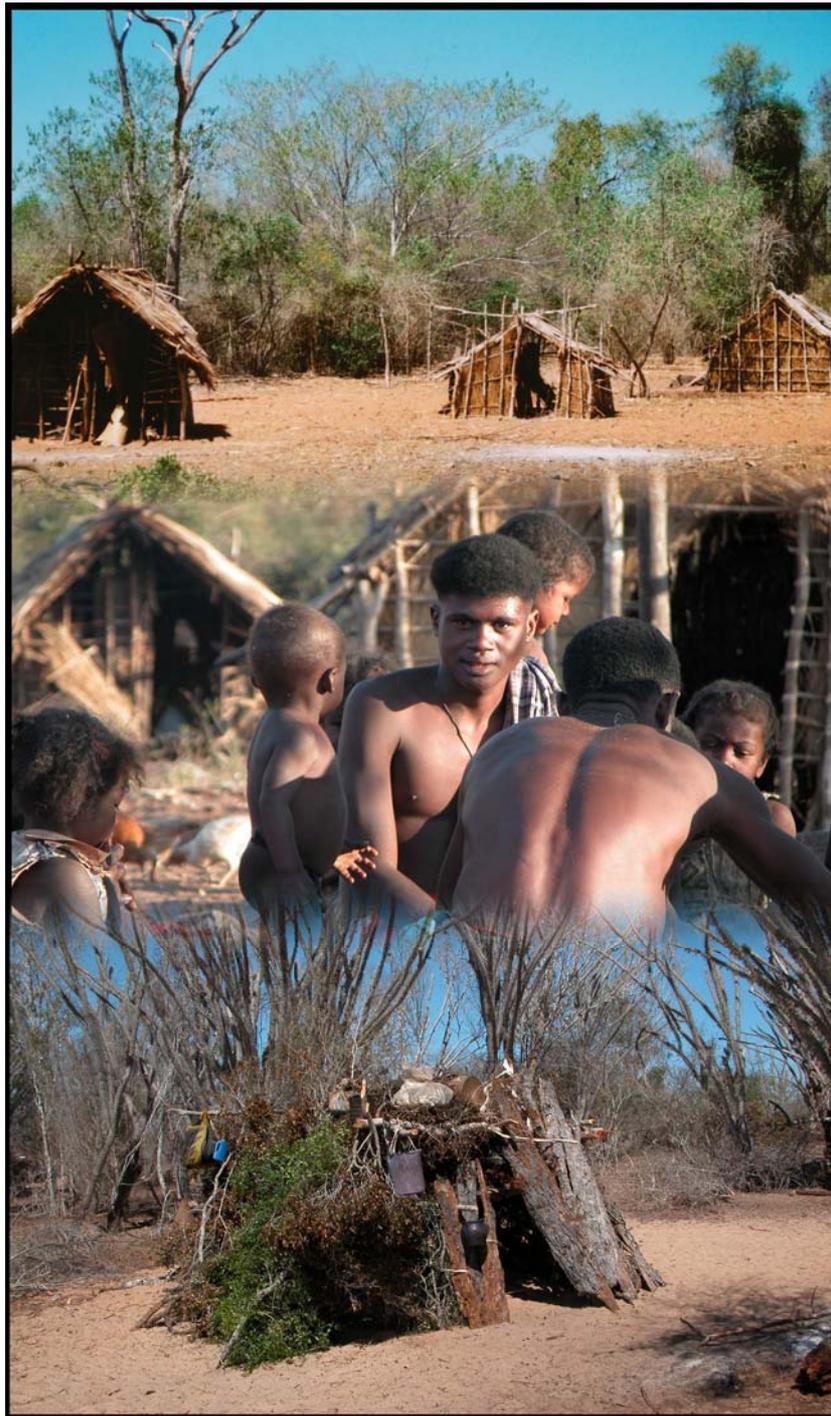
Dans ce modèle, 8 paramètres sont pris en compte; les proportions d'admixture (P_1 et P_2) ; deux périodes de temps ξ et ψ , exprimé en générations, la taille de l'échantillon des populations parentales durant la période ξ (n_1, n_2), et 3 évaluations de la taille des échantillons de populations parentales et hybrides durant la ψ (N_1, N_2, N_h).

Une mise à l'échelle du temps par la taille effective de chaque population réduit ces 8 paramètres en 6 qui sont $p_1, t_i = \xi / (2n_i)$ (pour $i=1, 2$) and $T_j = \psi / (2N_j)$ (pour $j=1, 2, h$).

Le paramètre le plus important est la proportion d'admixture p_1 . Mais les autres paramètres (t_i, T_j) sont également importants car ils donnent les informations sur l'étendue de la dérive génétique que subit chaque population.

TROISIEME PARTIE

LES RESULTATS



VII. RESULTATS GLOBAUX ET INTRAPOPULATIONNELS

VII.1. Les lignées maternelles: origines et distributions

Les deux composantes majeures des lignées retrouvées chez les quatre groupes malgaches étudiés sont celles d'origine africaine et celles d'origine asiatique, plus précisément celle originaire des îles de l'Asie du Sud-est (ISAE). Une troisième et une quatrième composante, moins importantes sont représentées par un pourcentage non négligeable d'haplogroupes certainement dont l'origine eurasiatique se situe certainement entre l'Inde et le Moyen-Orient. Ils sont décrits dans les publications (Ricaud et Razafindrazaka 2010).

Sur la totalité des 266 individus typés, dont 32 Andriana Merina, 6 Tsimahafotsy Merina, 127 Mikea, 49 Vezo du Nord, et 52 Vezo du sud, un total de 18 haplogroupes d'origine africaine, 7 haplogroupes d'origine Indonésienne, et un nouvel haplogroupe avec ses branches filles, dont nous suggérons des origines entre l'Inde et le Moyen-Orient ont été retrouvés.

Les haplogroupes des îles du sud est asiatique (ISAE) : Nous dénommons de cette façon les haplogroupes qui sont fréquemment retrouvés dans cette partie du monde. Notons que tous les haplogroupes ISAE retrouvés chez nos populations ont déjà été décrits dès les premières études de Hymla Soodyall (Soodyall *et al.*, 1995; Soodyall *et al.*, 1996), de Matthew Hurles (Hurles *et al.*, 2005), de Murray Cox en 2003 (Cox 2003) (non publié), ainsi que celle de Tofanelli en juin 2009. Nous allons les décrire de façon plus détaillée :

L'haplogroupe B4a1a1a2 : Le motif Malagasy, comme nous l'avons étudié dans notre article (Section Publications), correspond à un nouveau sous-groupe du « Motif polynésien » (Haplogroupe B4a1a1a). C'est l'un des haplogroupes qui a le plus questionné les chercheurs dès ses premières mises en évidence

dans des populations malgaches. Comme nous l'avons démontré dans l'article, grâce à des séquençages complets de l'ADN mitochondrial, tous les motifs retrouvés dans les populations que nous avons étudiés n'ont pour l'instant jamais été retrouvés ailleurs. Ils portent tous deux mutations 1473T et 3423A qui définissent une nouvelle branche appelée pour l'instant « Motif Malagasy ». Ces deux mutations nous permettront dans le futur d'avoir une meilleure idée de la distribution de ces lignées dans les îles d'Asie du Sud-est.

L'haplogroupe E1a1a : C'est le deuxième haplogroupe retrouvé avec un fort pourcentage dans les populations étudiées. Il s'agit d'une sous branche du macro-haplogroupe E. Celui-ci est fréquemment retrouvé dans les îles d'Asie du Sud-est. Soares (2008) y consacre un article entier traitant de la distribution et la phylogéographie de ses différentes branches. Selon lui, cet haplogroupe aurait évolué *in situ* au cours des 35 000 dernières années et il aurait connu une spectaculaire expansion via les îles de l'Asie du sud est au début de l'Holocène, au moment où le niveau de la mer remontait autour du continent Sundaland⁷⁴ (Figure 29 *infra*) conduisant ainsi à la formation des archipels indonésiens actuels. L'haplogroupe E1a1a dérive de l'haplogroupe E1a caractérisé par les transitions sur les positions 16223, 16362 et 16390. La caractérisation de l'haplogroupe E1a1a est affirmée par la mutation diagnostique 16291 dans la région de contrôle. Par ailleurs deux positions 7598A déterminant l'haplogroupe E (typé ici par RFLP 7598 HhaI) ainsi que la position 10834T déterminant l'haplogroupe E1⁷⁵ (typé par RFLP +10834

⁷⁴ Le Sundaland comprend l'actuel Malaisie, La partie ouest de l'Indochine, Sumatra, Java, Bornéo, et enfin Bali. La frontière est de cette région est la ligne de Wallace.

⁷⁵ Notons que cette deuxième position, même si elle n'est traditionnellement pas typée a été ajoutée afin d'enlever toute doute sur l'appartenance à cette branche E1. En effet, les publications antérieure sur les populations malgaches n'ont, soit pas typé les régions codantes, soit pas défini profondément les différentes sous-branches (Soodyall, 1995, 1996 ; Hurles, 2005 ; Cox, 2003). Cette caractérisation est celle qui a été ajoutée afin d'enlever le doute sur la détermination.

MseI) dans la région codante confirment encore une fois de plus l'appartenance à cet haplogroupe. Toutes ces positions sont retrouvées chez tous les individus appartenant à cet haplogroupe.

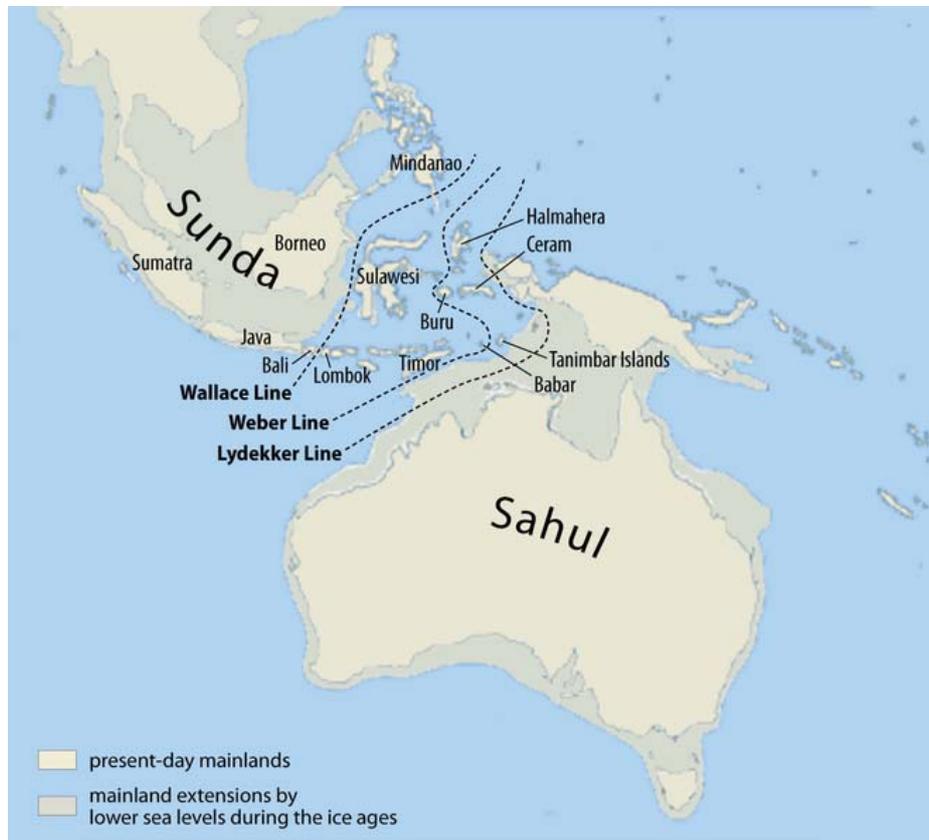


Figure 29 : Le sunda et le Sahul. L'ère entre les deux régions est appelée « Wallacea »
 Source : http://en.wikipedia.org/wiki/File:Map_of_Sunda_and_Sahul.png

L'haplogroupe M7c3c : Cet haplogroupe est la sous-branche du macro-haplogroupe M7. M7c3c (précédemment décrit par erreur comme étant M7c1c - (Hill *et al.*, 2007; Kivisild *et al.*, 2002; Trejaut *et al.*, 2005). Elle est indiquée par Hill, 2007 comme pouvant être, le candidat le plus plausible de l'expansion « Out of Taiwan » ⁷⁶ (Bellwood 2008; Gray 2000; Trejaut *et al.*, 2005) au milieu de l'Holocène, à moins qu'elle n'ait déjà été présente à

⁷⁶ « Out of Taiwan » désigne la différenciation de la branche linguistique Malayo-polynésienne des langues Austronésiennes. C. Hill (2007) l'argumente d'une part par le fait que cette lignée soit absente du continent asiatique mais commune chez les aborigènes Taïwanais ainsi que chez les populations des îles d'Asie du Sud Est, et d'autre part par le fait que l'haplogroupe E, M7c3c a une distribution exclusivement austronésienne.

Taiwan et/ou à Bornéo dès le début de l'Holocène et que sa distribution soit le résultat d'une dispersion centrée sur Bornéo (Hill, 2007). A cet haplogroupe est associé l'haplogroupe E comme signature de l'expansion « out of Taiwan ». Dans les quatre populations malgaches étudiées, les différents sujets appartenant à cet haplogroupe présentent tous la position 16362 de la région de contrôle qui caractérise ici M7c3c ainsi que le site de restriction +3606 Sau96 I définissant la position 3606G de la région codante. Nous avons noté trois sujets qui ne portent pas la mutation récurrente 16295 mais qui de part sa localisation peut être considérée comme une « mutation instable ».

L'haplogroupe F3b : Cet haplogroupe de la branche F est le seul qui est commun aux îles de l'Asie du Sud-est et qui est essentiellement restreint aux Philippines ainsi qu'à Bornéo (Hill *et al.*, 2007). Dans la littérature, on le trouve aussi avec l'ancienne nomenclature R9a et où on le retrouve à très faible fréquence dans le sud et l'ouest de la Chine (Kivisild *et al.*, 2002; Kong *et al.*, 2003; Yao *et al.*, 2002) et avec des fréquences élevées chez les autochtones du sud de Taiwan (Trejaut *et al.*, 2005). F3b est caractérisé par la transversion diagnostique 16220C de la région contrôle. Le statut de l'haplogroupe est affirmé par les sites de restriction +10306 Bspm I (pour la position 10310A) caractérisant l'haplogroupe F, ainsi que le site de restriction +10319 Tsp509 I caractérisant l'haplogroupe F3 (pour la transition 10320A). Toutes ces positions ont été identifiées chez les sujets appartenant à cet haplogroupe.

L'haplogroupe M32c : A partir de la première nomenclature faite par C. Hill (2007), les 8 sujets malgaches étaient d'abord affiliés à l'haplogroupe M46 (nomenclature utilisée dans les deux articles, Section Publications) avec de parfaites concordance sur les polymorphismes de la région HV1. Très

récemment, nos sujets M46 ont été ré-affiliés à l'haplogroupe M32c défini par les mutations 1438 de la région codante et 16319, 16526 de la région HV1 (van Oven 2009)⁷⁷. La parfaite correspondance observée dans la région HV1 par les mutations (16086 16148 16223 16259 16278 16319 16399) est ainsi partagée par deux sujets de Java et un sujet de Banjarmasin et 10 sujets issus de nos quatre groupes malgaches. Cet haplogroupe est distribué à des fréquences de 2% à 9% dans les îles de l'archipel Indonésien comme Sumatra, Bornéo, Java, Bali, Lombok, Sulawesi, Alor Ambon (Hill *et al.*, 2007).

Les haplogroupes d'origine africaine (AF) : 18 différents haplogroupes ont été identifiés. Nous allons en décrire quelques uns, les plus fréquents chez nos populations malgaches ainsi que quelques uns qui ont attiré notre attention.

Les haplogroupes L3b et sa sous-branche L3b1 : Haplogroupes d'origine subsaharienne. Malgré que ces haplogroupes dominent dans les régions de l'Ouest ainsi que dans le nord de l'Afrique (Harich *et al.*, 2010; Salas *et al.*, 2002; Salas *et al.*, 2004) ils sont également représentés à de très faible fréquence chez les populations Bantoues du Sud-est (Salas *et al.*, 2002; Salas *et al.*, 2004),

L'haplogroupe L3d ainsi que l'haplogroupe L3d1 : Bien que très peu représentés dans nos populations, ils sont signalés aux mêmes titres que les deux haplogroupes précédents du fait de leurs origines ouest-africaines. Ils sont également retrouvés à très faible fréquence au sein des populations bantoues de l'est de l'Afrique. Un récent article traitant de la traite transsaharienne démontre également la présence d'un cline depuis la corne de l'Afrique vers la péninsule Arabique (Harich 2010).

⁷⁷ <http://www.phylotree.org/>

L'haplogroupe L3e : Branche la plus répandue, la plus fréquente, et aussi la plus ancienne, représentant jusqu'à 1/3 de tous les haplogroupes L3 dans l'Afrique Sub-saharienne (Salas *et al.*, 2002). Il semblerait que cet haplogroupe ait son origine dans la région Centre Afrique/ Soudan (Bandelt *et al.*, 2001). Une étude récente sur la traite trans-saharienne révèle des fréquences importantes de L3e en Afrique du Nord (Harich, 2010). Cet haplogroupe est retrouvé dans les groupes malgaches étudiés à des fréquences non négligeables. Les haplogroupes L3e1 et L3e3 sont particulièrement fréquents chez les Bantous du Sud-est. L3e1 est rare en Afrique de l'Ouest (Harich *et al.*, 2010; Salas *et al.*, 2002). Dans l'histoire de la migration Bantoue, Salas suggère que cet haplogroupe serait probablement originaire de l'Afrique de l'Ouest (région du Cameroun) ou de l'Afrique Centrale et qu'il se serait répandu vers le Sud-est.

L'haplogroupe L3f : Il est très répandu à travers le continent africain. Les fréquences les plus importantes sont retrouvées en Afrique de l'Est. Il semble avoir une origine Est africaine (Salas *et al.*, 2002) et une distribution suivant un gradient horizontal de l'Est à l'Ouest du Sahara (Harich 2010). Le sous-clade L3f1 semble s'être répandu très tôt vers l'Afrique de l'Ouest. Par ailleurs, il est également retrouvé au Moyen-Orient ainsi que dans le sud de l'Europe ce qui pour certains auteurs serait lié aux traites d'esclaves organisées par les Arabes via l'Afrique de l'Est (Richards *et al.*, 2003). Ces deux haplogroupes sont présents dans les groupes étudiés, notamment chez les Mikea et les Vezo.

L'haplogroupe L3x : Haplogroupe spécifique de l'Afrique de l'Est, notamment de la corne de l'Afrique (Ethiopie) ainsi que du Moyen-Orient (Kivisild *et al.*, 2004). Il est retrouvé chez un Mikea parmi nos groupes sous la forme

dérivée L3x1. Il est défini par la transtion 6401G dans la région codante et la position 16169. La sous-branched L3x1 est limitée à la corne de l'Afrique ainsi qu'à la vallée du Nil. Elle n'a pas encore été observée ni dans le centre, ni dans l'ouest, ni dans le Sud-est de l'Afrique. (Knight *et al.*, 2003; Rando *et al.*, 1998; Salas *et al.*, 2002; Stevanovitch *et al.*, 2004; Watson *et al.*, 1997).

L'haplogroupe L3a : Bien que distribué à travers tout le continent, il est limité à l'est de l'Afrique (Salas *et al.*, 2002). Il est caractérisé, dans la région de contrôle par les positions 16316 et 152 dans la région HV2. Le séquençage total de cet haplogroupe a également confirmé la détermination de cet haplogroupe avec la position 12816 (Behar *et al.*, 2008; Torroni *et al.*, 2006).

L'haplogroupe L3* : Quelques motifs ont été classés dans ce macro-haplogroupe. Ce sont les groupes qui ne sont classés, ni dans les branches dérivées du L3, ni dans les branches dérivées de M et N.

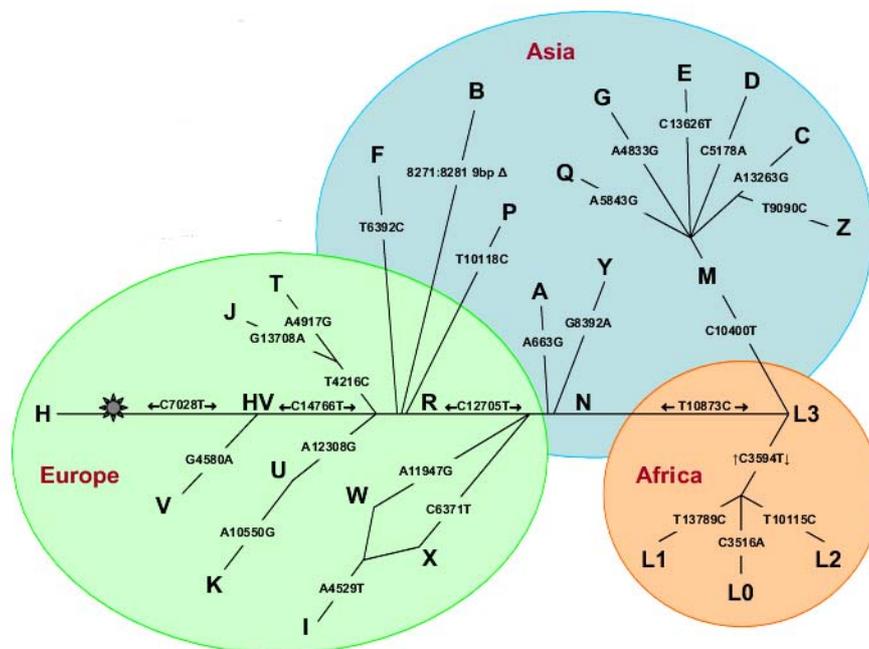
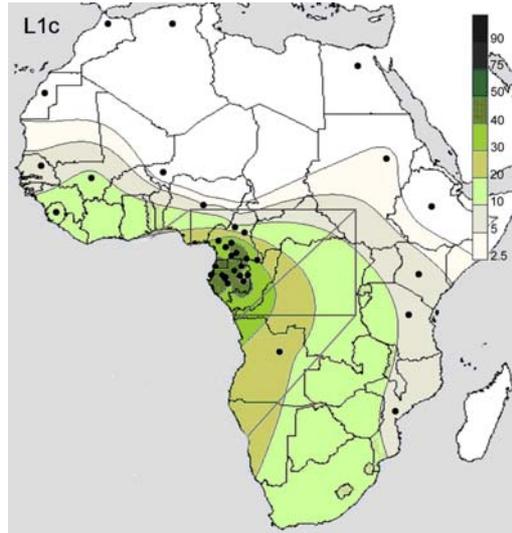


Figure 30 : Schéma simplifié des haplogroupes mondiaux de l'ADNmt

Source : <http://www.mitomap.org/pub/MITOMAP/MITOMAPFigures/simple-tree-mitomap2009.pdf>

Les haplogroupes L4b1 et L4b2 : L'haplogroupe L4b2 précédemment désigné L3g (Salas, 2002) puis L4g (Kivisild *et al.*, 2004; Tishkoff *et al.*, 2007) est présent en Tanzanie, avec une fréquence importante chez populations qui parlent une langue à click (Tishkoff 2007), les Hadza (60%) et les Sandawe (48%). Cet haplogroupe est le plus représenté en Afrique de l'Est ainsi qu'en Afrique Nord-est où il est daté d'environ 40 à 45 000 ans (Salas *et al.*, 2002; Kivisild *et al.*, 2004). L4b1 a la même répartition que L4b2, il a été précédemment classé dans le groupe L4* (Kivisild *et al.*, 2004).

Les haplogroupes L1c et L1b : L1 a ses plus hautes fréquences dans le centre de l'Afrique, chez les populations pygmées. L1c est strictement retrouvé en Afrique Centrale avec quelques occurrences extrêmement limitées en Afrique de l'Ouest et au Moyen-Orient (Batini *et al.*, 2007; Plaza *et al.*, 2004; Rando *et al.*, 1998; Salas *et al.*, 2002) avec des fréquences allant de 35.7% (chez les populations agriculteurs) à 94% (chez des populations pygmées). L1b est en revanche la sous-branche du L1 que l'on considère comme typique de l'Afrique de l'ouest, et est retrouvé en Afrique centrale, dans le nord et l'ouest du continent (Rando *et al.*, 1998; Rosa *et al.*, 2004; Watson *et al.*, 1997). Nous avons dans nos populations deux Mikea avec les deux sous-branches L1c3a et L1c3b et un Vezo avec l'haplogroupe L1b. Quelques rares occurrences de L1c et L1b ont été retrouvés dans les deux uniques échantillonnages du Sud-est de l'Afrique (Mozambique) (Pereira *et al.*, 2001; Salas *et al.*, 2002) ; et chez des Rwandais (Cagri *et al.*, 2009) et Kenya (Brandstatter *et al.*, 2004).



(Quintana-Murci *et al.*, 2008) *et al.*,
Figure 31 : Répartition de la distribution de l'haplogroupe L1c sur le continent Africain.

Les haplogroupes L2a1'a'b : L2a est l'haplogroupe qui est retrouvé partout sur le continent, le plus fréquent en Afrique. La sous-branche L2a1a est l'haplogroupe le plus courant dans le Sud-est de l'Afrique (Pereira *et al.*, 2001; Salas *et al.*, 2002). Avec L2a1b, ces haplogroupes semblent venir de l'Afrique de l'Ouest (Salas *et al.*, 2002) et semblent s'être répandus en Afrique de l'Est via une importante expansion. La présence de L2a1 dans le Sud-est de l'Afrique semble être étroitement liée à l'expansion Bantoue comme le suggère Pereira, (2001). Après l'haplogroupe L3b1, les sous-branches de L2a sont les plus fréquentes au sein des groupes malgaches étudiés.

Les autres lignées : Haplogroupe M23 (cf. Publications) : Haplogroupe d'origine eurasiatique probable (entre Inde et Moyen-Orient) telle que nous l'expliquons dans l'article (Section Publications). Il s'agit de celui dont le séquençage complet a révélé des motifs qui pour le moment sont non retrouvés dans d'autres séquences complètes publiées. Il s'agit d'une lignée assez ancienne retrouvée chez toutes les populations étudiées.

VII.2. Les lignées paternelles : origines et distribution

Les haplogroupes ISAE ou par extension d'origine Asiatique : Quatre différents haplogroupes d'origine asiatique sont retrouvés dans les populations malgaches étudiées.

Les haplogroupes de la branche O sont les lignées les plus ubiquitaire dans les régions Est-asiatique alors qu'elles ne sont plus aussi communes dans les populations polynésiennes.

L'**haplogroupe O1a2 (O-M50)** a une très large répartition en Asie du Sud-est, y compris en Mélanésie. O-M50 est phylogénétiquement équivalent à O-M110 qui est classiquement désigné comme le marqueur des migrations austronésiennes. Ces marqueurs définissent l'haplogroupe O1a2, ils sont très fréquents à Taiwan, retrouvés à forte fréquence dans l'île Christmas du sud de Java (Wise *et al.*, 2005) et non retrouvés par exemple dans les populations de l'Asie de l'Est (continental) (Xue *et al.*, 2006). Cette distribution suggère d'après l'article de M. Kayser (2008) une indéniable origine de O-M110 à Taiwan qui se serait répandu via les expansions austronésiennes. La plus forte diversité est observée chez les Aborigènes taiwanais comme le démontre cet article (Kayser *et al.*, 2008). Dans le même sens, les profils STR du chromosome Y des Aborigènes Taïwanais diffèrent significativement entre la Mélanésie et l'Asie du Sud-est et non entre Taiwan et Asie du Sud-est. Ces éléments sont en accord avec les arguments linguistiques (Blust 1999) et archéologiques (Bellwood 2005; Glover & Bellwood 2004) qui sont en faveur d'une origine Taïwanaise des expansions Austronésiennes. Cet haplogroupe trouverait son équivalent dans l'ADNmt avec le motif Polynésien B4a1a1a via ses précurseurs immédiats B41) qui est également retracé à Taiwan (Redd *et al.*, 1995) ; Trejaut *et al.*, 2005). Ainsi, O1a2 est

la lignée paternelle d'origine Asiatique la plus représentée dans les groupes malgaches étudiés.

L'haplogroupe O2a (O-M95). Les lignées O2 sont les plus communes en Asie du Sud-est, particulièrement à Bali jusqu'à plus de 57% (Karafet *et al.*, 2010; Scheinfeldt *et al.*, 2006) mais n'est plus du tout retrouvée ni en Mélanésie ni dans les îles Polynésiennes. Dans sa répartition en Asie du Sud-est, il est classé parmi les lignées des régions de l'Ouest qui représenteraient les groupes qui auraient pénétré en Indonésie durant le paléolithique à partir du continent asiatique (Karafet, *et al.*, 2010). Cet haplogroupe est retrouvé chez un sujet malgache (notre étude) mais a aussi été retrouvé avec une fréquence plus importante dans d'autres populations du Sud-est (Tofanelli *et al.*, 2009)

L'haplogroupe D : Cet haplogroupe est retrouvé chez un Mikea. Inattendu dans nos échantillons. Son affiliation est déductive pour le moment car s'il s'agit d'un sujet YAP+, et il n'appartient pas à l'haplogroupe E. Une meilleure définition permettrait de trancher définitivement sur l'affiliation dans les sous-branches de l'haplogroupe D. Les différentes lignées issues de cet haplogroupe ont une large répartition dans le continent asiatique, notamment pour la sous-branche D1-M15 au Tibet où sa fréquence est la plus élevée, puis en Asie centrale, dans le Nord-est de l'Asie : en Chine notamment chez des groupes du Sichuan et dans le Yunnan à proximité du Tibet. Il est aussi très fréquent dans l'archipel du Japon avec la sous-branche D2-M55. Il y a aussi une fréquence non négligeable dans le Sud-est de l'Asie dans sa branche fille D1-M15, notamment en Thaïlande (10%), ainsi qu'au Cambodge (Karafet *et al.*, 2010; Su *et al.*, 1999). Sa seule occurrence dans l'Océan Indien est celle des îles Andaman avec l'haplogroupe D-M174 (Thangaraj *et al.*, 2003).

L'haplogroupe C est retrouvé chez un Andriana Merina, ainsi qu'un Vezo.

L'haplogroupe C a également une très large répartition en Asie du Sud-est. Parmi les marqueurs testés qui sont les plus fréquemment retrouvés à partir de l'Indonésie de l'Est (Flores...) jusque dans les îles Polynésiennes (c'est-à-dire la branche à partir de C2-M38), aucun n'a été retrouvé chez ces deux sujets. Ces deux sujets sont pour le moment classés dans la branche C*-RPS4Y qui est l'un des haplogroupes les plus fréquents en Indonésie de l'Ouest où C-M217 est retrouvé également chez des populations chinoises ainsi que des aborigènes Taïwanais.

Les haplogroupes d'origine africaine :

L'haplogroupe E1b1a (M2), anciennement dénommé E3a et redéfini en 2008 par Karafet *et al.*, Il s'agit de l'haplogroupe le plus ubiquitaire en Afrique de l'Ouest. Sa distribution présente un gradient ouest-est avec les plus fortes fréquences retrouvées en Afrique sub-saharienne de l'Ouest, notamment au Sénégal, au Bénin, dans le sud du Cameroun, et les fréquences les plus faibles en Afrique de l'Est (Rosa *et al.*, 2006) (Rosa *et al.*, 2006). Les marqueurs du chromosome Y définissant E1b1a ont été longtemps utilisés pour retracer les plus récentes expansions bantoues (Beleza *et al.*, 2005; Kivisild *et al.*, 2004; Passarino *et al.*, 1998). Il s'agit de l'haplogroupe d'origine africaine le plus représenté dans les groupes malgaches étudiés ainsi que ceux précédemment publiés (Hurles *et al.*, 2005 ; Tofanelli *et al.*, 2009).

L'haplogroupe E1b1b-M35 anciennement E3b (Underhill 2001) et E1b1b1a (M-78), anciennement E3b1 (Underhill 2001) : Ces deux haplogroupes seraient plutôt originaire de l'Est de l'Afrique (Cruciani *et al.*, 2002; Rosa

et al., 2006) et ils n'ont pas une distribution homogène sur le continent. Ils ont une distribution inverse de E1b1a (M2) avec un gradient Est-ouest mais aussi un gradient vers le nord. Si E1b1b-M35 est plutôt fréquent dans l'est ainsi que le Sud-est de l'Afrique (Cruciani *et al.*, 2002), il est aussi retrouvé dans l'ouest de l'Asie ainsi qu'en Europe (Semino *et al.*, 2002), vraisemblablement en raison des migrations néolithiques (Underhill *et al.*, 2000). E1b1b1a-M78 est surtout fréquent en partant de l'Est vers le Nord du continent (Cruciani *et al.*, 2004; Cruciani *et al.*, 2006; Hassan *et al.*, 2008). Ce gradient atteint son minima avec des fréquences entre 2 à 5 % au Guinée Bissau et au Sénégal alors qu'elles atteignent 19% à 26% au Soudan, en Ethiopie , au nord du Kenya, dans le sud de l'Egypte, ainsi que chez des Arabes du nord-ouest du continent (Rosa *et al.*, 2006).

L'haplogroupe E2b-M54 est un haplogroupe qui est présent à travers tout le continent également. Les plus importantes fréquences sont retrouvées dans le Sud de l'Afrique, chez les Kenyans Bantous. Le E2b (M54) est un sous-clade largement distribué mais à des fréquences assez faibles (2% à 6%) dans différents pays d'Afrique de l'Ouest, Centrale et Sud-ouest incluant le Mali, le Bénin , le Rwanda (Luis *et al.*, 2004), le Burkina Faso (Cruciani, 2002), Sénégal, Cameroun, République démocratique du Congo, en Ouganda et en Namibie (Wood *et al.*, 2005). Des fréquences beaucoup plus importantes ont été observées dans certaines populations sud-africaines (Zoulou et Xhosa 21-28%) (Wood *et al.*, 2005). Une petite fraction a été détectée au Moyen-Orient chez les Arabes d'Oman (2%) (Luis *et al.*, 2004) , au Qatar (3%) (Sanchez *et al.*, 2005). Cet haplogroupe est faiblement représenté à côté de l'haplogroupe E1b1a dominant.

Les autres haplogroupes qui signent de potentielles contributions Eurasiennes dont les haplogroupes R1b1-P25, R1a-SRY108312 avec J2 ; (Francalacci

& Sanna 2008) ou probablement des contributions du sous-continent Indien avec les haplogroupes R1a1, J2 ; (Sengupta *et al.*, 2006), voire le corne de l'Afrique avec les haplogroupes J2, E1b1b1a ; Luis *et al.*, 2004). Les trois haplogroupes R1b1-P25, R1a-SRY 108312 et J2 sont tous faiblement représentés au sein de nos groupes mais leur contribution est bien palpable comme cela a déjà été le cas dans de précédentes études (Hurles *et al.*, 2005; Tofanelli *et al.*, 2009).

VII.3. Différenciation intra groupe ethnique

VII.3.1. Question de la subdivision des groupes Vezo-Nord et Vezo-Sud.

Afin de tester si la séparation des deux groupes Vezo est pertinente ou pas selon notre hypothèse de départ (cf. Deuxième partie, p144-145.) deux différents tests AMOVA ont été réalisés. Pour la région HV1 de l'ADNmt, l'AMOVA (Tableau 1) montre qu'en regroupant les deux groupes Vezo-Nord et Vezo-Sud, nous obtenons une valeur négative de F_{ct} ⁷⁸ (-0.0197) cependant avec une valeur non significative de p-valeur $p > 0.05$. Néanmoins, la variance F_{sc} , indiquant une variation à l'intérieur des populations entre les groupes est significative ($F_{sc} = 0,03352$; p-valeur = 0.00782). Le maximum de variation entre les groupes, même si elle est faible, est observé lorsque les populations sont séparées ($F_{st} = 0.01769$; p-valeur = 0.00684). Pour le système STR du chromosome Y (STR Y), la variation observée ($F_{st} = 0,04579$) n'est pas significative lorsque les deux populations sont séparées ($F_{st} = 0,04579$; p-valeur > 0,05), et lorsque l'on les regroupe, il semble qu'il y ait une variance F_{ct} intergroupe, mais la p-valeur ne montre pas que cela soit significative ($F_{ct} = 0.01113$ p-valeur = 0,65689). Malgré la non-significativité des résultats qui pourrait être due à un biais d'échantillonnage, ces résultats nous amène à considérer des différences, même sensibles entre les deux groupes Vezo. L'hypothèse posée au départ de

⁷⁸ F_{ct} : reflète la variation génétique entre des groupes géographique tandis que la distance F_{sc} elle reflète la variation à l'intérieur du groupe (Hartl & Clark, 1997)

considérer les deux populations Vezo comme deux populations distinctes est justifiée. Les variations des différentes lignées au sein de ce groupe ainsi que les Mikea nous renseigneraient alors sur la structure et interactions des trois groupes.

VII.3.2. La question de la subdivision des populations malgaches de comparaison : les « côtiers » (CT) du Sud-est et les populations des Hautes-Terres (HT)

Stefano Tofanelli *et al.*, (2009) et Matthew Hurles,(2005) ont basé leurs études, non pas sur une subdivision ethnique, mais sur une subdivision géographique des populations malgaches. Stefano Tofanelli a ainsi comparé les « côtiers » (CT) du Sud-est avec les populations des Hautes-Terres (HT) publiées par M. Hurles (2005). Nous avons repris leurs données en testant non plus cette fois les subdivisions géographiques mais bien les subdivisions ethniques.

Les populations de la région du Sud-est de l'île étudiées par Stefano Tofanelli proviennent de trois groupes ethniques. Nous avons réalisé la même démarche que précédemment (test AMOVA cf. *infra*) sur les trois échantillons de populations que l'auteur a classés dans un « pool côtiers Sud-est ». Compte tenu de différents éléments historiques intéressant les migrations intérieures de l'île dont certaines subtilités ont été évoquées dans les descriptions des populations, nous pensons que la recherche de différences ethniques a ici sa place, tandis que les subdivisions géographiques relèveraient plutôt d'une appréciation que nous avons analysée en historiographie et qui se placerait dans une vision ancienne. Ainsi les trois populations Antaisaka, Antanosy et Antandroy rassemblées dans le groupes côtiers ont été séparées et soumises pour chaque système (HV1, STR Y) à un calcul AMOVA afin d'évaluer les sources de variations observées entre les populations. Par ailleurs les Antaisaka (n=11) compte tenu de leur faible nombre seront retirés du calcul. Seuls seront ainsi pris comme population de comparaison les deux groupes ethniques Antandroy et Antanosy. Pour la région HV1, Fst n'est pas significatif entre les deux

populations ($F_{st} = 0.0056$; p -valeur = 0.230) montrant qu'avec ce système, il ne semble pas y avoir de différence entre elles. Les données STR Y ne vont pas dans ce sens et indiquent des variations ($F_{st} = 0.0342$; p -valeur < 0.05) et une valeur de $F_{ct} = 0.0103$ (p -valeur > 0.05), et réaffirmée par l'indice $F_{sc} = 0.03439$ qui est l'indicateur de la variation à l'intérieur du nouveau regroupement, ce qui est normal mais n'autorisait cependant pas les auteurs précédents à grouper les deux populations.

De la même façon, il aurait été idéal que le regroupement de populations des Hautes-Terres (HT) précédemment publié par M. Hurles, (2005), également utilisé par Stefano Tofanelli comme population de comparaison, puisse être testé par AMOVA. Cependant, les données étant indisponibles (non publiées et inaccessibles), cette rigueur ne pourrait être maintenue. Au regroupement réalisé HT (Bezanzano = 6, Betsileo = 18, Merina = 10, Sihanaka = 3) (Hurles 2005) auquel ont été ajoutés 9 sujets Merina publiés par S.Tofanelli (2009), nous avons été obligés d'y ajouter nos 6 sujets Tsimahafotsy Merina créant un groupe (HT) de comparaison, tout en sachant les précautions à prendre lors de l'interprétation des données.

Ainsi, tout au long de nos résultats et discussion, d'une part, ni les Vezo de la région du Nord ainsi que ceux du Sud ne seront regroupés comme faisant partie d'une seule population Vezo et d'autre part, le regroupement « Côtier » ayant compris les Antandroy ($n= 59$), les Antanosy ($n=54$) et ainsi que les Antaisaka ($n=11$) (Tofanelli *et al.*, 2009) seront pris séparément dans leur définition originelle en tant que groupe ethnique. Les Antaisaka ($n=11$) seront retirés de l'échantillon compte tenu de leur faible nombre.

Populations des Basses-Terres du Sud-est ou côtier (CT) Antandroy et Antanosy

Groupes	HV1	Fst p-valeur	Fct p-valeur	Fsc p-valeur	Conclusion
Ethnique	Antanosy vs Antandroy	0,0056 ns (0.230)			Différence non significative pour HV1 mais pourtant significatif pour Y STR: les populations seront néanmoins considérées séparément*
Géographique	Antanosy+ Antandroy	0,0056 ns (0.230)	0,0205 0,333	0,008 0.197	
	Y STR	Fst p-valeur	Fct p-valeur	Fsc p-valeur	
Ethnique	Antanosy vs Antandroy	0,0342 0,016			
Géographique	Antanosy + Antandroy	0,0342 0,016	0,0103 ns (0,42)	0,0342 0,0008	

Pêcheurs Vezo des Basses-Terres du Sud-ouest

Groupes	HV1	Fst p-valeur	Fct p-valeur	Fsc p-valeur	Conclusion
Ethnique	Vezo N vs Vezo Sud	0,0322 0,0107			Différence significative intra groupe pour la région HV1 mais non significative pour les STR du Y: les VezoN et Vezo S seront néanmoins considérées séparément*
Géographique	Vezo N + Vezo S	0,0322 0,0107	-0,0197 1	0,03352 0,00782	
	Y STR	Fst p-valeur	Fct p-valeur	Fsc p-valeur	
Ethnique	Vezo N vs Vezo Sud	0,04579 0.10264			
Géographique	Vezo N + Vezo S	0,04742 0.10264	0,0113 ns (0,65689)	0,03669 ns (0,10557)	

Tableau 1 : Test AMOVA sur la variation statistique des indices de diversité en fonction des tentatives de groupements ou de séparation de populations.

ns : non significatif ; * une différence est observée pour au moins un marqueur.

VII.4. Diversité génétique des populations Malgaches

En prenant en compte l'ensemble des populations malgaches, pour un nombre total de 266 sujets malgaches typés, il y a 26 haplogroupes à l'origine d'un nombre de 51 haplotypes mitochondriaux. Pour les 132 hommes étudiés, en ce qui concerne les lignées paternelles, les 39 marqueurs typés ont permis de caractériser un ensemble de marqueurs SNP définissant au total 10 haplogroupes. Pour les STR du chromosome Y, ce sont 92 haplotypes qui ont été définis.

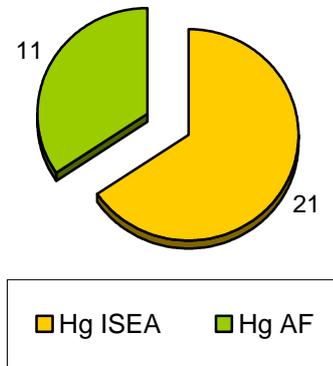
VII.4.1. Le groupe Andriana Merina

VII.4.1.1. Les lignées maternelles

Sept haplotypes mitochondriaux ont été déterminés sur les 32 sujets Andriana Merina. Quatre haplotypes fréquemment retrouvés dans les îles du Sud-est asiatique (ISAE) typés chez 21 sujets et ensuite trois haplotypes africains caractérisés chez 12 sujets (Figure 30 *infra*). L'inventaire des haplotypes montre la dominance de deux principaux haplogroupes dont le Motif Malagasy (B4a1a1a2) (16/32) ainsi que qu'un haplogroupe L3b1 (9/32). Les deux autres lignées d'origine ISAE sont représentées d'une part par la E1a1a (4/32) ensuite M32c (1/32) (Figure 32). La distribution de ces haplogroupes est conforme à ce qui a été décrit dans d'autres populations malgaches précédemment publiés (Soodyall 1996 ; Hurles 2005 ; Tofanelli *et al.*, 2009).

Bien que ce groupe de descendants de lignée royale traditionnellement endogame ne répondent pas à la définition d'une population, les valeurs θ_k (2.465348) et θ_S (4.221) (données à titre indicatif) sont faibles, ce qui correspond à l'impact de la stratégie matrimoniale. La diversité des lignées mitochondriales est comme on s'y attendait très faible ($H = 0.679 \pm 0.065$) et le test de neutralité de Tajima $D = 0.068$, positive (mais $p > 0.05$) semble malgré la non significativité de la valeur, sous-entendre une « contraction de population » (Tableau 2).

**Les haplogroupes ADNmt et leurs origines
n=32**



**Fréquence absolue des haplotypes ADNmt
Andriana (n=32)**

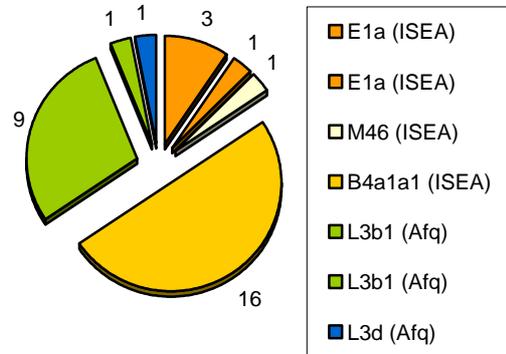
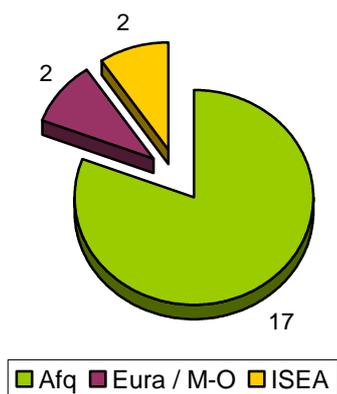


Figure 32 : Fréquences absolues des haplogroupes et des haplotypes mitochondriaux chez le groupe Andriana

VII.4.1.2 Les lignées paternelles

VII.4.1.2.1 Y SNP

Les haplogroupes du Chr Y et leurs origines



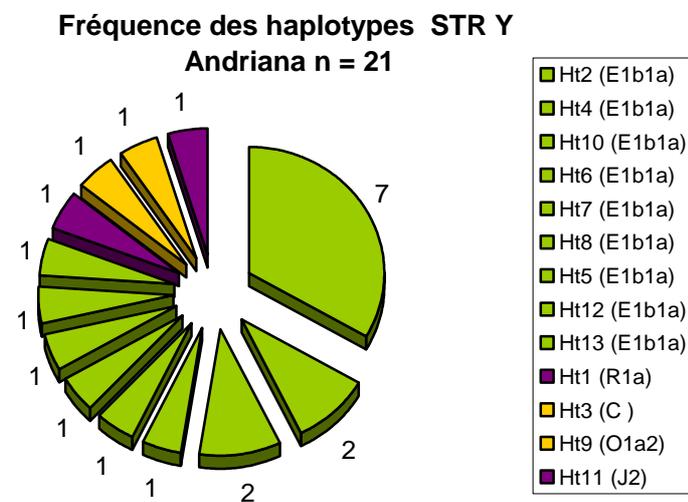
SNP du Y		
Origines	Haplogroupe	Nb
Afrique	E1b1a	17
Moyen Orient	J2	1
Européen	R1a	1
Asie	C	1
ISEA	O1a2	1
TOTAL		21

Figure 33: Fréquences absolues des haplogroupes du chromosome Y chez le groupe Andriana

Pour les lignées paternelles, on retrouve également la dominance d'une lignée, africaine cette fois-ci (E1b1a).

VII.4.1.2.2. Y STR

En analysant les haplotypes STR du Y, on note que 7/21 sujets portent les mêmes haplotypes, et 2 autres haplotypes sont chacun partagés par deux sujets. Le typage du SNP du Chromosome Y révèle que ces sept haplotypes STR portent également les haplotypes SNP qui caractérisent l'haplogroupe E1b1a dominant dans nos échantillons.



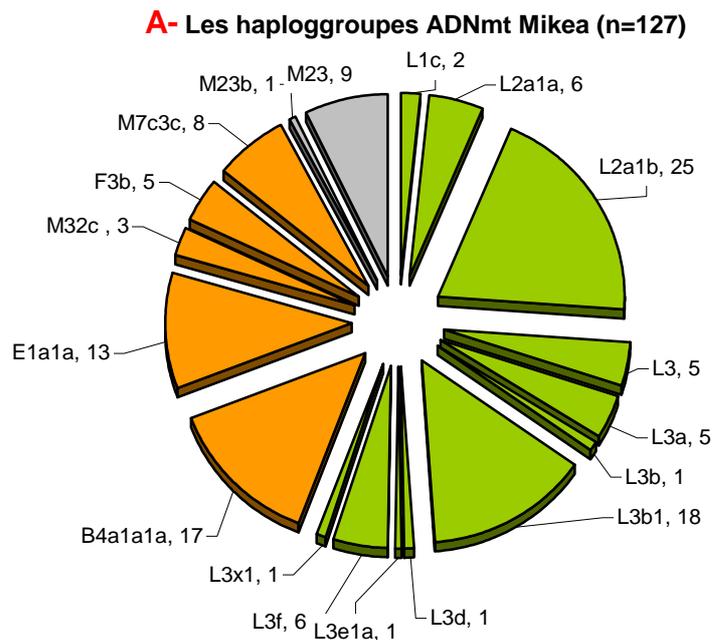
*Figure 34 : Fréquences absolues des haplotypes STR Y du groupe andriana
(Les couleurs mettent en relief les origines des haplotypes STR. Vert pour AF (E1b1a), orangée pour ISAE, violacée pour « Eurasie ».)*

Comme pour les lignées maternelles, les dominances de quelques lignées sont retrouvées pour les lignées paternelles. Toutefois, contrairement aux lignées maternelles, les haplogroupes d'origine africaines sont les plus nombreux. L'haplogroupe E1b1a, surtout fréquent en Afrique de l'Ouest, et avec des fréquences moins importantes en Afrique de l'Est et Sud est ainsi bien représenté. Seuls 2 sujets relèvent d'haplogroupes ISAE dont l'haplogroupe O1a2 avec l'haplotype Ht9 ainsi que l'haplogroupe C pour l'haplotype Ht3. Par ailleurs, deux haplogroupes qui sont couramment retrouvés au Moyen-Orient, J2 et R1a dans l'Ouest Eurasie sont portés par un sujet chacun. La diversité génétique est relativement faible, ce qui s'explique vue la fréquence de ces sept haplotypes.

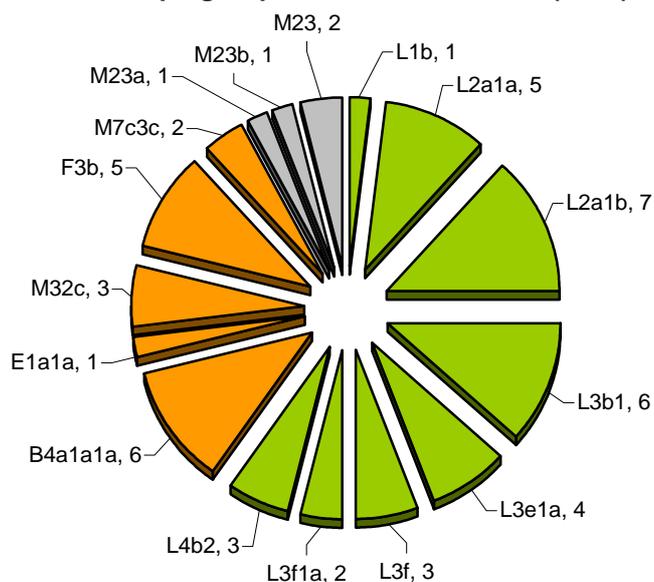
VII.4.2. les Mikea et les Vezo-N et VEZO-S

VII.4.2.1. Les lignées maternelles

Chez les Mikea, on retrouve une proportion Africaine (AF) : 59% contre 29% ISAE et les 11% restant dans l'haplogroupe M23, haplogroupe d'origine Ouest eurasiatique probable (entre Inde et Moyen-Orient) comme nous le proposons dans l'article (Ricaud & Razafindrazaka 2010, Section Publications). Chez les Vezo du Nord, AF : 54% ; ISAE : 33% et 12% haplogroupe M23 ; les Vezo du Sud ont les mêmes proportions que les Vezo du Nord. En prenant toujours en compte les différentes lignées, cette tendance à un pourcentage plus important de la composante africaine chez nos trois populations par rapport aux composantes asiatiques est statistiquement significatif (test de χ^2 , $p < .00001$).



B- Les haplogroupes ADNmt Vezo-Nord (n=52)



C- Les haplogroupes ADNmt VEZO-Sud (n=49)

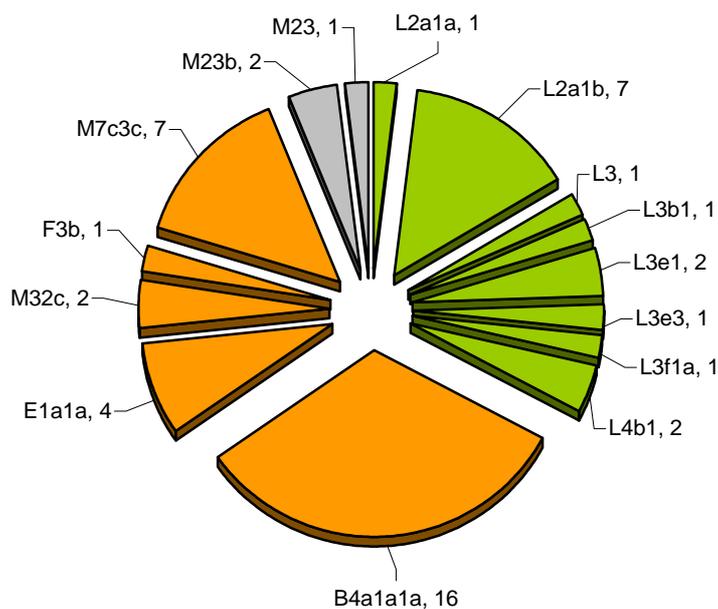


Figure 35 : Fréquences absolues des haplogroupes mitochondriaux chez les (A) Mikea ; (B) Vezo-Nord ; (C) Vezo-Sud

VII.4.2.2.1 Statistique de la diversité génétique

Pour les Mikea, les Vezo-N ainsi que les Vezo-S (Tableau 2), la diversité génétique est modérément élevée et conforme aux diversités retrouvées dans des populations malgaches précédemment publiées (Hurles 2005 ; Tofanelli *et al.*, 2009). Les valeurs négatives des tests de neutralité D de Tajima et Fs de Fu ne sont pas significatives. Les valeurs positives de D ainsi que Fs de Fu pour le groupe Andriana n'est pas significative non plus.

Diversité génétique de l'ADN mitochondrial des populations malgaches

Populations d'étude	N tot		H	MPD	π	θ_k	θ_S	Test de neutralité	
		k						D de Tajima	Fs de Fu
Mikea	127	29	0.935 ± 0.008	6.785 ± 3.22	0.018 ± 0.0094	11.446 [7.349507, 17.500004]	10.15 ± 2.69	-1.035 (0.137)	-3.83178 (0.196)
Vezo_N	52	19	0.950 ± 0.011	7.470 ± 3.547	0.019 ± 0.01	10.338 [5.783350, 18.155948]	9.737 ± 2.99	-0.793 (0.228)	-1.42399 (0.344)
Vezo_S	49	21	0.878 ± 0.038	6.708 ± 3.221	0.018 ± 0.009	13.384 [7.534033, 23.507534]	9.195 ± 2.879	-0.924 (0,186)	-3.72794 (0.117)
Andriana	32	7	0.679 ± 0.065	5.068 ± 2.525	0.0137 ± 0.007	2.465348 [1.038920, 5.519026]	4.221 ± 1.601	0.678 (0.774)	3.209 (0.883)

K : Nombre d'haplotype ; H : Indice de diversité de Nei (1987) ; π : diversité nucléotidique ; MPD : Mean number on Pairwise Difference ; θ_k : nombre moyen d'haplotype ; θ_S : nombre moyen de sites polymorphes

Tableau 2 : Statistique de la diversité de l'ADNmt chez les quatre groupes ethniques malgaches. (Les calculs sur les Andriana sont donnés à titre indicatif)

VII.4.2.2.2. Variations entre les groupes

Pour l'ensemble des populations (sans le groupe endogame Andriana) nous obtenons pour les Mikea, les Vezo-N et Vezo-S, une valeur assez faible variation globale intergroupe Fst (Fst = 0,0177) significative (p-valeur < 0.05). La comparaison entre les Mikea versus Vezo-N nous donne une valeur de Fst non significative (Fst = 0.00295) ne nous permettant donc pas de différencier les Vezo-N des Mikea pour ce système. Entre les Vezo-N ainsi que les Vezo-S, Fst = 0.0322 (p-valeur<0.05) et entre le groupe Mikea versus Vezo-S, la différenciation est aussi nette avec Fst = 0.0272 (p-valeur< 0.05) (cf. Talbeau 8 *infra*).

VII.4.2.2. Les lignées paternelles

VII.4.2.2.1. Y SNP

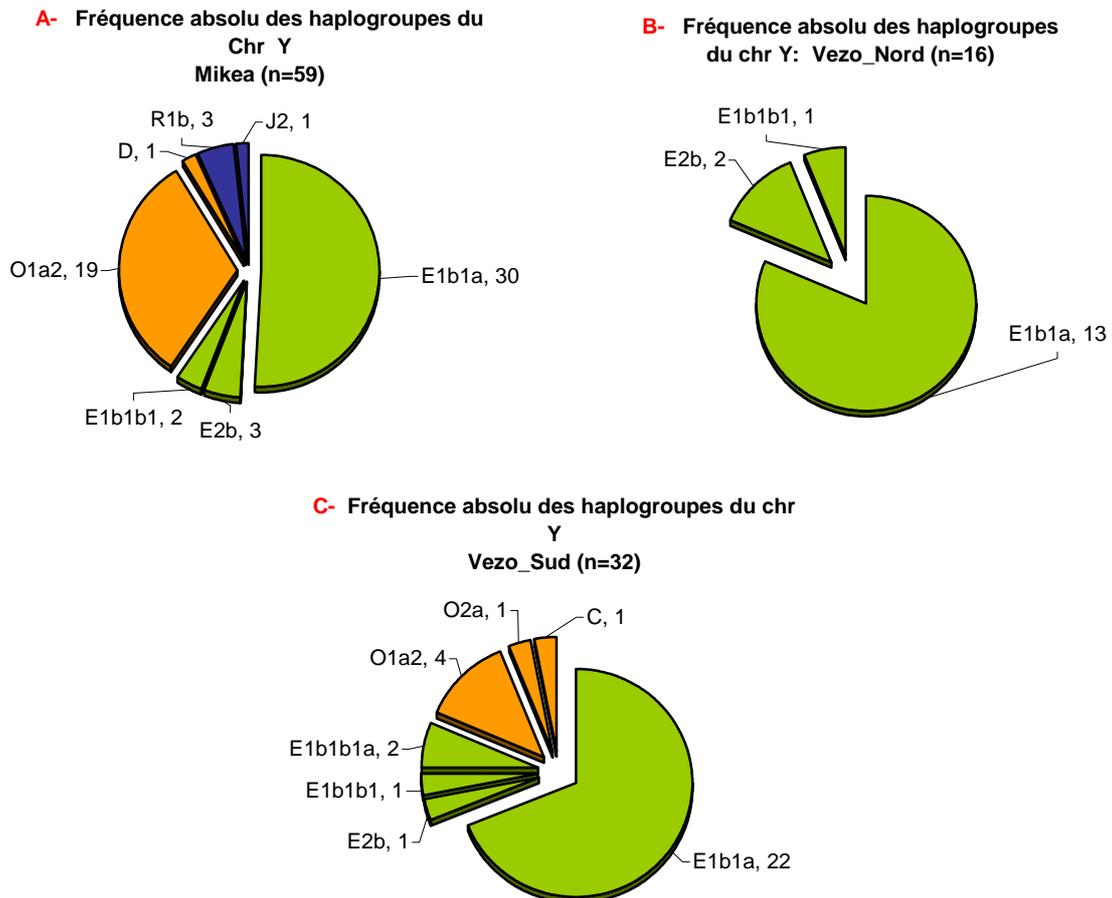


Figure 36 : Fréquences absolues des haplogroupes du chromosome Y chez les Mikea (A), Vezo-Nord (B), Vezo-Sud (C)

La diversité génétique des SNP du chromosome Y, est faible⁷⁹ avec des valeurs n'excédant pas $H=0.6493 \pm 0.0440$ comme observé chez les Mikea par exemple (Tableau 3 *infra*). Les mêmes ordres de valeurs de diversité génétique ont été retrouvés dans les publications précédentes (Hurles 2005 ; Tofanelli *et al.*, 2009). Un total de 10 haplogroupes ont été

⁷⁹ Bien que les mêmes haplotypes aient été caractérisés sur les sujets appartenant à un même haplogroupe, la valeur du H (Indice de diversité de Nei) varie beaucoup. Notons que cet indice dépend beaucoup du nombre de sujets dans un échantillon de populations.

caractérisés à partir des 132 hommes typés, ce qui pourrait beaucoup restreindre les distributions géographiques à l'origine ces lignées paternelles à Madagascar.

	Nb sujets	k	H
Mikea	59	7	0.6493 ± 0.0440
Vezo-Nord	16	3	0.3417 ± 0.1403
Vezo-Sud	32	7	0.5585 ± 0.0978
Andriana	21	5	0.3524 ± 0.1314

Tableau 3 : Diversité génétique des SNP du chromosome Y des populations malgaches

k : Nombre d'haplogroupes ; H : Indice de diversité génétique de Nei (1987)

En prenant la totalité des haplotypes caractérisés, 72% appartiennent à des haplogroupes fréquents sur le continent africain. Dans cette contribution africaine, le plus fréquent est l'haplogroupe E1b1a (le plus fréquent en Afrique de l'Ouest Rosa *et al.*, 2006) avec 51% chez les Mikea, 81% chez les Vezo-Nord et 69% chez les Vezo-Sud. Les haplogroupes E1b1b et E1b1b1a et E2b qui sont plutôt des haplogroupes retrouvés en Afrique de l'Est et du Sud (Cruciani *et al.*, 2006 ; Hassan 2008) sont retrouvés dans nos populations à un très faible pourcentage. Ensuite, 23% des haplotypes appartiennent à des haplogroupes asiatique avec une dominance de l'haplogroupe O1a2, l'un des plus fréquents dans les îles ISAE (Kayser, 2008). L'haplogroupe ISAE O1a2 recouvre à lui seul 88% du total des lignées asiatiques ; les trois autres haplogroupes O2a, C et D ne sont identifiés que chez un à deux sujets. Ensuite quelques occurrences d'haplogroupes qui pourraient être européen pour R1b (bien qu'il soit aussi retrouvé en Afrique de l'Ouest) ou Moyen-orientaux et/ou la région de l'Ouest de l'Eurasie pour J2 et R1a.

VII.4.2.2.1.1. Variations entre les groupes

Avec les SNP du chromosome Y, la différenciation évaluée par la variation globale entre les groupes ($F_{st} = 0.06215$; p -valeur < 0.05) est aussi important que la distance observée avec l'ADNmt. Cette distance est maximale entre les Mikea et les Vezo-S (cf. Tableau 9 *infra*).

VII.4.2.2.2. Y STR

En ce qui concerne les haplotypes STR du chromosome Y, pour la totalité des populations, il y a 92 haplotypes dont 70 haplotypes uniques et 22 multiples sur les 132 hommes typés (Tableau 4).

Populations	Haplotypes uniques	Haplotypes multiples	Nb	HD
Andriana	10	3	21	0.6190
Mikea	35	9	59	0.7457
Vezo_N	9	3	16	0.7500
Vezo_S	24	4	32	0.8750

Tableau 4 : Diversité haplotypique des STR Y

HD : Diversité haplotypique

La recherche d'haplotypes partagées deux à deux entre les différentes populations est par ailleurs montrée dans le Tableau 5 qui suit.

	Andriana	Mikea	Vezo-Nord	Vezo-Sud
Andriana	0			
Mikea	0	0		
Vezo Nord	0	4	0	
Vezo_Sud	1	2	1	0

Tableau 5 : Le nombre d'haplotypes STR Y partagés entre les populations

Un Andriana Merina partage le même haplotype STR du Y avec un Vezo du Sud (*et nous verrons plus loin une triangulation étonnante avec une lignée trouvée par S.Tofanelli (2009)*) ; les Mikea ainsi que les Vezo du Nord partagent quatre lignées paternelles ; les Mikea et les Vezo-Sud partagent 2 lignées paternelles ; enfin les Vezo-Nord et Vezo-Sud ont également une lignée paternelle en commun.

En ce qui concerne la diversité génétique et diversité haplotypique étudiées à partir des lignées paternelles des STR du chromosome Y, elle est faible chez les Andriana Merina, relativement élevée chez les Mikea et Vezo-Nord et élevé chez les Vezo-Sud, similaire à

ce que l'on retrouve chez d'autres populations africaines ou des îles du sud-est asiatique (Tableau 6)

Par ailleurs, une très proche parenté semble exister entre les différents groupes de la région du Sud-ouest qui suggérerait une faible diversité. Cependant, en dépit de ces haplotypes partagés, la variation totale observée entre les trois populations ($F_{st} = 0.059$), est importante en se référant à la distance génétique couramment retrouvée entre différents groupes mondiaux (Rosenberg *et al.*, 2002). Par ailleurs, les Vezo-N ainsi que les Vezo-S ne peuvent pas être différenciés sur la base des polymorphismes des STR du chromosome Y (distance génétique non significative : $F_{st} = 0.0460$; p -valeur > 0.05), et enfin une différence est bien visible entre les Mikea et les Vezo-S ($F_{st} = 0.0392$; p -valeur < 0.05) (Tableau 6 *infra*).

	Nb	k	Diversité	Diversité
			Haplotypique	génétique
			HD	H
Andriana	21	13	0.6190	0.8905 ± 0.0604
Mikea	59	44	0.7457	0.9860 ± 0.0068
Vezo-Nord	16	11	0.7500	0.9500 ± 0.0364
Vezo-Sud	32	28	0.8750	0.9919 ± 0.0099

Tableau 6 : Diversité génétique et Diversité haplotypique des populations malgaches (STR Y)

VII.5. Comparaisons entre les 3 groupes

Si l'on résume les relations entre ces trois groupes pour les deux systèmes ADNmt et STR du chromosome Y :

Les comparaisons par paire évaluées à travers les F_{st} montrent que la distance la plus importante est entre les Mikea et les Vezo-Sud.

Les deux groupes Vezo semblent être beaucoup plus liés à travers les lignées paternelles que maternelles.

Les Vezo-Nord et les Mikea semblent être plus liés via les lignées maternelles que paternelles.

	HV1	Y STR
VN versus Mikea	-	+
VN versus VS	+	-
Mikea versus VS	+	+

Tableau 7 : Résumé des comparaisons entre les groupes pour les deux systèmes

- : Différence non significative de la distance génétique

+ : Différence significative de la distance génétique

VII.6. Comparaisons entre les 6 groupes

Les comparaisons de nos trois populations avec deux groupes Antandroy et Antanosy de la partie Sud-est de l'île, (Tofanelli *et al.*, 2009) ainsi qu'avec un groupe de populations des Hautes-Terres augmentent le pourcentage des variations entre les groupes. En effet, pour la région HV1, $F_{st} = 0.02462$, (p -valeur <0.05) et les STR du chromosome Y, $F_{st} = 0.04295$ (p -valeur <0.05) et avec les Fréquences des haplotypes SNP du chromosome Y, la variance pour l'ensemble des populations est $F_{st} = 0.02722$ avec une valeur de p très statistiquement significative (p -valeur <0.05).

De nombreux haplogroupes sont partagés entre les différentes populations et groupes de populations.

- Pour les lignées mitochondriales, les mêmes haplogroupes sont retrouvées chez toutes les populations sauf l'haplogroupe R9 présent chez les Antanosy (Tofanelli *et al.*, 2009) et le groupe Hautes-Terres (HT) (Hurles 2005)
- Pour le chromosome Y, de nouveaux haplogroupes sont trouvés chez les deux populations du Sud-est que nous avons choisi d'intégrer dans nos analyses mais séparément (Antandroy et Antanosy). Il s'agit des trois haplogroupes B2a et B2b et L*.

Les relations entre les différents groupes sont ainsi illustrées par les statistiques de la distance génétique pour chacun des systèmes.

Statistique Fst des comparaisons par paires des lignées maternelles

	<i>HT</i>	<i>Tans</i>	<i>Tand</i>	<i>Mikea</i>	<i>VN</i>	<i>VS</i>
<i>HT</i>	0.00000					
<i>Tans</i>	0.03926	0.00000				
<i>Tand</i>	0.03635	0.00556	0.00000			
<i>Mikea</i>	0.03927	0.02806	0.02729	0.00000		
<i>VN</i>	0.03122	0.02834	0.02032	0.00295	0.00000	
<i>VS</i>	0.05634	-0.00299	0.00763	0.02722	0.03225	0.00000

Tableau 8 : Statistique Fst des fréquences haplotypiques : région HV1 de l'ADNmt

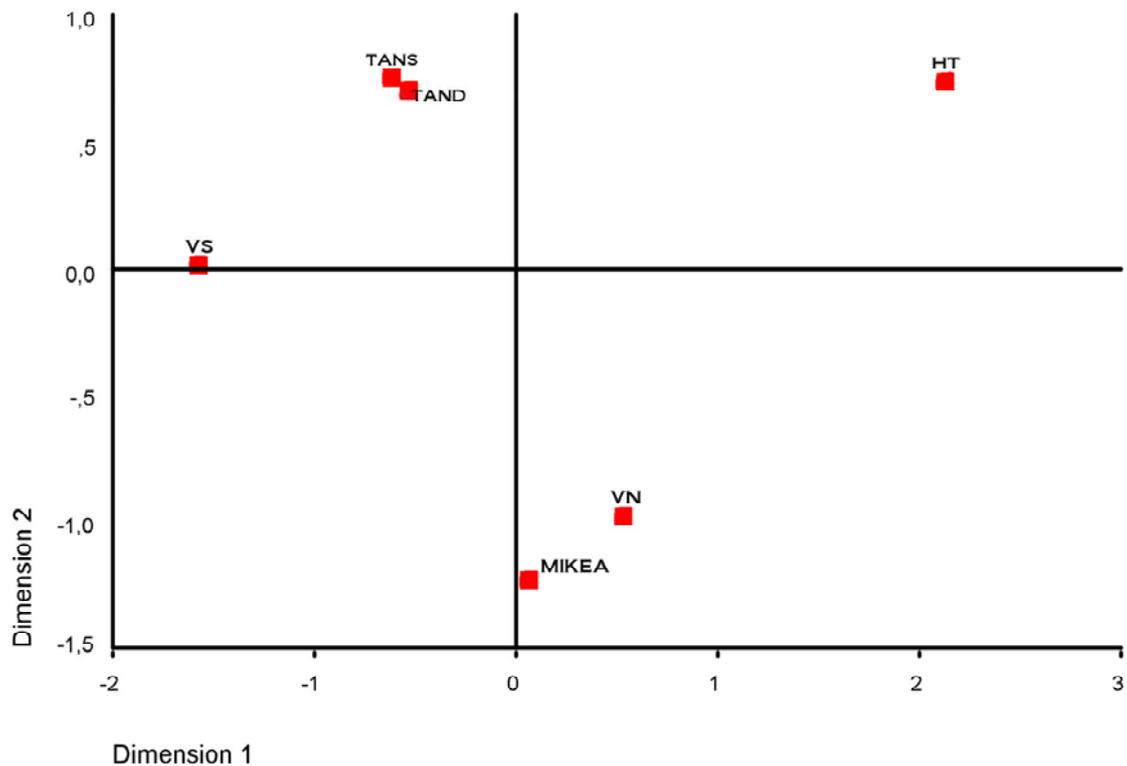


Figure 37 : MDS (Multidimensional-Scaling) à deux dimensions de cinq populations malgaches à partir des Fst de comparaison par paire des haplotypes HV1 de l'ADNmt

Statistique Fst des comparaisons par paires des lignées paternelles : SNP Y

	Mikea	VS	VN	HT	Tand	Tans
Mikea	0.00000					
VS	0.04111	0.00000				
VN	0.12088	0.00385	0.00000			
HT	0.02095	0.01685	0.06794	0.00000		
Tand	0.07870	-0.00391	0.00636	0.02725	0.00000	
Tans	0.02095	0.01685	0.06794	-0.02174	0.02725	0.00000

Tableau 9 : Statistique Fst des différences par paire : SNP du chromosome Y

Tand : Antandroy, Tans : Antanosy, VS : Vezo-Sud, VN : Vezo-N

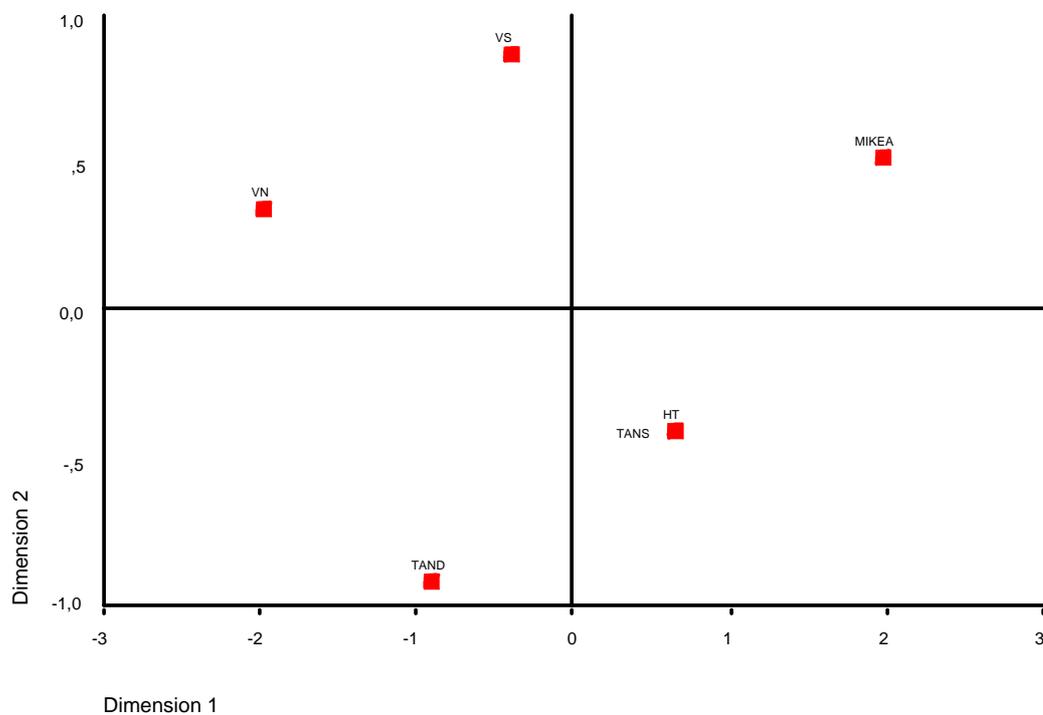


Figure 38 : MDS (Multidimensional Scaling) à deux dimensions de cinq populations malgaches à partir des Fst de comparaison par paire : SNP Y

Statistique Fst des nombres de différences entre allèles : STR du Y

	Tand	Tans	Mikea	VN	VS
Tand	0.00000				
Tans	0.03423	0.00000			
Mikea	0.07061	0.02675	0.00000		
VN	0.05152	0.05544	0.05905	0.00000	
VS	0.02843	0.02900	0.03915	0.04261	0.00000

Tableau 10 : Statistique Fst des différences par paire : STR du chromosome Y

Tand : Antandroy, Tans : Antanosy, VS : Vezo-Sud, VN : Vezo-N

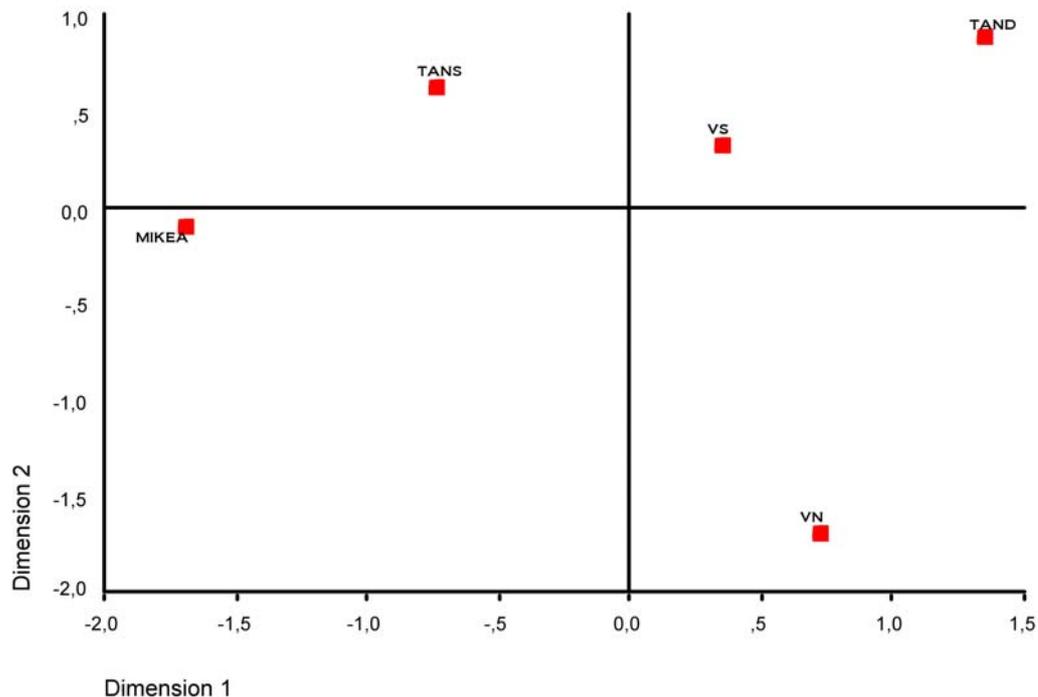


Figure 39 : MDS à deux dimensions de cinq populations malgaches à partir des Fst de comparaison par paire (STR Y). TANS : Antanosy ; TAND : Antandroy ; VN : Vezo-Nord et VS : Vezo-sud : STR Y

Ainsi, les Vezo du Nord et les Mikea sont les plus proches par les lignées maternelles alors qu'ils sont éloignés par les lignées paternelles (bien qu'ils partagent 4 haplotypes témoignant d'un flux génétique). Pour les lignées paternelles, après les Vezo-N, se sont les Antandroy qui sont les plus éloignés des Mikea tandis que les Antanosy semblent plus proches d'eux. Par ailleurs, si les deux groupes Vezo semblent bien distants à travers les lignées maternelles, la différenciation apparente à travers le MDS ci-dessus n'est en fait pas statistiquement significative.

En dehors des distances génétiques calculées à partir des variances moléculaires, les lignées STR du chromosome Y offrent la chance d'évaluer les liens de proche parenté entre les sujets. La recherche systématique d'haplotypes partagés entre les différentes populations a révélé certaines découvertes (Tableau 11). Si cela a été déjà décrit plus haut (Tableau 5) entre les quatre différents groupes malgaches étudiés dans ce travail de thèse, la même recherche réalisée sur tous les groupes révèle des proches parentés encore plus inattendues. En effet, en dehors de sujets qui dans une région géographique proche et qui partagent les mêmes haplotypes, comme c'est le cas des Mikea, Vezo-Nord et Vezo-Sud, deux lignées paternelles ont été retrouvées chez des sujets qui sont cette fois-ci géographiquement très éloignés, ceux des populations du Sud-est de l'île précédemment publiés par Tofanelli (2009)

Andriana	Antandroy	Antanosy	Mikea	VN	VS
Ht13		Ht13			Ht13
	MAD134	MAD35			
	Ht90				HT90
			Ht17	Ht17	
			Ht20	Ht20	
			Ht21	Ht21	
			Ht40	Ht40	
			Ht27		Ht27
			Ht60		Ht60
				Ht68	Ht68

Tableau 11 : Les haplotypes partagés entre les populations malgaches
(Ht3 partagé entre un andriana Merina, un Antanosy, et un Vezo-S)

VII.7. Contribution africaine versus contribution ISAE : différenciation intra groupe ethnique ?

Les observations suivantes nous ont orientés vers une approche plus fine de l'analyse des contributions des deux principales composantes des lignées retrouvées chez les populations malgaches : contribution des lignées africaines versus ISAE dans chaque population.

Les lignées maternelles : La distribution des différentes lignées des haplogroupes ISAE semble homogène au sein des Mikea, ainsi que des deux groupes Vezo avec les cinq lignées omniprésentes B4a1a1a ; E1a1a ; M32c ; F3b et M7c3c. Les mêmes observations ont été notées dans les études précédentes sur des populations malgaches (Soodyall, 1996 ; Hurles, 2005 ; *Tofanelli et al .*, 2009). En ce qui concerne les haplogroupes africains (AF), ceux-ci apparaissent plus hétérogènes avec 8 à 10 haplogroupes dans chaque populations avec les haplogroupes L3b1, L2a1a et L2a1b omniprésents.

Les lignées paternelles : Chez les Mikea, on retrouve une proportion de lignées africaines (AF) : 59% contre 34% de lignées ISAE et 7% de lignées qui seraient soit européenne soit de la région Ouest de l'Eurasie (Moyen-Orient / Inde). Chez les Vezo de la région du Nord, seulement des lignées africaines ont été retrouvées et en ce qui concerne les Vezo de la région Sud, 81% des lignées sont d'origine africaine tandis les 19% restant des lignées ISAE. Tout ceci suggère l'importance des lignées africaines ce qui est confirmé par le test exact de Fisher ($p < 0.0001$).

Ces proportions statistiquement significatives répondent-elles à des différenciations dans toutes les populations ? De la même manière que les tests de différenciation à l'intérieur des regroupements de populations, des tests AMOVA ont été réalisés afin de localiser les sources de variations entre les deux principales lignées composantes des différentes populations malgaches. Les lignées ISAE pourraient-elles être plus hétérogènes ou plus homogènes que les lignées africaines ou inversement, sur les Hautes-Terres et les Basses-Terres ? Afin de tester cette hypothèse, nous avons réalisé plusieurs niveaux de tests intra-groupe ethnique sur les différents systèmes ADNmt et chromosome Y lorsque cela fut possible. Encore une fois, cette subdivision géographique est-elle basée sur une réalité dans la définition des groupes de populations ?

1^{er} niveau : (i) « Groupe ethnique » où l'on observe les variations générales, et la significativité des valeurs des Fst est observée. Ce test donne un aperçu de la variation « initiale » entre les populations.

(ii) « Géographique globalisant » Hautes-Terres versus Basses-Terres. Un groupe géographique Hautes-Terres est confronté à un groupe géographique Basses-Terres. La valeur du Fct et Fsc seront alors examinées afin de savoir s'il a été pertinent de faire une telle composition⁸⁰

2^e niveau : Les variations des deux composantes entre HT et BT. Les lignées africaines (AF) du groupe HT sont confrontées aux lignées AF du groupe BT, les lignées ISAE du groupe HT sont confrontées à celles du groupe BT. L'attention sera portée sur la variation à l'intérieur des deux groupes de lignées ISAE et AF entre BT et HT ? On observera les deux indices Fct et Fsc, le premier renseigne sur la différence entre les deux groupes, le deuxième renseignant sur les variations (et leur importance) entre les populations à l'intérieur des groupes. Cet indice donnera ainsi un aperçu sur la question de la variation des lignées entre les groupes géographiques. On peut considérer ce test comme une étape vers le 4^e niveau qui sera concluant.

3^e niveau : Pour l'ensemble des lignées, celle des îles d'Asie du sud-est (ISAE) auraient-elles plus d'hétérogénéité que celles provenant du continent africain ? L'indice Fsc qui donnera un aperçu des variations entre les lignées à l'intérieur des groupes HT et BT ne donne pas un résultat unilatéral mais montrera l'importance (ou le poids) de cette variation

⁸⁰ En effet, si le Fct indique une variation significative, c'est que la source de la variation qui sera observée est située entre les deux groupes HT et BT constitués, ce qui rendrait ce choix de regroupement pertinent. Dans le cas contraire (Fct n'indique pas de variation et/ou non significatif et qu'en plus le Fsc augmente montrant que les variations se situent à l'intérieur des groupes entre les populations), c'est que le choix de regroupement n'aurait pas été pertinent et qu'il aurait fallu décliner les différents groupes en tenant compte des populations à l'intérieur des groupes.

4^e niveau : Pour aller plus loin, pour chacune des deux lignées indépendantes, comparer les différents groupes ethniques par paire. La question posée étant celle des Hautes-Terres versus Basses-Terres, ce sera la population des Hautes-Terres qui sera comparée à chaque groupe ethnique des Basses-Terres. L'indice F_{st} statuera sur l'importance relative cette variation

Ce test est alors répété pour chaque système HV1 ainsi que pour les SNP. Pour les STR du chromosome Y, le test a seulement été possible pour les deux groupes du Sud-est (Antandroy et Antanosy) ainsi que pour ceux du Sud-ouest de l'île (Mikea, Vezo) parce que ce système n'a pas été étudié par Hurles (2005) qui nous fournissait des données sur les Hautes-Terres.

HV1		Fst	Fct	Fsc	p-valeur	p-valeur	p-valeur
Géo	1)	HT et BT	0,06	+++			
Géo / ethnies	1)	HT vs BT		0,019	0,0201		variations à l'intérieur des groupes
Géo / ethnies	2)	ISAE HT vs BT		-0,27	0,02082		
Géo / ethnies	2)	AF HT vs BT		0,0745	0,02558		variations à l'intérieur des groupes
Lignées	3)	ISAE vs AF			0,03326		variations à l'intérieur des groupes
Lignées / Géo / ethnies	4)	ISAE	0,027				
		HT vs Tand		0,14858			
		HT vs Tans	0,0044	0,31			
		HT vs MIKEA	0,0832	0,13685			
		HT vs VN	0,0272	0,152			
		HT vs VS	0,01141	0,22287			
Lignées / Géo / ethnies	4)	AF	0,12539				variations entre les groupes
		HT vs TAND		+++			
		HT vs TANS	0,0147	+++			variations entre les groupes
		HT vs MIKEA	0,01033				variations entre les groupes
		HT vs VN	0,1014				variations entre les groupes
		HT vs VS	0,23				variations entre les groupes

BT : Basses-Terres ; HT : Hautes-Terres ; VN : Vezo-Nord ; VS : Vezo-Sud ; Tand : Antandroy ; Tans : Antanosy

Supra : Tableau 12 : Différenciation intra/intergroupes ; intra/inter lignées

Infra : Tableau 12' : Sommaire du test Fst (4).

Fst	HV1					
AF	HT	TANS	TAND	VN	VS	Mikea
HT	0.00000					
TANS	0.14700	0.00000				
TAND	0.12539	0.02037	0.00000			
VN	0.10144	0.04843	0.01596	0.00000		
VS	0.23095	0.04490	0.00836	0.01074	0.00000	
Mikea	0.10328	0.05004	0.00940	0.01347	0.01315	0.00000
AF	HT	TANS	TAND	VN	VS	Mikea
HT						
TANS	+					
TAND	+	-				
VN	+	+	-			
VS	+	-	-	-		
Mikea	+	+	-	-	-	

Fst	HV1					
ISAE	HT	TAND	TANS	Mikea	VN	VS
HT	0.00000					
TAND	0.02762	0.00000				
TANS	0.00444	0.02355	0.00000			
Mikea	0.01996	0.06476	0.00715	0.00000		
VN	0.02724	0.01894	0.01627	0.02248	0.00000	
VS	0.01141	0.01152	-0.01784	0.01336	0.03766	0.00000
ISAE	HT	TAND	TANS	Mikea	VN	VS
HT						
TAND	-					
TANS	-	-				
Mikea	-	+	-			
VN	-	-	-	-		
VS	-	-	-	-	-	

SNP Y		Fst	Fct	Fsc
		p-valeur	p-valeur	p-valeur
Géo	1)	HT et BT	0.03055	0.00391
Géo / ethnie	1)	HT vs BT	-0.02078	0.03801
Géo / ethnie	2)	ISAE HT vs BT	-0.07589	0.19694
Géo / ethnie	2)	AF HT vs BT	0.50655	-0.01114
Lignées	3)	ISAE vs AF	0.23029	+++
Lignées / Géo / ethnies	4)	ISAE	0.05607	0.26588
		HT vs Tand	0.04512	0.28641
		HT vs Tans	0.09532	0.06256
		HT vs MIKEA	-----	
		HT vs VN	-0.12463	1.00000
		HT vs VS	0.45766	
		HT vs TAND	+++	variations entre les groupes
		HT vs TANS	0.40334	+++
		HT vs MIKEA	0.47547	+++
		HT vs VN	0.38670	+++
		HT vs VS	0.46309	+++
				variations entre les groupes

BT : Basses-Terres ; HT : Hautes-Terres ; TAND : Antandroy ; TANS : Antanosy ; VN : Vezo-Nord ; VS : Vezo-Sud

Supra : Tableau 13 : Différenciation intra/intergroupes ; intra/inter lignées

Infra : Tableau 13' : Sommaire du test Fst (4)

Y SNP						
AF	HTtot	VN	Mikea	VS	TAND	TANs
	HT	0.00000				
	VN	0.38670	0.00000			
	Mikea	0.47547	-0.04092	0.00000		
	VS	0.46309	-0.02655	-0.01801	0.00000	
	TAND	0.45766	-0.00649	0.01198	0.00806	0.00000
	TANs	0.40334	-0.03167	-0.00319	-0.00895	-0.00945
						0.00000
AF	HTtot	Vezo_N	Mikea	VS	TAND	TANs
	HT					
	VN	+				
	Mikea	+	-			
	VS	+	-	-		
	TAND	+	-	-	-	
	TANs	+	-	-	-	-

Y SNP					
ISAE	HT	TAND	Mikea	VS	TANs
	HT	0.00000			
	TAND	0.05607	0.00000		
	Mikea	0.09532	0.50148	0.00000	
	VS	-0.12463	-0.02857	0.18728	0.00000
	TANs	0.04512	-0.14302	0.39921	-0.01791
					0.00000
ISAE	HT	TAND	Mikea	VS	TANs
	HT	-	-	-	-
	TAND	-	+	-	-
	Mikea	-	+	-	+
	VS	-	-	-	-
	TANs	-	-	+	-

STR Y		Fst	Fct	Fsc	p-valeur	p-valeur	p-valeur
Géo	1)	SO et SE	0.04295		+++		
Géo / ethn	1)	SO vs SE		0.00340		0.04085	variations à l'intérieur des groupes
Géo / ethn	2)	ISAE	SO vs SE	0.15468		0.13373	variations à l'intérieur des groupes
Géo / ethn	2)	AF	SO vs SE	0.00935		0.02857	
Lignées	3)	ISAE vs AF				0.07721	variations à l'intérieur des groupes

SO : Sud-ouest ; SE : Sud-est ; VN : Vezo-Nord, VS : Vezo-Sud, Tand : Antandroy, Tans : Antanosy

Supra : Tableau 14 : Différenciation intra/intergroupes ; intra/inter lignées, STR Y

Infra : Tableau 14' : Sommaire du test Fst (4)

Fst	Y STR				
AF	Mikea	VN	VS	Tand	Tans
Mikea	0.00000				
VN	0.00979	0.00000			
VS	0.01755	0.04185	0.00000		
Tand	0.03915	0.05062	0.03785	0.00000	
Tans	0.02746	0.03553	0.03906	0.03879	0.00000

AF	Mikea	VN	VS	Tandroy	Tanosy
Mikea					
VN	-				
VS	-	-			
Tand	+	-	-		
Tans	-	-	+	+	

Fst	Y STR				
ISAE	Mikea	VS	Tand	Tans	
Mikea	0.00000				
VS	0.205	0.00000			
Tand	0.371	0.12798	0.00000		
Tans	0.277	0.11359	0.04949	0.00000	

ISAE	Mikea	VS	Tand	Tans
Mikea				
VS	+			
Tand	+	-	-	
Tans	+	-	-	

Les contributions africaines AF et ISAE

Pour les variations comparées de la région HV1 de l'ADNmt, le 2^e niveau des Tests AMOVA des lignées ISAE, (HT versus BT) ne montre pas des différences significativement à 5%. Cependant, en ce qui concerne les lignées AF, HT versus BT, des variations à l'intérieur des groupes sont observées et sont statistiquement significatives (Fsc = 0.0256 ; p < 0.05). Ce constat est renouvelé pour le 4^e niveau des tests comparant une à une les populations des Basses-Terres (BT) Antandroy, Antanosy, les deux groupes Vezo, les Mikea avec le groupe Hautes-Terres (HT). Un résultat qui semble conforter nos premières observations sur les fréquences des lignées AF plus importante. Il semblerait ainsi que les lignées AF soient plus hétérogènes sur les BT que sur HT.

Pour les variations du chromosome Y (SNP), pour le 2^e niveau des tests, ISAE et AF avec HT versus BT pour chaque « type » de lignées, une variation est observée pour les lignées ISAE ($F_{sc} = 0.03$; $p\text{-valeur} < 0.05$). Les F_{st} des lignées ISAE ne sont significatives que pour les comparaisons par paire des populations des Basses-Terres avec les Hautes-Terres et qui pourrait probablement aller dans le sens des Basses-Terres compte tenu des proportions statistiquement significatives (cf. *supra*). Cependant, aucune des comparaisons par paires des lignées ISAE pour le groupe HT comparé à chaque population BT n'est significative. Les variations des lignées ISAE ne sont pas confirmées entre les populations, comme ce que l'on observe avec la région HV1 de l'ADNmt. Par ailleurs, pour les lignées AF, si le 2^e niveau du test n'a pas été significatif, c'est au 4^e niveau que toutes les variations sont clairement observées. De la même manière que les polymorphismes de la région HV1 (ADNmt), les variations au sein des lignées africaines des groupes ethniques des Basses-Terres sont statistiquement différentes de celles du groupe Hautes-Terres.

Enfin, les tests comparatifs donnant les F_{st} par paire pour les haplotypes STR Y, n'étant possible qu'entre les groupes ethniques des Basses-Terres (absence de données pour les HT), aucune corrélation possible avec les deux tests précédents ne peuvent être réalisées. Cependant une tendance apparaît même si généralement, on n'observe pas beaucoup de variations significatives entre les composantes des différentes populations (Tableau 14 *supra*). De façon plus détaillée, pour les lignées africaines, une certaine différence est observée entre les Antandroy ainsi que les Mikea, les Vezo du Sud ainsi que les Antanosy mais aussi entre les Antandroy et les Antanosy. Cette dernière observation a déjà été démontrée sur l'ensemble des lignées entre les Antandroy et Antanosy. Ce qui nous a amené à séparer les deux groupes ethnique.

En ce qui concerne les lignées ISAE cependant, des différences significative sont observées mais seulement entre les Mikea ainsi que tous les autres groupe ethnique. Ceci pourrait s'expliquer par la forte proportion de lignées O1a2 (37%) chez les Mikea alors qu'on observe des pourcentages beaucoup plus faibles chez les autres groupes.

Il semble y avoir une différence dans les deux contributions AF et ISAE entre le groupe des Hautes-Terres comparé aux différentes populations des Basses-Terres. Si les lignées africaines semblent confirmer cette variation, voire cette hétérogénéité, celle des lignées ISAE ne réaffirme pas cette observation que ce soit à travers les polymorphismes de la région HV1 ni ceux du NRY. L'attention doit cependant être portée sur le fait que si les groupes des Basses-Terres ont pu être décomposé, celui des Hautes-Terres ne l'est pas, faute de données suffisantes. Il serait en effet certainement plus informatif de faire la comparaison entre des groupes ethniques sans plus aucune classification géographique « globalisante » comme on l'a démontré même au niveau de sous-groupe ethnique (les Vezo-Nord et Vezo-Sud).

VIII. RESULTATS DES COMPARAISONS INTER POPULATIONNELLES

Afin d'essayer de préciser les origines géographiques des deux composantes principales des populations malgaches (africaine et Indonésienne) j'ai évalué les distances génétiques – via le logiciel Arlequin- entre les populations malgaches et des populations potentiellement ancestrales issues de base de données créées comprenant 84 populations pour les lignées maternelles africaines (Base de données (Brucato 2010)) et 70 populations ISAE (Cette étude, et Montagnon D 2008) et pour les lignées paternelles, 93 populations africaines (Brucato, 2010) et 64 populations ISAE (cette étude et Montagnon D (2008), pour les STR Y, et cette étude pour les SNP Y). A partir de ces mêmes bases de données, des recherches comparatives d'haplotypes ont été réalisées pour la région HV1 de l'ADNmt et les STR du chromosome Y, en recherchant les concordances parfaites (du terme anglo-saxon « exact match »), et ceci à travers le logiciel Arlequin, Dataconv et YCDMA). Pour finir, les résultats de ces distances génétiques ainsi que les concordances d'haplotypes ont été utilisés afin de sélectionner les populations potentiellement parentales (ou ancestrales), et par la suite calculer à travers les logiciels ADMIX 2.0 et Leadmix, les pourcentages des différentes composantes initiales lors des métissages. Le

logiciel Adfit (Gourjon & Degioanni 2009) a permis de préparer les fichiers d'entrée des logiciels d'admixture.

VIII.1. Les origines des lignées retrouvées dans les populations malgaches

VIII.1.1. Les lignées maternelles

Les distances génétiques ont été calculées en différenciant les contributions africaines et indonésiennes dans chaque population. Une démarche semblable a été réalisée par Tofanelli (2009) avec les populations du Sud-est. Il a regroupé des sujets Antandroy, Antanosy et Antaisaka en un ensemble de population « côtière » (CT) (ce qui est discutable : cf. *supra*) qu'il a comparé avec des populations africaines. Ce regroupement CT a indiqué le Sud-est de l'Afrique, notamment le Mozambique (n=416) (Pereira *et al.*, 2001 ; Salas *et al.*, 2002) et l'Afrique de l'Est avec un assez faible échantillon de population Sukuma de Tanzanie (n=21) (Knight *et al.*, 2003). Il utilise un nouveau calcul de distance génétique qu'il a mis au point dans son article (Dhs Statistics qui est une variante de la distance génétique D de Nei (1987) ainsi que du Fst (Wright 1950)). Il suggère une affinité plus marquée de ces populations « côtières » (CT) avec ces populations sud-est africaines tandis que le groupe des Hautes-Terres (HT) serait plutôt lié à un continuum de l'expansion Bantoue à partir des régions ouest et centre africaines.

Nous avons poursuivi cette démarche car nous avons confirmé une certaine hétérogénéité lors des comparaisons par paire des lignées africaines pour les populations du Sud-est (Tofanelli *et al.*, 2009), sud-ouest (Mikea, Vezo-N, Vezo-S) contre celles du groupe Hautes-Terres (HT) (cf. *supra* : Résultat intra-groupe) :

Les tableaux des distances génétiques en annexe (Annexe VIb p42-43) montrent ainsi les Fst de comparaison par paires des lignées africaines avec d'une part les lignées dans chaque population malgache et d'autre part les 36 populations africaines (36 populations sélectionnées à partir des distances génétiques (< 0.10) d'une première comparaison sur les

84 populations initiales choisies (Annexe VIa p40-41) : La représentation à deux dimensions MDS des lignées africaines des 84 populations est présentée dans la Figure 40 *infra*. Contrairement à Tofanelli *et al.*, (2009), compte tenu de nos analyses intra-populations malgaches, nous avons considéré les populations sur des critères d'identité « ethnique » et non seulement géographique.

Ainsi, lorsqu'on sépare les groupes précédemment rassemblés par Tofanelli *et al.*, (2009) dans un groupe « côtiers », la tendance avancée par cet auteur d'une relation entre ces populations avec le Mozambique n'est plus significative à 5% et encore moins avec celles d'Afrique de l'Est. En effet, en prenant les deux groupes ayant suffisamment d'échantillon : les Antandroy avec un nombre de sujets affiliés à un haplogroupe africain égal à 23 et les Antanosy avec un nombre de sujets affiliés à un haplogroupe africain égal à 18, la tendance est certes observée pour les Antanosy mais cependant elle n'est pas significative ($F_{st}=0.00893$ p-valeur >0.05), probablement à cause un faible nombre de séquences. En revanche, le F_{st} ne rapproche plus les groupes Antandroy des populations du Mozambique et d'Afrique de l'Est, mais donne des valeurs de F_{st} significatives qui les rapprochent de populations ouest et centre africaines ! C'est également le cas de nos populations Mikea, Vezo-Nord et Vezo-Sud (cf. Figure 40 *infra* ; Annexe VIb p42-43). Notons cependant que le record de concordance d'haplotypes HV1 est obtenu avec la Mozambique pour l'ensemble des populations malgaches analysé, avec un total de 21 haplotypes (21/33 concordances dans l'ensemble des populations comparées) qui concordent avec ceux du Mozambique dont certains haplogroupes sont plus fréquemment retrouvés en Afrique de l'ouest et centrale (Annexe Xb p77-78).

En ce qui concerne le groupe Hautes-Terres (HT), les F_{st} indiquent, pour toutes les comparaisons des valeurs très importantes (éloignement donc) avec les populations africaines (F_{st} allant de 0,08 à 0,17) (cf. Figure 40 *infra* ; Annexe VIb p42-43) et toutes des valeurs significatives, comme cela a été également confirmé par les analyses intra-populations malgaches ($F_{st} = 0,10$ jusqu'à 0,23). D'importantes fréquences de lignées L3b1,

plus importantes que celles qui sont retrouvées dans les populations africaine de l'ouest et du centre pourraient expliquer cette distance vis-à-vis des populations ouest et centre africaines.

Il y a deux façons de considérer ces résultats, soit que ce groupement HT, comme celui du groupement CT n'est pas valide et ne peut donc pas être en aucune façon interprété, soit comme une tendance qui mériterait d'être évoquée et mise en perspective pour affiner les échantillonnages de populations.

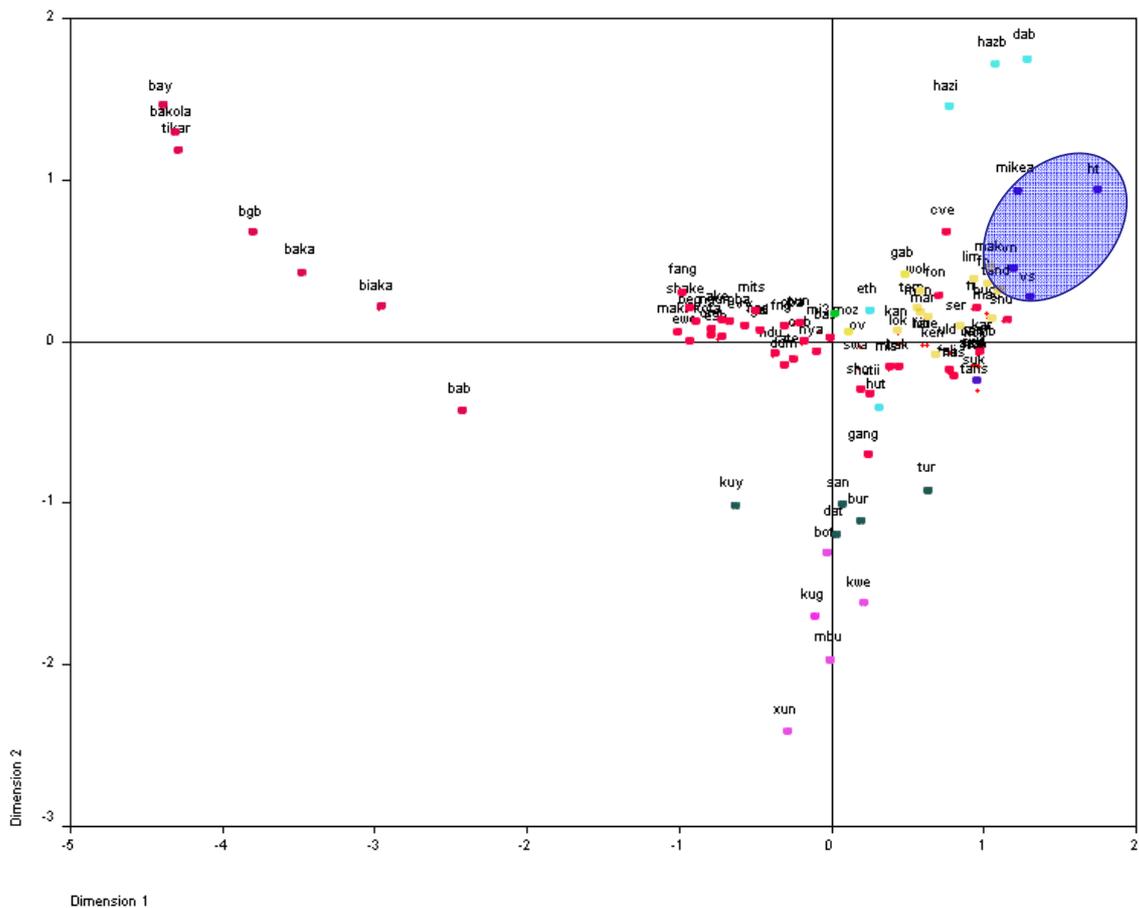


Figure 40 : La représentation à deux dimensions MDS des lignées africaines à partir des *Fst* des comparaisons par paires des haplotypes *HVI* des populations malgaches avec 84 populations africaines. Populations malgaches séparés dans l'aire en bleu. (*S-Stress* = 0.109)

Bleu : Malgaches ; **Jaune** : Centre-Afrique ; **Rouge** : Afrique de l'ouest et pygmées ; **Rose** Afrique du sud et Khoisan ; **bleu clair** : Afrique de l'est ; **Vert clair** : Afrique Sud-est (Mozambique)

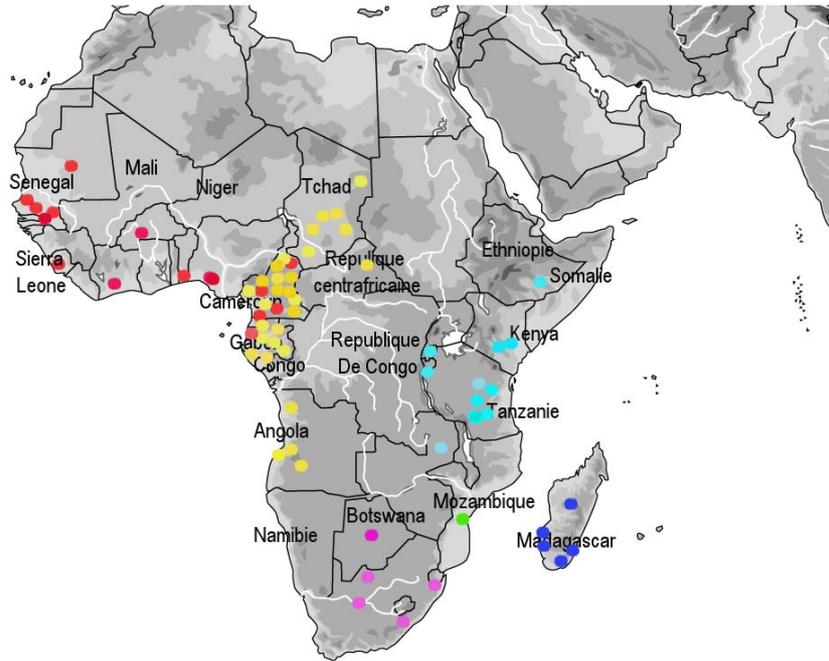


Figure 41: Localisation géographique des différentes populations africaines de comparaison

En ce qui concerne les lignées maternelles ISAE, nous avons vu dans les analyses intra-populations que nous n'avons observé aucune différence significative dans les comparaisons par paires des lignées ISAE du groupe des Hautes-Terres et celles retrouvées chez les populations de la région Sud-ouest ainsi que Sud-est de Madagascar. De ce fait, en considérant l'ensemble des lignées ISAE retrouvées dans les populations malgaches, les populations des îles de l'Asie du Sud-est avec lesquelles on observe le maximum d'affinités sont celles retrouvées dans la région du centre et de l'ouest et centre de l'archipel Indonésien, mais également quelques groupes aborigènes de Taiwan voire des Philippines et de la Malaisie. Les concordances d'haplotypes HVI suivent ces mêmes tendances (cf. tableau en Annexe Xb p77-78).

Les haplotypes ISAE retrouvés dans nos populations ont de larges distributions dans les îles d'Asie du Sud-est sauf les haplotypes issus du motif Polynésien B4a1a1a. De cet haplogroupe a divergé un « sous-clade » malagasy (cf. article en Publications) que nous avons nommé le « Motif Malagasy » dénommé B4a1a1a2. Les uniques groupes chez lesquels on trouve ce « motif Polynésien » dénommé B4a1a1a dans les régions ISAE sont pour l'instant

des groupes des îles Moluques (Ambon) et du Sulawesi (Ujung-padang) et Bornéo à Banjarmasin (cf. Figure 42 *infra* ; Annexe VII p48-51). Ces régions concordent avec les régions pointées comme source des emprunts linguistiques de langue du Sulawesi du Sud et du Malais. Nous nous posons ainsi de plus en plus la question des emprunts linguistiques retrouvés dans le Malagasy. Ne refléteraient-ils pas également des « empreintes » génétiques, contrairement à ce que nos collègues linguistes postulent classiquement dans leur discipline ?

Remarquons qu'à part les lignées M23 qui pourrait avoir une origine Ouest Eurasienne (entre Moyen-Orient et L'Inde), mais peut-être une histoire de migration différente, nous n'avons pas trouvé de lignées féminine couramment trouvées au Moyen-Orient ni en Inde.

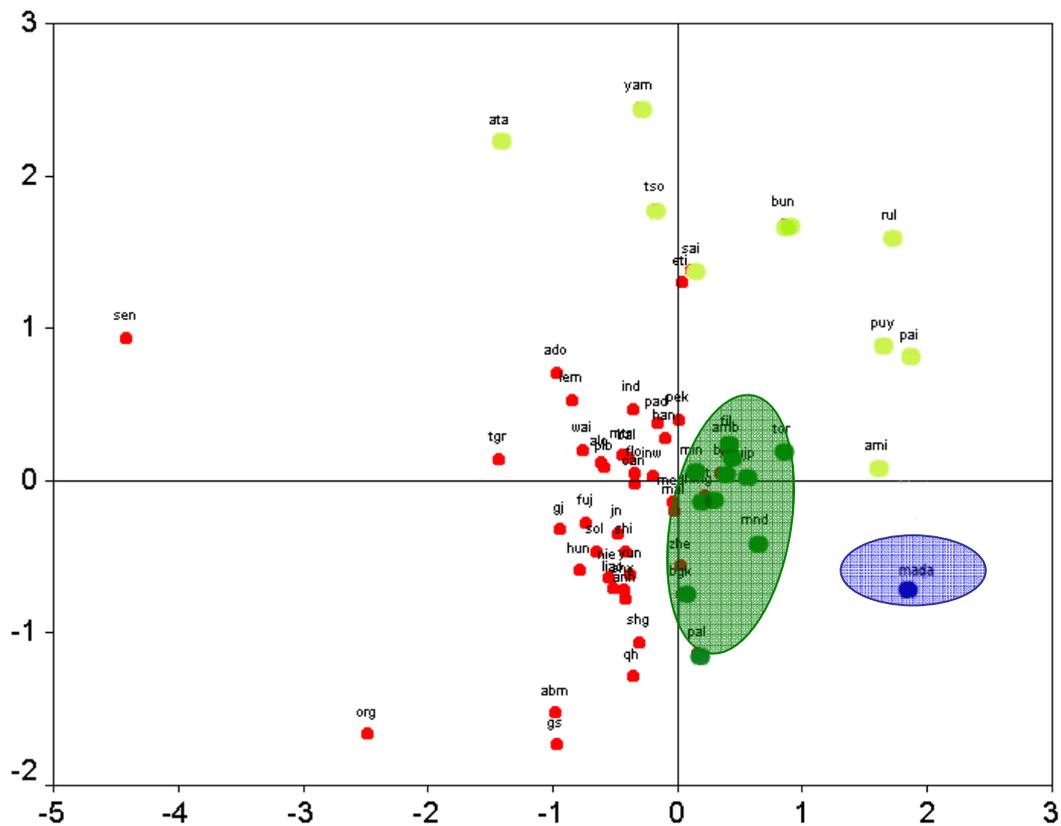


Figure 42: La représentation à deux dimensions MDS des lignées ISAE à partir des Fst des comparaisons par paires des haplotypes HV1 des populations malgaches avec 56 populations ISAE. Les populations malgaches localisées dans l'aire en bleu ; les populations les plus proches des régions centre et Ouest de l'archipel Indonésien (S-Stress = 0.15022)

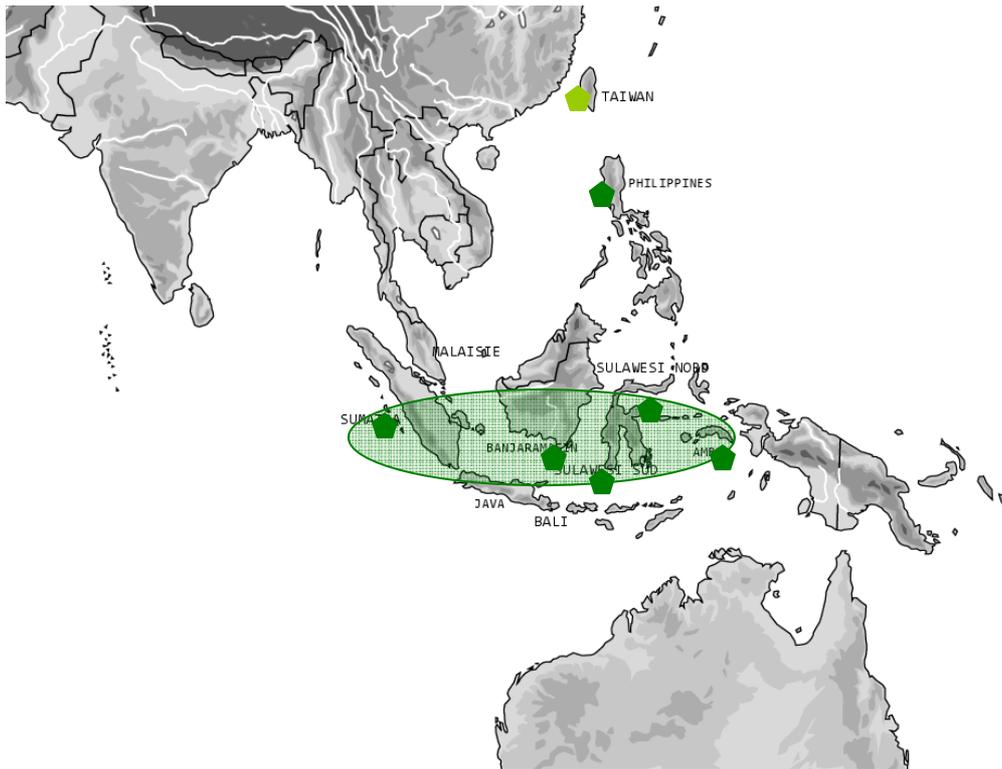


Figure 43: Localisation géographique des populations proches des populations malgaches dans les îles du sud-est Asiatique (vert foncé) ; Lignées maternelles

VIII.1.2. Les lignées paternelles

En ce qui concerne les origines des lignées paternelles, les concordances de 12 locus des haplotypes STR du Y atteignent jusqu'à 20% avec le Mozambique et autour de 10% avec des populations d'Afrique centrale comme le Gabon et l'Angola (Annexe VIIIb p55-57). Les distances génétiques sont faibles ($F_{st}=0,015$ à $0,07$ le maximum, p -valeur $<0,05$) avec l'ensemble des populations échantillonnées dans ces régions. Nous n'avons pas les données parallèles des STR du Y sur le groupe des Haute-Terres mais les comparaisons des SNP du chromosome Y placent toutes les populations malgaches avec les populations d'Afrique de l'Ouest et du Centre comme c'est le cas avec les lignées maternelles (cf. Figure 44 *infra* ; Annexe IXb 1 et 2 p62-69). C'est l'haplogroupe E1b1a, le plus fréquemment retrouvée en Afrique de l'Ouest et Central qui est en effet majoritairement retrouvé sur les Hautes-Terres mais également dans cinq autres populations malgaches. En analysant plus

finement les sous-branches de E1b1a, notamment E1b1a7, on gagnerait certainement dans la résolution de l'affiliation des haplotypes retrouvés à Madagascar. Cela permettrait en effet de « trancher » avec plus d'arguments la proximité des populations malgaches des groupes de l'Afrique de l'Ouest ou de l'Afrique centrale ou de l'Afrique de l'Est. En effet, si E1b1a présente un gradient de distribution ouest-est (avec les maximum de fréquence dans l'extrême ouest de l'Afrique, au Sénégal par exemple), une de ses sous-branches fille E1b1a7 a un gradient de distribution inverse, d'est en ouest (en partant de l'Afrique centrale) avec les plus fortes fréquences au Cameroun (23%) et au Burkina Faso (16%) ; elle est retrouvée seulement chez un sénégalais. En revanche, sur la côte est-africaine, E1b1a7 est présent en Tanzanie et au Kenya (Luis *et al.*, 2004), et très récemment retrouvé chez 26% des groupes Bantous du sud-est (nomination Bantou Sud-est par opposition aux Khoisans étudiés dans cette publication) avec des fréquences atteignant 26% (Naidoo *et al.*, 2010). Une récente étude sur les populations Comoriennes (Msaidie *et al.*, 2010) semble déjà confirmer cette proximité pour les 20% des lignées E1b1a retrouvées chez les populations Comoriennes et qui sont affiliés à la sous-branche E1b1a7.

Pour l'heure la quasi-absence de publications de STR du chromosome du Y dans les populations Est et Sud-est africaines ne nous permet pas réellement de rapprocher avec assurance les populations malgaches des groupes de l'Afrique centrale (Gabon et Angola) comme le suggèrent les distances génétiques. Les éléments actuels semblent néanmoins converger vers des origines Sud-est africaines.

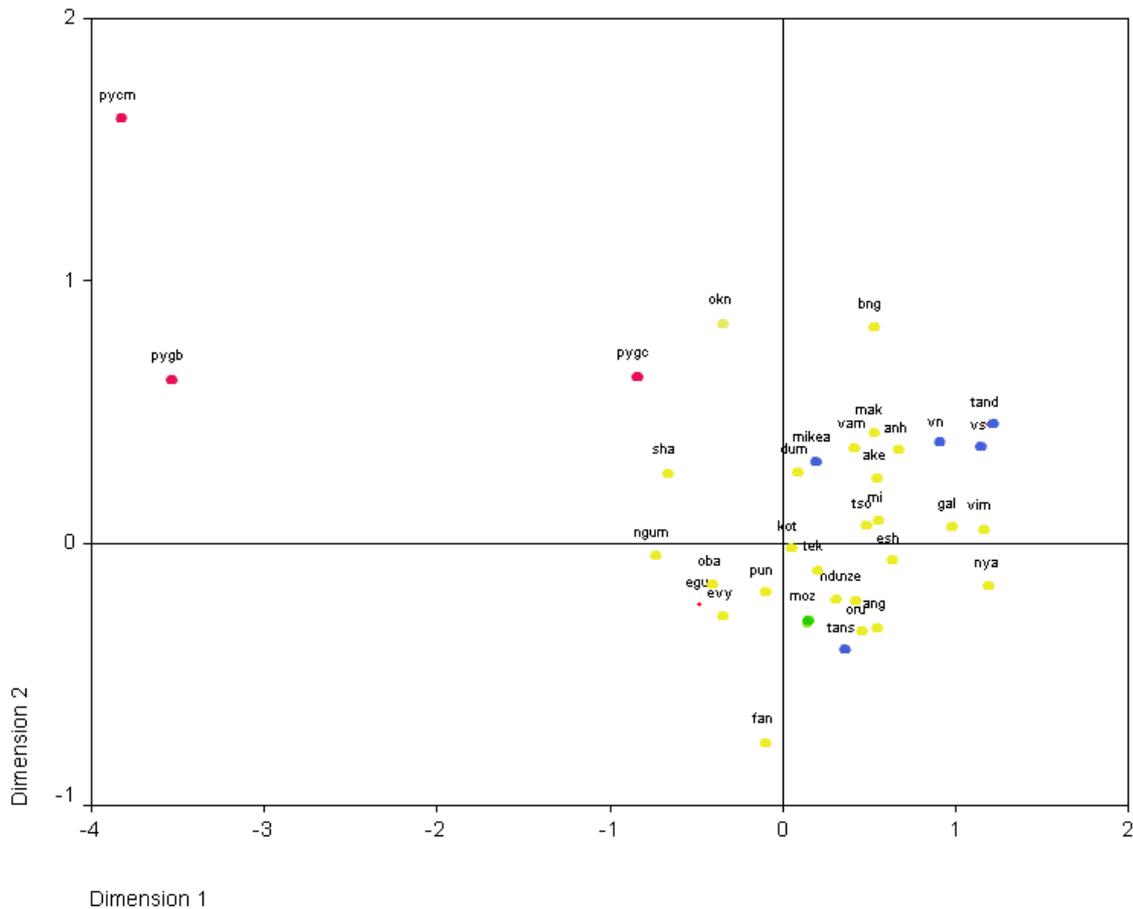


Figure 44 : La représentation à deux dimensions MDS des lignées africaines à partir des F_{st} des comparaisons par paires des haplotypes STR Y des populations malgaches avec 30 populations africaines (S -Stress = 0.134) **Bleu** : Malgaches ; **Jaune** : Centre-Afrique ; **Rouge** : Afrique de l'ouest et Pygmées de l'Afrique Centre-ouest ; **Vert clair** : Afrique Sud-est (Mozambique)

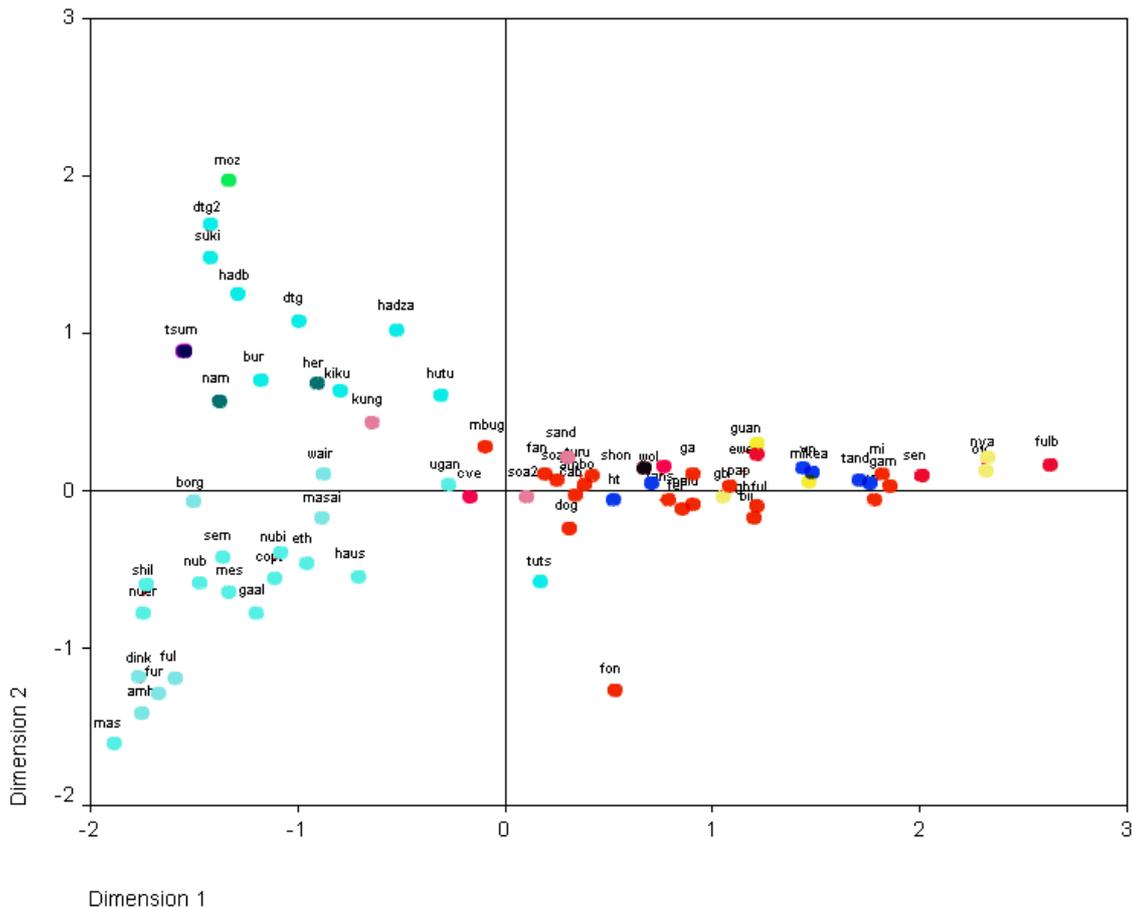


Figure 45 : MDS Fst des comparaisons par paires des haplogroupes SNP Y avec 65 populations AF. (S-Stress = 0.129)

Bleu : Malgaches ; **Jaune** : Afrique centre & sud-ouest ; **Rouge** : Afrique d'Ouest ; **Rose** : Afrique du sud. **Vert clair** : Sud-est Afrique

En ce qui concerne les lignées paternelles ISAE, les concordances sur 12 loci des haplotypes STR du Y rapprochent les groupes malgaches des sujets Malais jusqu'à Timor (Région Est de l'Indonésie) (Annexe VIIIa p53-54). Pour ce système encore, ces lignées semblent avoir de larges distributions dans les îles de l'Asie du Sud Est. Malgré la faible représentation des lignées ISAE dans nos échantillons, seulement représentées par les haplogroupes O1a2 (73%) et O2a (20%), C (4%) et D (2%), les groupes malgaches sont rapprochés des groupes des régions centrales et Ouest de l'archipel Indonésien, remontant jusqu'en Taiwan et Philippines. Cependant, il est important de noter que les distances génétiques sont très importantes, notamment pour celles des comparaisons par paires à partir des fréquences des haplogroupes du chromosome Y (cf. Annexe IXa p59-61). Les

apports de lignées paternelles des lignées ISAE semblent présenter un facteur de biais sexuel lorsque l'on observe les populations échantillonnées.

D'autres apports mériteront cependant d'être approfondis, notamment les haplogroupes C et D. En ce qui concerne les deux lignées C et D, il serait intéressant que D soit l'haplogroupe basal (D-M174) qui est retrouvé chez les Andamans mais la probabilité qu'il puisse s'agir de la branche fille D1-M15 ne peut pas être écartée. Aucune concordance n'est cependant encore retrouvée dans aucune lignées STR du Y échantillonnés des îles du Sud est Asiatique, de même que pour la lignée C.

Remarquons que la contribution mineure des lignées Eurasiennne et/ou Moyen-orientaux représentées dans nos échantillons par R1b et R1a et J2, présentaient déjà des concordances d'haplotypes pour R1b avec les régions du Moyen-Orient et d'Europe, aucune concordance trouvée pour R1a, ni J2 pour le moment. Cette contribution mineure semble être surtout le reflet de migration de lignées masculines, ce qui semble refléter un facteur de biais sexuel (du terme Anglo-saxon « *sex-biased* »).

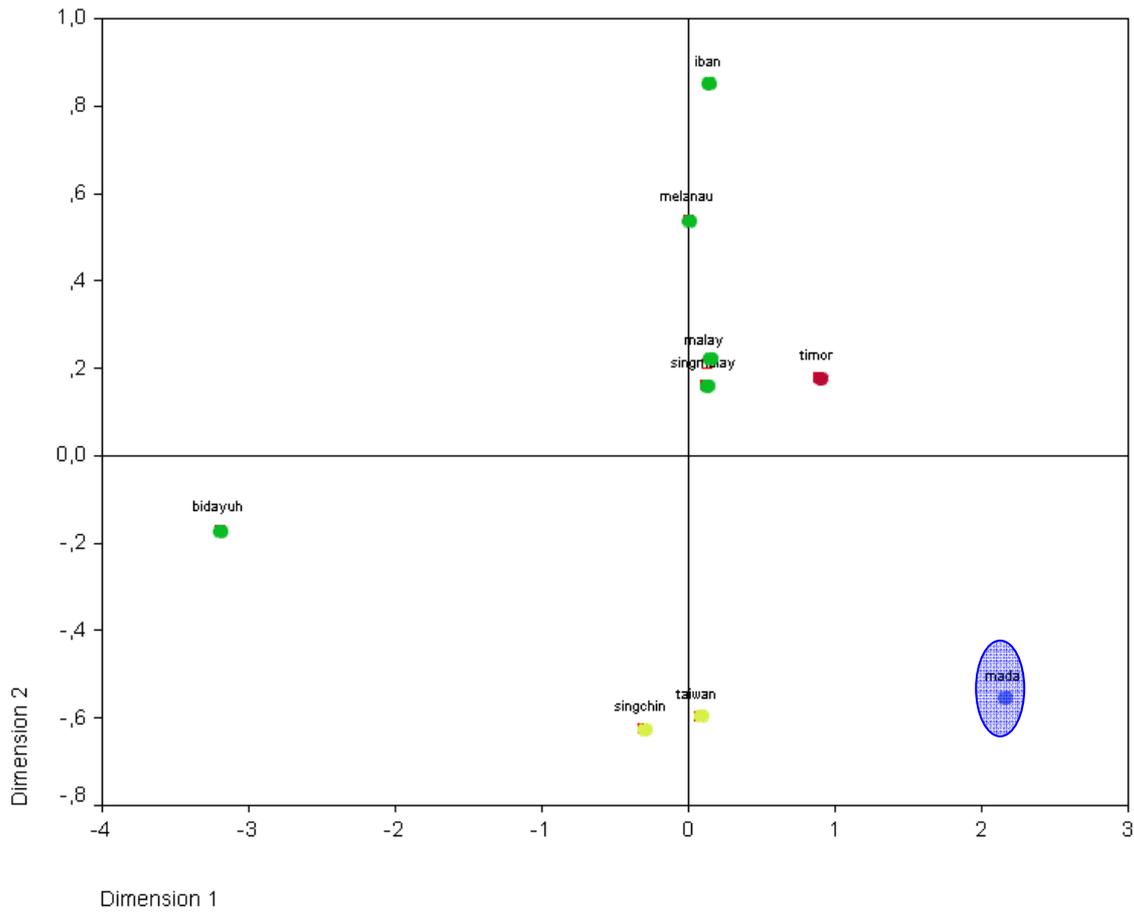


Figure 46: La représentation à deux dimensions MDS des lignées ISAE à partir des F_{st} des comparaisons par paires des haplotypes STR Y des populations malgaches avec 8 populations ISAE. ($S\text{-Stress} = 0.0353$) **Bleu :** Malgaches ; **Jaune :** Taiwan ; **Rouge :** Est Indonésie ; **Vert foncé :** Malaisie

IX. ADMIXTURE : LES QUESTIONS DES POPULATIONS PARENTALES.

IX.1. Sélection des populations parentales

La première étape avant tout calcul de proportions d'*admixture* est celle de la sélection des populations potentiellement parentales. Pour cela malheureusement, nous sommes tributaires des données existantes. Des regroupements des populations parentales par région potentiellement à l'origine du peuplement de Madagascar ont été réalisés.

IX.1.1 Lignées maternelles

Les affinités ayant été démontrées avec les régions centrales et ouest de l'archipel Indonésien, ce qui conforte les données linguistiques, nous avons déjà quelques groupes cibles de populations parentales ISAE. Pour les populations africaines, nos données ne nous permettent pas réellement d'avoir ce penchant même si nous avons en mémoire les emprunts au Swahili et les affinités avec le Sud-est de l'Afrique. Un premier tri de ces populations potentiellement parentales a été réalisé pour les différentes composantes ISAE et africaines (Données Fst en Annexe Xa p71-675 et Xb p77-78). Les populations présentant des valeurs de Fst >0,10 ont ainsi été écartées. Ce plafond est en réalité très important car les distances génétiques pour les systèmes que nous étudions ici relèvent souvent pour des groupes mondiaux de l'ordre de 0,05 environ (Rosenberg, 2002). Nous avons cependant choisi une telle limite statistique en postulant (hypothèse) que la dérive génétique aurait pu être une des forces évolutives qui a agit sur de nombreuses populations malgaches.

La deuxième étape regroupait les régions géographiques, certes artificielles, mais au sein desquels les statistiques F de Wright montrent une homogénéité à l'intérieur des groupes néoformés. Les sources des variations de 94% étant intra-populations à l'intérieur des groupes et non entre les groupes (Fct= 4%, p-valeur<0,02), ce qui montre une certaine homogénéité des groupes qui ont été formée. Pour l'Afrique, les populations parentales choisies sont ainsi définies par le groupe ouest-africain plus celui d'Afrique centrale plus

celui Afrique du Sud d'une part (cohérence avec la route de l'expansion bantoue vers le Sud de l'Afrique et aboutissant aux régions sud-est), ce qui nous amène à un deuxième groupe Afrique sud-est, et un troisième groupe Est Afrique. Pour chacune des composantes, nous avons calculé les moyennes pondérées des fréquences des haplogroupes afin de ne pas entraîner un biais lié à la taille des échantillons. Différentes estimations seront ainsi testées en fonction des hypothèses de que nous posons sur les choix de populations potentiellement ancestrales (cf. *infra* : Résultat Tableau 15, 16, 17)

IX.1.2. Lignées paternelles

Les mêmes regroupements ont été tentés pour les lignées paternelles. Cependant :

- (i) Compte tenu des bases de données largement insuffisantes pour les STR du chromosome Y, notamment dans les îles du Sud-est asiatique, nous ne sommes pas en mesure de sélectionner des populations parentales. Même si les concordances des haplotypes les rapprochaient les quelques groupes Malais lorsque l'on regroupe les lignées des différentes populations malgaches, toujours sous critère d'une homogénéité observée à l'intérieur des groupes, les variations à l'intérieure représentent en effet environ 94% des variances et les variations entre les groupes environ 5% (p -valeur $<0,05$). Les distances génétiques elles sont trop importantes (Annexe IXa p59-61). Les concordances que nous avons trouvées ne dépassaient guère plus de 2%. Bien que les distances génétiques soient assez faibles entre les populations malgaches regroupées et les populations malaises de la base de données, on constate que cette distance génétique est dans les mêmes rangs pour des populations chinoises Han. Nous sommes là, loin des populations austronésiennes des îles du sud-est asiatique. Ce qui nous amène à considérer ces distances génétiques comme peu informative tant que d'autres échantillonnages dans les régions qui nous intéressent ne soient publiés.

(ii) Les comparaisons par paires des SNP étaient encore loin d'être probantes que ce soit pour les lignées ISAE que pour les lignées africaines.

En considérant l'ensemble de nos populations, nous n'avons observé que 4 haplogroupes ISAE. Les distances génétiques devinrent ainsi trop importantes, même si l'on observait de faible distance génétique avec les Aborigènes Taïwanais lorsque l'on essayait de décliner les différents groupes ethniques. Ceci, est certainement lié à la dominance de l'haplogroupe O1a2, marqueur des migrations Austronésiennes vers le Sud. Pour l'ensemble des populations malgaches, les distances génétiques pourraient les rapprocher comme c'est le cas avec les lignées maternelles ISAE au groupe centre et ouest (Tableau des distances génétiques des SNP Y Annexe IXa p59-61).

(iii) En ce qui concerne les lignées africaines, là aussi, il n'y a pas suffisamment de données. Bien que les concordances avec les 12 locus démontrent un rapprochement avec les populations de Mozambique, mais aussi des populations du Gabon et d'Angola. Les sélections des populations parentales n'ont pas pu être réalisées car d'une part il n'y pas suffisamment de données provenant de populations du Mozambique (n=43), et d'autre part avec nos données nous n'avons pas une résolution des affiliations des haplogroupes allant jusqu'à l'haplogroupe E1b1a7 (remarque citée plus haut), les comparaisons deviendraient ainsi trop hasardeuses.

IX.2. Les proportions d'admixture

Les résultats obtenus concerneront seulement les lignées maternelles.

Dans un premier temps nous avons sélectionné les populations parentales basées sur les faibles distances génétiques avec les populations malgaches ainsi qu'avec des pourcentages élevés de concordances parfaites d'haplotypes HV1. Nous considérons donc l'ensemble présélectionné de groupes de populations ouest, centre et sud-ouest africaines

correspondant à une route de l'expansion Bantoue, reprise par de nombreux auteurs dont Tofanelli *et al.*, 2009, vers le sud-est de l'Afrique puis l'Est. Trois groupes de populations parentales sont ainsi rassemblés : Le groupe « Ouest-Centre-Sud-ouest africain » ; le groupe « Sud-est » et le groupe « Est » (Tableau 16 *infra*). Les estimations relatives fournies par Admix 2.0 montrent que « Ouest-Centre-Sud-ouest africain » pourraient avoir contribué à hauteur de 54% (± 0.031), le « Sud-est » seulement à 2,7% ($\pm 0,016$) et la composante ISAE aurait contribué à 48% ($\pm 0,019$). Le groupe « Est » donne une valeur négative qui indique que ce premier essai n'est pas valide. Nous l'avons corrigé en enlevant le groupe « Est » ce qui induit une « correction » des précédentes estimations avec respectivement 52%, 3%, et 45%.

Dans un second temps nous avons posé l'hypothèse que seules les régions de l'Afrique de l'Est comprenant le sud-est et l'Afrique de l'Est avaient participé à la composante africaine du peuplement des Malgaches. Avec ces données, Admix.2.0 donne les estimations suivantes : 40,8% ± 0.02 pour la composante parentale Sud-est, 11,7% ± 0.01 pour la composante parentale de l'Afrique de l'Est et 47% ± 0.019 pour la composante parentale ISAE (Tableau 17 *infra*). Cette hypothèse a aussi été testée avec Leadmix. En effet, si nous rejetons l'Afrique de l'Ouest et l'Afrique centrale comme sources potentielles c'est que nous admettons qu'il y a eu un effet fondateur marqué et/ou une dérive importante, ce dont tient compte ce logiciel (cf. *supra*). Les proportions obtenues sont alors de 43 à 45% pour l'Afrique Sud-est, 13 à 18% pour l'Afrique de l'Est et 42 à 44 % pour l'ISAE (Tableau 15 et 17 *infra*).

Comme Leadmix fournit les paramètres de la dérive génétique si nous postulons différents intervalles de temps reflétant les générations écoulées depuis les rencontres entre les populations, nous pouvons obtenir les effectifs efficaces des populations parentales, c'est-à-dire les tailles des populations qui ont contribué au pool génétique observé dans les populations malgaches actuelles.

La dérive génétique ($T_1 = 7.34.10^{-3}$) des populations Sud-est de l'Afrique semble avoir été un peu plus importante que celle des groupes ISAE ($T_2 = 6.83.10^{-3}$) (Tableau 15 *infra*). Les effectifs efficace calculées à partir de $T_1 = 7.34.10^{-3}$ avec une première proposition du nombre de génération égal à 60 par exemple (début du métissage estimé à 1500 ans, et en comptant qu'une génération est égales à 25 ans) nous obtenons un effectif efficace d'environ 4000 sujets, si le début du métissage s'est opéré il y a 1000 ans, nous obtenons 2700 sujets.

Pour les lignées ISAE $T_2 = 6,83.10^{-3}$. (Tableau 15 *infra*) avec un mélange estimé il y a 1500 ans, $N_e = 4332$, et pour un mélange estimé il y a 1000 ans, $N_e = 2900$ sujets.

Pour la composante Est-africaine, la dérive aurait été la plus importante $T_3 = 9.91.10^{-1}$ (Tableau 15 *infra*) correspondant pour 1500ans à $N_e = 30$ sujets, et il y a 1000 ans $N_e = 20$ sujets.

Nous signalons encore une fois que ces données sont figées à un temps « t » de rencontre et que les estimations de la dérive génétique sont certainement biaisées s'il a dû y avoir de nombreuses migrations au sein de la population hybride, comme nous le suggérons dans nos hypothèses. C'est d'ailleurs ce que le concepteur de ce logiciel Dr. Wang (2003) remarque déjà en faisant les mêmes calculs sur des populations Nord-américaines qui auraient pu recevoir de nombreux « métissages successifs » suite à de nouvelles migrations. Le caractère expérimental de ces calculs nous oblige ainsi à prendre des précautions quant à leurs interprétations, cependant ils ont été effectué dans le but de réaliser des estimations à comparer aux données démographiques autres (cf. discussion) et à l'avenir l'utilisation d'un logiciel comme le LEA (Chikki, 2001) qui donne une distribution de la dérive et non une donnée à un temps t comme celui proposé ici pourra être testé même si pour le moment ce logiciel ne permet d'intégrer que 2 populations parentales.

Tableau 15: Maximum de vraisemblance des estimations de la dérive génétique et les populations parentales

Paramètres	Estimation Ponctuelle	+95%CI	-95%CI
t1	0.0353	0.0479694	0.0192619
t2	0.0395	0.0502146	0.025582
t3	0.0399	0.302146	0.095582
T1	0.00734	0.011473	0.004652
T2	0.00683	0.021343	0.006521
T3	0.997	0.002916	<0.000010
TH	0.0128	0.015831	0.011191
P1	0.429	0.601467	0.345937
P2	0,462	0.57184	0.24943

Afrique							ISAE
	WA	WCA	CA	SOA	SEA	EA	ISAE
Fst	0.04183	0.04324	0.04880	0.07200	0.07472	0.08836	0.5 à 0.11
nb Haplotypes	34	67	34	6	215	9	119
% concordance	0,09	0,183	0,093	0,0085	0,589	0,024	

Tableau 16: Les composantes des populations potentiellement parentales des lignées maternelles

Sous composante parentale		WCA+WA	SEA	ISAE	EA
I	Admix 2.0	<i>my1</i>	<i>my2</i>	<i>my3</i>	<i>my4</i>
		0.542 ± 0.032	0.026 ± 0.0157	0.488 ± 0.019	-
II	Admix 2.0	<i>mY1</i>	<i>mY2</i>	<i>mY3</i>	
		47% ± 0.019	40,8% ± 0.02	11,7% ± 0.01	
Leadmix		P1	P2	P3	
		0,429	0,46	0,11	
		-95%	0.60	0.57	
		95%	0.34	0.24	

Tableau 17: les pourcentages d'*admixture* des lignées maternelles

QUATRIEME PARTIE

DISCUSSION



X. VERS UNE INTEGRATION DES DONNEES BIOLOGIQUES ET CULTURELLES

X.1. Etudes malgaches

Par rapport aux travaux antérieurs, notre travail démontre que les grandes subdivisions géographiques, voire parfois certains groupements ethniques (Vezo par exemple), utilisées par certains anthropologues pour définir leurs échantillons humains afin d'étudier le peuplement de Madagascar ne sont pas toujours recevables. Les regroupements de populations qu'ils effectuent, dont l'exemple le plus caricatural est celui des Hautes-Terres opposées aux Basses-Terres ne sont biologiquement pas recevables comme nous avons pu le démontrer. Ceci est d'autant plus dommageable que ces regroupements sont directement hérités d'une époque où le colonisateur cherchait à opposer certains ensembles géographiques et/ou à regrouper des populations afin de mieux les contrôler. Continuer à utiliser ces regroupements est donc non fondé, induit des biais dans l'étude de l'histoire du peuplement, voire de certaines recherches épidémiologiques qui se calquent généralement sur elles. De la même façon, nos études soulignent que des subdivisions de groupes et/ou d'ethnies dont certains préconiseraient l'abandon pour les études de peuplement car renvoyant simplement à un mode de vie ne peuvent être suivies. A Madagascar comme ailleurs, étudier finement l'histoire du peuplement implique de prendre en compte l'histoire culturelle des populations et les généalogies. Dans ce sens notre étude marque un début car nous l'avons vu, les habitudes sont telles que nous avons encore parfois été appelés à travailler sur les « Hautes et les Basses-Terres » afin de pouvoir prendre en compte des échantillons étudiés il n'y a que quelques années.

X.2. Ancienneté et origines des peuplements

Par rapport aux travaux antérieurs, notre travail démontre tout d'abord que les Polynésiens n'ont jamais atteint Madagascar et qu'à côté d'une composante Indonésienne

et Africaine une autre composante eurasiatique a participé au peuplement humain de l'île. Par ailleurs, comme les travaux de (Tofanelli *et al.*, 2009) l'ont déjà montré il y a une contribution faible mais certaine du sous-continent Indien avec notamment les haplogroupes R1a1 du chromosome Y. L'un des apports de notre travail est aussi de montrer que l'ensemble des « influences linguistiques » retrouvées dans la langue malgache pourraient être associées à des impacts génétiques. Ainsi, nous avons signalé que les linguistes ont détecté dans le Malagasy de nombreux emprunts du Malais, du Javanais, des langues du Sud de Sulawesi, mais aussi des emprunts à l'Indonésie orientale et bien sûr à des langues d'origine bantoue. L'ensemble de ces localisations et/ou groupes humains sont retrouvés comme lieu possible (sur la base des prélèvements actuels) d'origine des haplogroupes que nous avons identifiés. En plus de ces localisations et/ou groupes humains, nous avons mis en évidence des haplogroupes vraisemblablement originaires du sous-continent indien. Si le Malagasy contient bien des termes d'origine indienne pour les linguistes (*cf. supra*) ils ne seraient pas issus de contacts directs entre l'Inde et Madagascar. Soit cette hypothèse est à revoir, soit les porteurs de ces haplogroupes se sont « malgachisés » après être arrivés via par exemple les comptoirs marins qui du 7^e siècle à l'heure actuelle étaient en contact régulier avec l'Inde puisque les pilotes locaux de Vasco de Gamma connaissaient parfaitement le trajet de Madagascar à l'Inde du Sud.

Les séquençages totaux de l'ADN mitochondrial qui ont été effectués, tant ceux de l'haplogroupe M23 que celui du « motif Malagasy » suggèrent aussi que les plus anciens peuplements de l'île (sur la base des échantillons étudiés) pourraient s'être effectués beaucoup plus tôt : début de l'Holocène pour une fourchette large, entre environ 6000 ans et 2000 ans pour une fourchette moyenne (*cf. Publications*). Ceci est une nouveauté dans la mesure où si les premières traces d'activité humaine ponctuelles ont pu être enregistrées au cours de cette période, leur rareté avait jusqu'à présent plutôt fait envisager l'hypothèse de contacts épisodiques et/ou d'explorations. La diversité de l'ADN mitochondrial pour le « motif malagasy » et l'étude de l'haplogroupe M23 suggèrent au contraire que dès cette période l'île pouvait être peuplée. L'origine de ces peuplements et le nombre de vagues

d'arrivée est pour l'instant hypothétique. Si le « motif malagasy » pourrait trouver sa source dans les îles de l'Asie du Sud-est, l'origine de l'haplogroupe M23 reste obscure. Nous pensions initialement qu'elle pourrait renvoyer à une sortie précoce d'Afrique (une voie « du sud »), une sortie directe d'*Homo sapiens sapiens* africains vers Madagascar il ya plus de 12000 ans via les îles éparses et le canal du Mozambique. Les comités de lecture ne nous ont guère suivis dans cette hypothèse et pour eux une origine via le continent eurasiatique serait plus probable. Cet haplogroupe M23 pourrait être l'un des descendants de la voie du sud qui aurait suivi les côtes, comme ceux par exemple retrouvés dans les îles Andaman du Golfe du Bengale. Comment des groupes de sujets auraient pu gagner Madagascar en ces temps éloignés ? Comme nous l'avons signalé dans la première partie de cet ouvrage, deux hypothèses pourraient être envisagées : une hypothèse récente qui impliquerait une connaissance de la navigation de haute mer quelques millénaires avant J.-C., ce qui *in fine* n'a rien d'extraordinaire ; une hypothèse plus ancienne, près holocène, qui aurait pu voir le déplacement des populations entre les terres émergées lors de la dernière glaciation par exemple. Les deux hypothèses ne sont d'ailleurs pas exclusives. Contre la dernière, des collègues ont noté que lors de l'arrivée de l'homme sur l'île de la Réunion, la grande faune a rapidement disparu et que cela aurait du être le cas à Madagascar. Si cet argument est intéressant, il convient toutefois de noter que Madagascar est bien plus grande et que des éléments de la grande faune ont disparu alors que l'homme était, quelque soient les hypothèses retenues, arrivé depuis bien longtemps.

Lorsque l'on considère l'ancienneté sur l'île du « motif Malagasy » et de l'haplogroupe M23, les habitants de l'île antérieures aux premières migrations attestées d'époque protohistorique étaient donc déjà d'origine indonésienne mais aussi eurasiatique, voire africaine en cas de sortie directe d'Afrique. Cette simple remarque suggère toute la complexité du peuplement qui *in fine* ne pouvait être qu'un vaste palimpseste. Dans le même temps, les simulations démographiques effectuées sur la base des données modernes ont suggéré à un nombre de sujets quasiment égal à 0 aux débuts de notre ère. Si un peuplement ancien a eu lieu et s'il a pu subsister c'est qu'un certain nombre de sujets

étaient présents. Dès lors il nous faut soupçonner au cours de l'histoire de l'île un ou plusieurs événements drastiques ayant entraîné la disparition d'une partie de la population et ayant eu comme conséquence biologique un ou plusieurs effets fondateurs.

En ce qui concerne les origines austronésiennes et africaines des Malgaches, contrairement à certaines études préliminaires (Hurles *et al.*, 2005) il n'y a pas plus de diversité dans les lignées africaines qu'asiatiques. La seule différence de diversité qui soit apparue au cours de nos analyses est celle des lignées africaines plus diversifiées dans les groupes des Basses-Terres que ceux des Hautes-Terres.

En ce qui concerne les origines asiatiques, toutes périodes confondues, sur la base des distributions actuelles des haplogroupes de comparaison, c'est entre Taïwan, dans les îles du Sud-est asiatique et tout l'archipel Indonésien que nous pourrions les situer. Aucune région ne semble être précisément ciblée bien qu'il n'y ait jamais eu de prélèvements par exemple dans la région du Sud-est Barito et que nous soyons actuellement très tributaires des analyses déjà effectuées. D'autres devraient l'être, elles relèvent toutefois de programmes de recherche. Les données disponibles actuellement sont en faveur d'origines diverses et étalées dans le temps. Si pour l'ADN mitochondrial le « motif malagasy » suggère des arrivées anciennes, pour les marqueurs du chromosome Y c'est O1a2 qui est la lignée d'origine Asiatique la plus représentée dans les groupes malgaches étudiés. Elle signe à elle seule l'expansion austronésienne et une parenté avec les Aborigènes taïwanais, non pas ascendants des malgaches mais certainement « cousins » issus d'un même pool de peuplement ancien qui pour Madagascar devra lui aussi être daté à l'avenir. Cette idée rejoindrait par exemple les hypothèses des linguistiques typologistes qui suggéraient un départ plus ancien des migrants vers Madagascar avant le contact profond avec les malais, durant la période historique (cf. Première partie, (Red 2004). A côté de ce « vieux fond » austronésien qui pourrait être arrivé anciennement, mais aussi s'être différencié ailleurs et arrivé plus récemment, on trouve des haplogroupes qui ont manifestement une large distribution indonésienne mais aussi malaise et taïwanaise. On se souviendra que les

Malais ont été proposés comme étant des organisateurs des voyages vers l'ouest qui auraient emporté avec eux des immigrants parlant des langues du groupe Sud-est Barito, qui seraient des subordonnés, vers les côtes Est Africaines, immigrants dont les descendants auraient ensuite rejoint la grande île. Dans cette hypothèse, les Malais ne seraient que des organisateurs. Actuellement, toujours avec les données dont nous disposons, il semblerait toutefois que cette hypothèse soit peut-être trop simple et que la distribution des lignées ISAE pourrait toucher la Malaisie, ce qui rend possible que des populations, ou groupes issus de cette partie Ouest de l'archipel Indonésien se soient aussi implantés à Madagascar. Mais à quelle époque ? Cela reste aussi à préciser.

En ce qui concerne les lignées d'origine africaine, leur diversité (mitochondriale, Y SNP) est nettement plus importante sur les Basses-Terres que sur les Hautes-Terres sans que nous puissions actuellement préciser pourquoi (cf. *infra*). La totalité des haplogroupes présents chez les sujets étudiés ont des parallèles en Afrique de l'Est et Sud-est. L'hypothèse la plus facile à suggérer serait que les porteurs de ces haplogroupes seraient pour une majorité d'entre eux liés à l'expansion bantou, originaire d'Afrique de l'Ouest, qui aurait « franchi » le canal du Mozambique soit de façon volontaire avec des migrations ou des vagues de peuplement soit de façon forcée par l'esclavage avec des prélèvements d'esclaves en Afrique de l'Est. A côté de cette hypothèse minimaliste, certainement recevable pour de nombreux haplogroupes, il faut noter que d'autres haplogroupes sont présents mais à de très faibles fréquences chez les populations Bantoues du Sud-est (L3b et sa sous-branche L3b1 et L3d ainsi que l'haplogroupe L3d1) tandis qu'ils sont très fréquents dans les régions de l'ouest africain ainsi que dans le nord de l'Afrique (Salas *et al.*, 2002, 2004 ; Harich 2010). Or il existait une route transsaharienne qui menait des hommes et des femmes depuis l'Afrique de l'Ouest jusqu'à l'Afrique de l'Est, mais aussi depuis l'Afrique centrale jusque vers les rivages de la côte est africaine (Figure 48). Dans le même sens, une étude réalisée sur des populations malgaches (n=1416 comprenant les différents groupes ethniques malgaches (Hewitt 1996) sur les variations du β globine, l'allèle responsable de l'anémie falciforme ont montré des types de souches centre africaines. Les

variations retrouvées chez les populations malgaches sont celles du β s, l'allèle le plus commun en Afrique, nommé le β s Bantoue, cependant, d'autres variantes spécifiquement centre africaines, sénégalaise et sud-africaines ont également été retrouvés (Pagnier, 1984). Par ailleurs, une étude sur les systèmes HLA a montré que les haplotypes africains HLA-DRB1 des populations des îles Comores sont très certainement des haplotypes provenant du Congo (Gibert *et al.*, 2006).

Dans le même temps, la découverte d'haplogroupes trouvés à Madagascar dans certaines plantations d'Amérique du Nord suggère que la traite négrière, qui opérait habituellement en Afrique de l'Ouest pouvait s'être prolongée à certains moments jusque Madagascar, laquelle était un point d'escale sur la route de l'Europe à l'Asie via l'Afrique de l'Ouest. La complexité des trafics commerciaux de l'esclavage, dont l'on commence juste à étudier les impacts biologiques, n'interdit pas de penser qu'à certains moments des esclaves issus d'Afrique de l'Ouest aient pu arriver jusqu'à la Grande Île. L'historien Gwyn Campbell spécialiste de la traite des esclaves dans l'Océan Indien nous confiait la présence dans les archives historiques de mention de bateau négriers qui partaient des côtes ouest et centre africaines vers l'Océan Indien (communication personnelle, 2010). Ces archives en cours d'étude témoigneraient de la pénibilité du trajet et du taux de mortalité élevé des esclaves déportés. Les occurrences des haplogroupes L1c et L1b pourraient-elles être parmi les indices qui pourraient conforter cette idée ? Ce serait à conforter par d'autres études. Il convient de noter que nous avons deux sujets porteurs de l'haplogroupe L1c3a et L1c3b strictement retrouvé en Afrique Centrale avec quelques occurrences extrêmement limitées en Afrique de l'Ouest et au Moyen-Orient, Afrique de l'Est et Sud-Est. Nous retrouvons ces trois occurrences sont retrouvées chez les Mikea et les Vezo pour lesquels une origine parfois ancienne est postulée, et également les haplogroupes L1c1 et L1c2 retrouvés chez les Antandroy et Sud-est de l'île (Tofanelli *et al.*, 2009).

Notre synthèse préalable à notre étude génétique a souligné l'importance que l'on pourrait accorder à l'esclavage dans (i) le peuplement de l'île, (ii) dans les échanges entre groupes puisque les razzias étaient fréquentes (iii) mais aussi dans le dépeuplement de l'île puisque

à la suite de certaines de ces razzias des groupes vendaient régulièrement des esclaves aux négriers. Il est probable que la plus grande diversité africaine des lignées de l'ADN mitochondrial et des Y SNP dans les Basses-Terres que dans les Hautes-Terres soit un reflet direct ou indirect de ces phénomènes. Les razzias menées par les habitants de la côte ouest via le canal du Mozambique par exemple ou les échanges via les îles éparses pourraient par exemple avoir augmenté la diversité africaine sur les côtes de l'ouest. On sait que la traite a pris une telle ampleur à Madagascar qu'à partir de 1790 des expéditions maritimes malgaches allèrent jusqu'aux Comores et les côtes Est africaines pour alimenter la traite (Froberville 1845; Grandidier 1912). Les expéditions revenaient à Vohemar, dans la baie d'Antongil (Nord-est de l'île) pour le commerce d'esclave. Une tendance à une affinité plus marquée des groupes du Sud-est de l'île aux groupes du Sud-est africains seraient-elles un des reflets de la traite des esclaves dans le peuplement de l'île ?

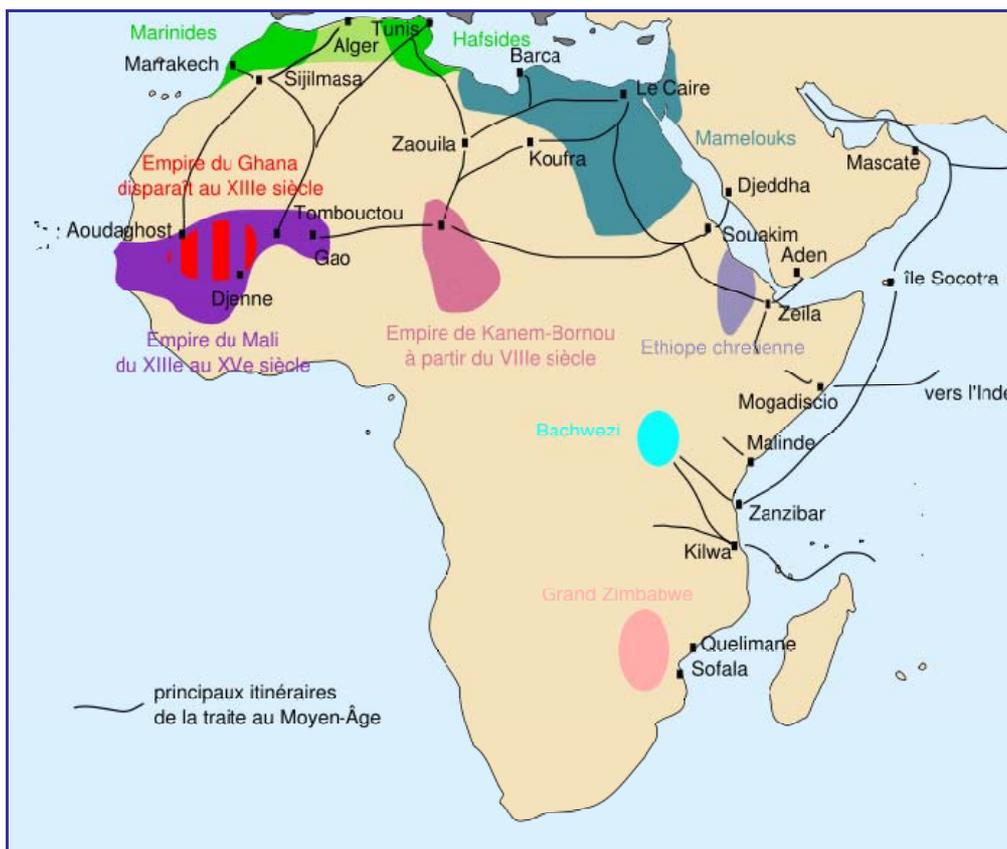


Figure 48 : La traite arabe en Afrique au moyen-âge.

http://fr.wikipedia.org/wiki/Fichier:Traite_musulmane_medievale.svg

X.3. D'une faible diversité au Malagasy

L'un des points du présent travail est de démontrer qu'à côté de différences inter-populations au sein même de groupes qualifiés de Vezo par exemple (Vezo nord et Vezo sud) de très nombreuses lignées paternelles et maternelles sont partagées par des groupes très différents distants parfois de plusieurs centaines de kilomètres. Mieux, une lignée paternelle des îles du Sud-est asiatique est partagée entre un Andriana Merina (Hautes-Terres), un Vezo de la région du Sud (Manombo) et un sujet publié par Tofanelli *et al.*, (2009) qui est un Antanosy de l'extrême sud de l'île. Une triangulation qui est surprenante. La probabilité qu'on ait pu échantillonner ces trois sujets de façon aléatoire à travers un échantillonnage limité de population semble minime ! Deux solutions doivent être envisagées, soit nous avons eu une chance énorme, soit (plus vraisemblable) cet haplotype Y STR est relativement fréquent dans certains groupes malgaches ce qui explique qu'il ait pu être repéré par trois fois sur, somme toute, de petits échantillons. Il y aurait donc une lignée paternelle des îles du Sud-est asiatique partagée par un Andriana merina de lignée royale, un Vezo de la région du Sud (Manombo) et un Antanosy de l'extrême sud et ceci de façon assez récente, sinon les mutations auraient eu le temps de s'accumuler⁸¹. Les lignées royales Merina (où il n'est pas étonnant de retrouver une lignée paternelle issue des îles du Sud-est asiatique) dont les dernières arrivées ne dateraient que de quelques siècles seraient arrivés par l'Est (question du pourquoi de la séparation d'un groupe Vazimba en deux clans : cf. *infra*). Aux premiers temps de leur installation elles auraient interagi avec des populations de l'Est comme en témoignent les données historiques ; rappelons que les Zafiraminia seraient arrivés sur les Hautes-Terres par l'Est,

⁸¹ Une rare étude sur l'accumulation de mutations de générations en générations a montré une base de taux de mutation moyen de $2,8 \cdot 10^{-3}$ (Kayser *et al.*, 2000) des STR du chromosome Y, que par exemple, la probabilité qu'il n'y ait pas de mutations différentes entre l'haplotype (17 Y STR) d'un père et son fils est d'environ 95% (0.95612862), celle de trouver au moins une mutation serait donc la environ 5% (0.04387138). Au bout de deux générations, cette probabilité augmente. Plus important, plus on augmente le nombre de STR analysés, (jusqu'à 40 STR du Y dans cette étude) plus ces probabilités augmentent. Cette étude est évoquée ici afin de noter que les liens de paternité que révèlent nos haplotypes avec une parfaite concordance sur les 17 STR du chromosome Y ne sont pas déduites sur une probabilité qui soit exactement de 100% (Gusmao, 2006).

les Antemoro qui étaient appelés à la cour des rois sont arrivés plus tardivement, (cf. Deuxième partie, section III.1.3) par le Sud-est et qu'il y a eu de nombreuses migrations Antanosy vers les régions du Sud-ouest. Pour que ces trois sujets aient une même lignée STR du Y il faut donc qu'ils aient un ancêtre en commun qui ait parcouru ces trois régions ou dont des descendants ou affilés du côté paternel aient choisi épouse dans ces trois régions. Dans ce contexte, l'hypothèse la plus simple c'est qu'il s'agisse d'une lignée royale (de « l'élite ») avec un roi polygame et/ou de nombreux descendants ou collatéraux masculins qui auraient pu avoir des enfants dans ces régions traversées ou qui auraient conclu au cours de l'histoire des alliances matrimoniales.

En fait le nombre de lignées paternelles et maternelles est très faible par rapport au nombre de sujets étudiés. En ce qui concerne les lignées maternelles, sur les 266 (ensemble) des sujets étudiés auxquels on ajoute les 133 sujets publiés par Tofanelli *et al.*, (2009), 88 haplotypes sur un total de 399 sujets. Les tests de neutralité D de Tajima et F_s de Fu négative mais non significatifs reflètent dans le même sens une faible diversité. Pour les lignées paternelles, même si l'on ne peut apprécier directement une diversité comparée avec les lignées maternelles (système génétique différent donc taux de mutation différents, mais également définition des haplogroupes différents) (Jobling & Tyler-Smith 2003), pour les lignées paternelles, la comparaison inter populationnelle peut conduire à ce même constat, notamment les lignées ISAE qui semblent plus concluantes comparées à la diversité des lignées des populations potentiellement parentales. Finalement, une majorité de sujets étudiés qui relève de groupes très divers culturellement descend d'un nombre limité de fondateurs. Ceci pourrait expliquer qu'à côté du foisonnement culturel malgache, une langue unique soit aujourd'hui parlée. Les lignées communes entre groupes sont telles et les groupes étudiés ayant, quelles que soient les hypothèses retenues, une profondeur dans le temps de plusieurs siècles, cette mixité, ce « melting pot » malgache est forcément relativement ancien. Nous allons maintenant essayer de l'explorer.

X.4. Le groupe Andriana merina, les arrivées austronésiennes et l'origine des Vazimba

Le groupe andriana de la « lignée » du roi Andriantompokoindrindra (1600-1610)⁸² est un groupe statutaire fondé sur la base d'une ascendance commune au Roi Andriantompokoindrindra. Nous avons étudié des sujets de ce groupe en tant que vecteurs de la culture austronésienne mais aussi parce que nous avons toute une série de données orales « historiques » parfois « légendaires » si nous considérons que la construction de ce groupe statutaire pouvait avoir été mêlée d'histoires de successions dynastiques et de mobilités hiérarchiques souvent méconnues. Rappelons encore une fois qu'il ne s'agit pas d'une population puisque l'une des particularités de ce groupe est une endogamie stricte maintenue au fil des générations des temps de la monarchie à aujourd'hui ce que confirme la faible diversité génétique et la prédominance pour les lignées paternelles et maternelles de seulement quelques lignées qui évoquent une forte consanguinité.

Si ce groupe était arrivé directement « d'Austronésie » et ne s'était pas mêlé aux populations locales et/ou immigrantes, nous aurions du trouver la quasi-totalité des marqueurs d'origine asiatique. Ce n'est pas le cas. En ce qui concerne l'ADN mitochondrial d'origine maternelle, si 21 sujets se distribuent seulement quatre haplotypes fréquemment retrouvés dans les îles du Sud-est asiatique (ISAE), 12 autres se distribuent trois haplotypes africains. Du côté des lignées paternelles seuls deux sujets relèvent d'haplogroupes des îles du Sud-est asiatique (ISAE), 19 autres relèvent d'haplogroupes africains. Notons toutefois que pour l'une des lignées des îles du Sud-est asiatique (ISAE), nous avons pu émettre l'hypothèse (cf. *supra*) qu'il s'agissait d'une lignée dominante ayant pu conclure des alliances matrimoniales avec d'autres groupes.

Afin d'expliquer cette non concordance entre notre hypothèse de départ et nos résultats plusieurs hypothèses peuvent être émises. Celle de la dérive génétique, effet du hasard, ne

⁸² Hypothèse sur les années de règne du roi andriantompokoindrindra (cf. *infra*.)

peut être retenue puisque justement tous les mariages sont préférentiels et que si des austronésiens s'étaient mariés de façon préférentielle avec des austronésiennes et vice-versa, le hasard n'aurait pu amener à une augmentation énorme de lignées africaines... Une ouverture récente des mariages pourrait être envisagée, toutefois certaines de nos généalogies remontent jusqu'à 6 générations en arrière et nous n'avons des doutes avec des généalogies incomplètes que sur trois sujets. Un haplogroupe d'origine ouest eurasiatique signe vraisemblablement un mariage d'époque coloniale ou postérieur encore que cet élément puisse être discuté. H. Deschamps (1960, p 54) rapporte ainsi l'histoire de ces matelots portugais du 16^e siècle qui avaient pris femme sur les côtes de Madagascar et dont les descendants, moins d'un siècle plus tard ne se « distinguaient déjà plus des autres habitants » ; un haplogroupe isolé peut toujours refléter un épisode isolé ancien... Dans le même temps, s'il est probable qu'une certaine ouverture marque à l'époque récente l'histoire de ce groupe, les unions préférentielles restent tout de même la règle d'autant plus que les sujets étudiés, volontaires et informés, les revendiquaient.

Même si la consanguinité gêne une lecture facile, face à l'ampleur des lignées africaines il faut envisager des liens anciens entre des sujets d'origine austronésienne et d'autres possédant (pour tous ou en partie) des lignées africaines. Ceci repose la question, d'où venaient les Merina ? Quels furent, au moins à leurs débuts (par la suite les mariages préférentiels ayant tout à fait pu faire se fixer de façon aléatoire l'une ou l'autre lignée) leurs relations avec les autres peuples de l'île ? Nos résultats privilégient en fait, soit l'hypothèse de Gilberte-Nicole Ralaimihoatra (2001), soit celle de (Deschamps, 1960). Gilberte-Nicole Ralaimihoatra suggère qu'à partir d'une origine commune vazimba, deux clans seraient apparus, les Vazimba (poursuivant ce qui avait été) et les Andriana. Les deux clans se seraient scindés et le second aurait finalement exclu le premier (Ralaimihoatra, 2001). Deschamps (1960) n'était pas allé aussi loin mais il pensait que les Merina lors de leur installation en Imerina avaient vaincus les Vazimba mais qu'ils avaient du traiter avec eux et passer des alliances matrimoniales. Quelque soit l'hypothèse retenue, la question n'est plus de savoir si les Merina étaient d'origine austronésienne, mais bien qui étaient les

Vazimba ? Pour répondre à cette question la comparaison avec les Vezo Nord et Sud et les Mikea est d'importance. En effet, toutes des lignées maternelles et paternelles retrouvées actuellement chez les andriana Merina sont retrouvées dans un ou plusieurs de ces groupes. Cette constatation à elle seule évoque l'émergence des andriana Merina d'un « vieux fond commun » de l'île, fond finalement Vazimba, ce qui privilégie encore un peu plus l'hypothèse de Gilberte-Nicole Ralaimihoatra selon laquelle le groupe « andriana Merina » ne serait qu'un clan Vazimba ayant adopté de nouvelles règles. Si nous partons de cette hypothèse, deux constatations peuvent être effectuées :

Le « vieux fond commun » de l'île, fond Vazimba, comportait donc lors de la séparation du groupe andriana Merina, c'est-à-dire entre le 14^e et 16^e siècle des lignées d'origine africaines et austronésiennes. Ceci n'est guère surprenant dans la mesure où, comme nous l'avons déjà signalé, le « motif Malagasy », lignée maternelle est très probablement sur l'île depuis plus de 2000 ans et que les arrivées africaines sont soupçonnées bien avant l'an mil, ainsi en ce qui concerne les esclaves, dont certains ont du rapidement devenir « marrons », ils devaient être présents, au moins pour l'activité des mines de chloritoschiste par exemple.

Le groupe « andriana Merina », a certaines particularités austronésiennes marquées, « le phénotype asiatique » (d'appréciation subjective mais qui pourrait être quantifiée) ressort beaucoup et pourtant les lignées africaines prédominent du côté paternel et sont fréquentes du côté maternel, Il y a là un paradoxe culturel et biologique à expliquer. Sur le plan culturel, nos résultats devront être pris en compte par les historiens mais il se pourrait que la séparation des Vazimba en deux groupes ait été induite par « un phénomène austronésien » ayant eut un impact culturel fort et plus lié à quelques sujets (par exemple celui ou ceux qui portaient la lignée issue des îles du Sud-est asiatique et dont des descendants sont retrouvés dans d'autres groupes) qu'à une « vague de peuplement ». Dans le même temps, pour que cet impact culturel ait pu se produire et qu'il ait été largement adopté c'est qu'il existait déjà un fond austronésien et que les contacts entre Madagascar et l'Indonésie aient été finalement fréquents. Ceci n'est pas sans évoquer l'épisode fameux largement développé par Paul Ottino par exemple dans son ouvrage

l'étrangère intime (Ottino 1986) où des rois Zafiraminia après un long voyage arrivent pour voir « leurs cousins ». Il se pourrait que ce soit à la suite d'un épisode de ce type que le fond Vazimba des Hautes-Terres ait pu se scinder, une partie ayant reçu l'apport (ou la domination) de « lointains cousins » arrivés d'Indonésie qui furent par la suite absorbés biologiquement dans le « vieux fond Vazimba » mais qui marquèrent ce clan de leur empreinte culturelle. Sur le plan biologique l'explication à ce jour ne peut-être aussi qu'hypothétique et dans les années à venir l'étude de SNP autosomaux permettra peut-être d'aller plus loin. En fait, deux phénomènes, non contradictoires ont pu y concourir : Le premier résulte de l'ancienne structure matrilocale des groupes des Hautes-Terres (cf. Deuxième partie *supra*) qui pourrait avoir participé à la faible diversité des haplogroupes d'origine maternelle et la seconde, bien qu'encore une fois ce ne soit pas facile à quantifier, les mariages préférentiels qui impliquaient largement des femmes au phénotype asiatique. Un tel comportement n'est pas exceptionnel à travers le monde, il porte le nom de « choix privilégié du conjoint », il est commun en occident pour la stature et c'est l'une des « violations » de la loi de Hardy-Weinberg retrouvée dans les populations humaines (Crubézy *et al.*, 2008). Par ailleurs, ce comportement pourrait expliquer un faible nombre de lignées maternelles par rapport aux lignées paternelles et pour les lignées maternelles la présence *in fine* plus importante des lignées asiatiques.

En conclusions sur le groupe andriana Merina, nos résultats démontrent l'intérêt de confronter données génétiques et culturelles et ils posent en retour de nouvelles questions aux historiens sur l'origine et la mise en place de ce groupe mais aussi sur l'origine et l'extension des Vazimba.

X.5. Les Mikea et les Vezo nord et sud, la fin de la néolithisation de Madagascar

L'une des raisons qui m'a poussée à étudier les Mikea c'est qu'en tant que dernier groupe de chasseurs-cueilleurs de Madagascar, je pensais que le « gene-pool » de cette population contiendrait des lignées spécifiques renvoyant au peuplement originel de l'île. Dès les premières études bibliographiques et ma mission de terrain j'avais constaté que leurs échanges matrimoniaux avec les Vezo et notamment les Vezo-Nord fourniraient certainement des lignées communes. Mes résultats sont allés bien au-delà puisque j'ai montré la faible diversité de l'ensemble des groupes étudiés, la présence d'un « vieux fond commun » Vazimba antérieur à l'époque historique qui contient des haplogroupes tels le « motif Malagasy » et l'haplogroupe M23 qui remontent à la période préhistorique et qui sont retrouvés aussi dans toutes les populations étudiées actuellement à Madagascar. En ce qui concerne le « motif Malagasy » et l'haplogroupe M23, il existe bien des différences entre populations mais elles reflèteraient plutôt des hasards d'échantillonnage et/ou des phénomènes de dérive génétique. Il ne semble pas que, pour l'instant, nous puissions nous appuyer sur leurs fréquences pour postuler une plus ou moins grande ancienneté des groupes même si les Mikea en contiennent un peu plus que les autres. Il en est de même pour la diversité génétique, c'est chez les Mikea et les Vezo-nord (dont ils sont très proches) qu'elle est la plus importante (y compris en prenant comme comparaison les groupes étudiés par groupes) ce qui pourrait être un argument (là aussi tenu compte tenu des faibles différences) pour postuler l'ancienneté de cette population.

Les résultats obtenus montrent que les Mikea sont très proches génétiquement des populations de pêcheurs qui les entourent et ils en sont d'autant plus proches génétiquement qu'ils en sont proches géographiquement, ce qui ne fait que refléter la loi classique de l'anthropologie et de la génétique des populations de l'éloignement par la distance. Les Vezo du Sud semblent par ailleurs être bien distincts des Vezo du Nord ce qui tendrait à conforter les hypothèses de Marikandia (2001, 2008) sur l'histoire de ces groupes. Les lignées partagées entre les Mikea, les Vezo-Nord et Sud mais aussi les Merina

sont nombreuses, les Mikea ne se rapprochent pas physiquement des negritos comme certaines traditions orales auraient pu le laisser supposer et dans ce cadre il faut se demander si l'hypothèse développée par Bram Tucker et ses collaborateurs (2001) pour qui ces chasseurs-cueilleurs ne seraient que des sujets d'origines diverses retournés à la forêt ne serait pas la bonne. Lorsque l'on considère cette hypothèse *stricto sensu*, les Mikea seraient un groupe de chasseurs-cueilleurs résultant de sujets (agriculteurs) qui auraient fui en forêt et qui se seraient mis à un mode de vie basé sur la chasse et de la cueillette. Lorsque Bram Tucker a formulé cette hypothèse, l'ancienneté du peuplement de Madagascar que nous venons de démontrer n'était pas connue et les chercheurs pensaient que Madagascar avait été peuplée à partir du 5^e siècle de notre ère par des agriculteurs austronésiens rejoints ensuite par des esclaves d'origine africaine. Dans un tel scénario il n'y avait pas de place pour des chasseurs-cueilleurs et ceux que l'on trouvait ne pouvaient donc être que d'origine récente, agriculteurs reconvertis. A partir du moment où un peuplement ancien est suggéré et où sur les données archéologiques disponibles actuellement il n'y a pas de défrichements avant le milieu du premier millénaire, l'hypothèse de chasseurs-cueilleurs « autochtones » reprend toute sa signification. Il y a dû y avoir anciennement des chasseurs-cueilleurs à Madagascar, la plupart ont du être absorbés par les agriculteurs puisqu'il n'y en a presque plus et que certaines de leurs lignées sont retrouvées dans toutes les populations contemporaines de l'île. Quant aux Mikea qui vivent dans l'une des dernières grandes forêts éloignée des Hautes-Terres (« fief » des populations agricoles) dans des endroits où il est connu historiquement au 18^e siècle qu'il y avait des sujets vivant uniquement de la chasse et de la cueillette et qui peut-être ne parlaient pas le Malagasy, l'hypothèse d'agriculteurs retournés à la chasse et à la cueillette devient difficilement défendable.

Dans le même temps nous constatons sur le terrain que les Mikea ne forment pas un groupe isolé mais qu'ils entretiennent des échanges matrimoniaux constants avec les populations environnantes, populations de pêcheurs (étudiées) mais aussi d'agriculteurs (qui restent à étudier), et que s'ils sont si peu nombreux c'est parce que la forêt diminue et

qu'ils sont absorbés par les agriculteurs. Leur écosystème diminuant, il ne leur reste que les solutions de devenir des pêcheurs ou des agriculteurs en se fondant dans la masse via des échanges matrimoniaux. En fait, l'écosystème actuel et le fonctionnement social sont à la base du dernier front de néolithisation de l'île. Un front de néolithisation correspond à l'avance d'agriculteurs et d'un mode de vie basé sur l'agriculture dans un milieu où l'économie est basée sur la chasse et la cueillette. Face à un front de néolithisation, soit les chasseurs-cueilleurs sont repoussés, soit ils sont détruits (épidémies, guerres), soit ils sont absorbés démographiquement (Ammerman et Cavalli-Sforza 1984). Quant ces phénomènes ont pu être étudiés dans les populations contemporaines, des échanges matrimoniaux entre communautés sont décrits. Le cas des Mikea est très particulier puisque la forêt est actuellement tellement petite et coincée à l'ouest par la mer qu'ils ne peuvent ni fuir ni être plus repoussés. Ceux qui vivent encore de façon totalement traditionnelle ne sont plus que quelques uns, nous sommes donc à la fin d'un « front de néolithisation » engagé depuis le milieu du premier millénaire. Ce front a connu des échanges matrimoniaux et 1500 ans après ses débuts, il semble naturel de ne plus voir de différences d'importance entre ceux qui les entourent (pêcheurs notamment) et eux. Pour autant l'on peut se poser la question de savoir s'il n'y aurait pas chez eux, plus que dans les populations agricoles, des traces des premiers peuplements qui ailleurs auraient pu être gommés (disparition des lignées) par la démographie différentielle en faveur des agriculteurs par rapport aux chasseurs-cueilleurs (Ammerman & Cavalli-Sforza, 2004). Les haplogroupes L1c d'origine, Afrique Centrale (pygmées) seraient-ils la trace de ces peuplements anciens ou s'agit-il simplement d'un hasard d'échantillonnage qui refléterait par exemple l'arrivée à une date plus récente d'haplogroupes lointains via l'esclavage ? La question ne peut être actuellement que posée, il faudra étudier d'autres populations malgaches et comparer le séquençage total de ces haplogroupes à celui de populations africaines de référence pour pouvoir l'affirmer ou l'infirmer. Dans le cas où cette hypothèse serait la bonne, l'existence de populations anciennes de petite taille, actuellement disparues car absorbées par les échanges matrimoniaux, ne pourrait pas être

exclue. L'archéologie et le séquençage complet du génome permettront certainement de répondre un jour à ces interrogations.

X.6. Essai de discussion sur les estimations démographiques

Nos estimations démographiques suggèrent qu'entre le 12^e et le 13^e siècle l'île aurait pu comporter de 20 000 à 30 000 sujets. Lorsque nous avons fait nos calculs d'*admixture* il est apparu que l'effectif efficace (nombre de sujets ayant des descendants dans la population contemporaine) aurait pu être de 5620 vers l'an mil. Comme ce nombre est obtenu avec l'ADN mitochondrial (transmis uniquement par les femmes), pour une population efficace de 5600 sujets, la population formant les couples procréateurs serait de plus de 10 000 sujets et le nombre total de sujets compris entre 20 000 (deux enfants par couple vivant à l'instant t) à un peu plus de 25 000 (trois enfants vivants à l'instant t par couple, chiffre très classique dans les populations d'agriculteurs avant l'ère des vaccinations et des antibiotiques). L'hypothèse nous ayant permis d'obtenir l'effectif efficace est purement théorique et n'avait été calculée que pour réaliser une étude exhaustive et somme toute « se faire une idée ». En fait, les deux méthodes basées sur des éléments totalement différents convergent toutes les deux vers un peuplement de l'île très faible, de l'ordre de quelques dizaines de milliers de sujets vers les 12^e - 13^e siècles de notre ère.

CINQUIEME PARTIE

CONCLUSION ET PERSPECTIVES



CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Notre étude est la première menée en génétique des populations sur la base de l'étude de l'ADN mitochondrial et des marqueurs du Y à s'intéresser au peuplement de Madagascar en prenant en compte une définition fine des groupes étudiés. A côté d'une lignée royale Andriana prise comme vecteur possible du peuplement austronésien nous avons les Mikea, derniers chasseurs cueilleurs que nous avons prélevé en tenant compte des apparentements afin d'avoir la quasi-totalité des lignées que ce groupe présente actuellement et deux populations de pêcheurs à leur contact : les Vezo-Nord et les Vezo-Sud.

A titre d'hypothèse de travail futur, nos travaux permettent de proposer l'ébauche d'un scénario du peuplement humain de l'île. Même en conclusions, ceci pourrait paraître assez ambitieux, mais l'un de nos résultats les plus étonnants est d'avoir montré qu'à côté d'une diversité culturelle, économique et sociale importante entre les groupes étudiés, les différences génétiques étaient finalement faibles car les échanges avaient dû être nombreux et s'être établis sur un substrat ancien déjà très mélangé.

Nos résultats ont démontré l'ancienneté du peuplement de l'île qui a dû s'établir aux débuts de l'holocène (hypothèse large), et vers le milieu (hypothèse prudente) et regrouper, avec des modalités totalement inconnues, des sujets relevant déjà de lignées diverses, asiatiques mais aussi peut-être assez précocement africaines. Ces sujets ne parlaient pas le Malagasy, qui n'existait pas encore, et il devait s'agir de chasseurs-cueilleurs et/ou de pêcheurs maîtrisant pour certains la navigation de haute mer ce qui va dans le sens d'autres découvertes semblables à travers le monde pour ces périodes. Certains de ces chasseurs-cueilleurs ont pu persister jusqu'à assez récemment dans les forêts de Madagascar et il n'est pas impossible que certains parlaient encore une langue différente du Malagasy il y a un ou deux siècles.

Ces chasseurs cueilleurs ont été en contact avec des arrivées importantes de nouveaux sujets dès le milieu du premier millénaire de notre ère. Bien que de nombreux travaux restent à mener dans ce domaine, à titre d'hypothèse, il se pourrait que ces nouveaux arrivants aient été des asiatiques d'origine diverses depuis l'Indonésie, la Malaisie, Bornéo, les îles du Sud-est asiatique amenés par les Malais qui régnaient à cette époque sur l'Océan indien et qui encourageaient peut-être les colonisations afin de développer les exploitations minières. Dès cette époque les arrivées africaines furent concomitantes et il est probable qu'esclavage et marronnage ont constitué une part du peuplement.

L'hypothèse selon laquelle les populations africaines et austronésiennes se seraient mélangées en Afrique avant de gagner Madagascar n'a pu être explorée par la présente étude. Le mélange de ces populations lors de ce que nous avons considéré comme la protohistoire de l'île a certainement amené à ce que nous avons appelé le « vieux fond de peuplement », véritable *melting pot* mêlant nouveaux venus, agriculteurs et éleveurs, assimilant des chasseurs-cueilleurs avec des échanges importants entre groupes peu nombreux, le tout amenant à la généralisation d'une lingua franca : le Malagasy, alors que les origines diverses devaient commencer à façonner le remarquable foisonnement culturel de l'île. Ces groupes devaient comporter des descendants des chasseurs cueilleurs déjà assimilés dans de nombreuses régions et des pourcentages des derniers venus.

Dans certaines régions comme les Hautes-Terres, le « vieux fond de peuplement » qui avait peut-être des contacts épisodiques ou réguliers avec les austronésiens pourrait être assimilé aux Vazimba. L'arrivée de sujets austronésiens de l'élite pourrait avoir été à l'origine de la scission, à l'occasion d'alliances matrimoniales, de groupes Vazimba, certains devenant « pro-austronésiens », adoptant des règles de mariage particulière, et les autres étant rejetés par le système idéologique, politique et d'alliances matrimoniales préférentielles mis en place.

Tout au long de cette histoire, la traite négrière semble avoir joué un rôle d'importance comme facteur de l'histoire du peuplement. Des esclaves ont été importés, des razzias entre groupes avaient lieu ce qui contribuait à terme à encore plus de mixité et des esclaves étaient vendus aux négriers afin d'être emportés dans des îles proches ou même des territoires plus lointains. Notre étude n'a pu qu'approcher vaguement ces phénomènes que nous n'arrivons pas encore à bien quantifier mais qui pourraient avoir été monstrueux à l'échelle de l'île.

Pour finir, notre étude a montré que les Mikea sont les derniers survivants d'un monde amené à disparaître, monde qui biologiquement s'est presque déjà éteint. Le front de néolithisation qui se développe depuis plus de 1500 ans arrive presque jusqu'à la mer et seule une bande côtière est préservée. Depuis bien longtemps les Mikea et leurs voisins se sont lancés dans des alliances matrimoniales telles que certains anthropologues sociaux ont pu se poser la question de savoir si à part un mode de vie et une économie différente il y avait des différences entre populations. En fait malgré leur faible nombre ils présentent la plus importante diversité génétique de l'île et si en ce qui concerne les lignées paternelles et maternelles il n'y a guère de différences avec leurs plus proches voisins ce n'est pas pour autant que leur identité a disparu. L'on ne peut refuser leur ancienneté aux Mikea en raison de leur histoire biologique liée à des alliances matrimoniales qui résultent de l'avance inexorable du front de néolithisation.

Pour finir, nous aimerions souligner les programmes de recherche que cette thèse initiera et a déjà commencé à initier.

En ce qui concerne la génétique des populations contemporaines, à Madagascar, il convient désormais d'étudier les populations à la suite d'études définissant de façon fine les groupes et il faut surtout mener des prélèvements dans les groupes d'origine potentiels des Malgaches, en Afrique et en Indonésie ainsi que dans les îles du Sud-est asiatique. Les analyses à développer sont des séquençages totaux de l'ADN mitochondrial voire du

génomique et/ou multiplier l'étude des SNP et des marqueurs autosomaux afin d'aller traquer de possibles origines plus anciennes que celles que nous avons mis en évidence.

En ce qui concerne les populations anciennes, des études en paléogénétique humaine sont à réaliser sur des sujets provenant d'ensembles culturellement bien définis et bien datés afin de mettre en évidence la disparition de lignées ou les modalités de multiplication d'autres que nous avons soupçonné mais dont la quantification et l'ancrage dans le temps restent totalement hypothétiques.

Le but de ces études est d'avoir à terme un déroulement chronologique et biologique cohérent de l'histoire du peuplement humain de Madagascar. Lorsque les grandes étapes en seront mieux définies nous pourrons mettre en œuvre des travaux sur ses modalités biologiques en tenant compte des interactions homme-milieu qui l'ont façonné et notamment des maladies infectieuses et parasitaires. Une histoire dynamique du peuplement prenant en compte populations du passé et du présent permettra alors de mieux cerner les défis biologiques et épidémiologiques auxquels seront confrontés à l'avenir les Malgaches.

BIBLIOGRAPHIE

- Adelaar AK. 1995. "Asian roots of the Malagasy: a linguistic perspective". pp. 325-56. Leiden: Bijdragen tot de Taal-, Land- en Volkenkunde
- Adelaar AK. 2006. The Indonesian migrations to Madagascar: Making sense of the multidisciplinary evidence. in Adelaar, Austronesian diaspora and the ethnogenesis of people in Indonesian Archipelago. *LIPI PRESS*. <http://www.santafe.edu/events/workshops/images/6/6d/IndonesianMigrations.pdf>
- Adelaar AK. 2009. Towards an integrated theory about the Indonesian migrations to Madagascar. In *Ancient Human Migrations: An Interdisciplinary Approach*, ed. In P.N. Peregrine, IP, and M. Feldman. : Salt Lake City: University of Utah Press.
- Adelaar AK. 1989a. Malay influence on Malagasy; Historical and linguistic inferences. *Oceanic Linguistics (Honolulu)* 28:1-46
- Ader RL. 1969. Esquisse d'une histoire de Tuléar, mise au point sur les origines jusqu'en 1897. *Bulletin de Madagascar* 19:68-80
- Allibert C, Argant A, Argant J. 1983. Le site de Bagamoyo (Mayotte, Archipel des Comores). *Etudes Ocean Indien* 2:5-40
- Alpers EA. 1977. Madagascar and Mozambique in the nineteenth century : the era of the Sakalava raids (1800-1820). *Omalysy Anio sy Anio* V-VI 37-53
- Alpers EA. 2001. A Complex Relationship: Mozambique and the Comoro Islands in the 19th and 20th Centuries. *Cahiers d'études africaines* 161
- Ameziane N, Bogard M, Lamoril J. 2005. *Principes de biologie moléculaire en biologie clinique*. 705 pp.
- Ammerman AJ, Cavalli-Sforza LL. 1984. *The Neolithic transition and the genetics of populations in Europe*. Princeton: Princeton University Press
- Anderson S, Bankier AT, Barrell BG, de Bruijn MH, Coulson AR, *et al.*, 1981. Sequence and organization of the human mitochondrial genome. *Nature* 290:457-65
- 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
- Armstrong J. 1984. Madagascar and the slave trade in the seventeenth century. *Omalysy Anio* 17-20:211-33
- Astuti R. 1995. The Vezo are not a kind of people'. Identity, difference and 'ethnicity' among a fishing people of western Madagascar. *American ethnologist* 22:464-82
- Avery OT, Macleod CM, McCarty M. 1944. Studies on the Chemical Nature of the Substance Inducing Transformation of Pneumococcal Types : Induction of Transformation by a Desoxyribonucleic Acid Fraction Isolated from Pneumococcus Type Iii. *J Exp Med* 79:137-58
- Bandelt HJ, Lahermo P, Richards M, Macaulay V. 2001. Detecting errors in mtDNA data by phylogenetic analysis. *Int J Legal Med* 115:64-9
- Baré JF. 1977. *Pouvoir des vivants, langage des morts: Idéo-logiques sakalava*. Paris: Maspero, F.

- Barry LS. 2000. L'union endogame en Afrique et à Madagascar. *L'Homme* 154-155 67-100
- Barry LS. 2008. *La parenté*. Paris. 863 pp.
- Batini C, Coia V, Battaglia C, Rocha J, Pilkington MM, *et al.*, 2007. Phylogeography of the human mitochondrial L1c haplogroup: genetic signatures of the prehistory of Central Africa. *Mol Phylogenet Evol* 43:635-44
- Battistini R. 1996. Paléogéographie et variété des milieux naturels à Madagascar et dans les îles voisines : quelques données de base pour l'étude biogéographique de la région malgache. In *Biogéographie de Madagascar*, ed. Lourenço, WR, pp. 1- 7. Paris: Editions de l'ORSTOM
- Battistini R, Vérin P. 1966. Irodo et la tradition Vohémarienne. *Revue de Madagascar* 36:17-32
- Beaujard MP. 2003. Les arrivées austronésiennes à Madagascar: vagues ou continuum?(Partie 1 et 2). *Études Océan Indien* 35-36:59-147
- Beaujard P. 2007. L'Afrique de l'Est, les Comores et Madagascar dans le système-monde eurasiatique et africain avant le 16e siècle. ed. Nativel, R, F., pp. 29-102. Paris
- Behar DM, VILLEMS R, SOODYALL H, BLUE-SMITH J, PEREIRA L, *et al.*, 2008. The dawn of human matrilineal diversity. *Am J Hum Genet* 82:1130-40
- Beleza S, Gusmao L, Amorim A, Carracedo A, Salas A. 2005. The genetic legacy of western Bantu migrations. *Hum Genet* 117:366-75
- Bellwood P, Dizon,E. 2008. Austronesian cultural origins: out of Taiwan, via the Batanes Islands, and onwards to western Polynesia. In *Past Human Migrations in East Asia: Matching Archaeology, Linguistics and Genetics*, ed. Lin, IPaM, pp. 23-39. London: Alicia Sanchez-Mazas, Roger Blench, Malcolm D. Ross
- Bellwood P, Eusebio, Dizon. 2005. The 'Express Train' and Out of Taiwan' models for Austronesian origins. In *Past Human Migrations in East Asia Matching Archaeology, Linguistics and Genetics*, ed. Sanchez-Mazas, AB, Roger, Ross, Malcom. D., Peiros, Llia, Lin, Marie., p. 504
- Berg GM. 1977. The Myth of Racial Strife and Merina Kinglists: The Transformation of Texts. *History in Africa* 4
- Birkeli E. 1926. Marques de boeufs et traditions de races. Document sur l'ethnographie de la côte occidentale de Madagascar. *Bulletin 2. Oslo Ethnografiske Museum*
- Birkeli E. 1936. Les Vazimba de la Côte Ouest de Madagascar. *Mémoires de l'Académie Malgache* 198
- Blench MR. 2007. New palaeo-zoogeographical evidence for the settlement of Madagascar. *Azania XLII: Journal of the British Institute in Eastern Africa* 42:69-82
- Blench RDM. 1996. The ethnographic evidence for long-distance contacts between Oceania and East Africa. In *The Indian Ocean in Antiquity*, ed. Reade, J, pp. 417-38. London/New York: Kegan Paul/British Museum
- Blench RDM. 2006. The Austronesians in Madagascar and on the East African Coast: Surveying the Linguistic Evidence for Domestic and Translocated Animals. *paper presented at the International Conference on Austronesian Languages Palawan*. Puerto Princesa, Palawan

- Bloch M. 1971. *Placing the Dead. Tombs, Ancestral Villages and Kinship Organization in Madagascar*. London and New York: Seminar Press. 241 pp.
- Blust R. 1999. Linguistics vs archeology : Early Austronesian terms for metals. In *Archeology and Language III: Artefacts, Languages and texts*, ed. Blench, RaS, Mattew., pp. 127-43. London and New York
- Brandstatter A, Peterson CT, Irwin JA, Mpoke S, Koech DK, *et al.*,. 2004. Mitochondrial DNA control region sequences from Nairobi (Kenya): inferring phylogenetic parameters for the establishment of a forensic database. *Int J Legal Med* 118:294-306
- Brucato N. 2010. *Genetic diversity and dynamics of the Noir Marron settlement in French Guiana*. Genetic anthropology. Université Toulouse 3, Toulouse, France. 162 pp.
- Burney DA. 1987. Pre-settlements vegetational changes at Lake Tritrivakely, Madagascar. *Paleoecology of Africa*. 18:357-81
- Burney DA. 1993. Late Holocene Environmental-Changes in Arid Southwestern Madagascar. *Quaternary Research* 40:98-106
- Burney DA, Burney LP, Godfrey LR, Jungers WL, Goodman SM, *et al.*,. 2004. A chronology for late prehistoric Madagascar. *Journal of Human Evolution* 47:25-63
- Burney DA, Robinson GS, Burney LP. 2003. Sporormiella and the late Holocene extinctions in Madagascar. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100:10800-5
- Callet F. 1912 *Histoire des Rois*. Antananarivo: Academie Malgache
- Campbell G. 1981. "Madagascar and the Slave Trade, 1810-1895". *Journal of African History* 22.:203-27.
- Campbell G. 1987 "The Role of the Merina State in the Decline of the Imperial Merina Economy, 1875-1895". In *The State and the Market: Studies in the Economic and Social History of the Third World*, pp. 2-23. New Delhi: Manohar: Clive Dewey
- Campbell G. 1991. "The State and Pre-colonial Demographic History: The Case of Nineteenth Century Madagascar". *Journal of African History* 32:415-45
- Cagri L, Tofanelli S, Garagnani P, Bini C, Fosella X, *et al.*,. 2009. mtDNA variability in two Bantu-speaking populations (Shona and Hutu) from Eastern Africa: Implications for peopling and migration patterns in sub-Saharan Africa. *Am J Phys Anthropol*
- Cavalli-Sforza LL, Minch E. 1997. Paleolithic and Neolithic lineages in the European mitochondrial gene pool. *Am J Hum Genet* 61:247-54
- Charles I. 1952. Arab Geography and the Circumnavigation of Africa. In *The Chicago University Press* ed. Osiris
- Coca AF, Deibert O. 1923. A study of the occurrence of the blood groups among the American Indians. *Journal of Immunology* 8:487-91
- Coedès G. 1964. *Les Etats hindousés de l'Indochine et de l'Indonésie*. Paris: E. de Brochard
- Colonna M, Casanova J, Dullo WC, Camoin G. 1996. Sea-level changes and delta O-18 record for the past 34,000 yr from Mayotte reef, Indian Ocean. *Quaternary Research* 46:335-9
- Condominas G. 1960 *Fokon'olona et collectivities rurales en Imerina*. Paris: Berger-Levrault

- Cousins WE. 1963. *Fomba malagasy*. Antananarivo: Trano Printy Imarivolanitra. 207 pp.
- Cox MP. 2003. *Genetic Patterning at Austronesian Contact Zones*. Ph.D. thesis. University of Otago
- Crubezy E, Amory S, Keyser C, Bouakaze C, Bodner M, *et al.*, 2010. Human evolution in Siberia: from frozen bodies to ancient DNA. *BMC Evol Biol* 10:25
- Crubézy E, Braga J, Larrouy G. 2008. *Anthropobiologie: Evolution humaine*. MASSON. 339 pp.
- Crubézy E, Keyser C, Ludes B. 2010. L'étonnante diversité de nos ancêtres. *La recherche*
- Crubézy E, Ludes B, Guilaine J. 2005. Génétique et Peuplements néolithiques. In « *Populations néolithiques et environnements* », ed. Guilaine, J, pp. 43-60. Paris: Errances
- Crubezy E, Masset C, Lorans E, Perrin EL. 2007. *Archéologie funéraire*. Paris 208 pp.
- Cruciani F, La Fratta R, Santolamazza P, Sellitto D, Pascone R, *et al.*, 2004. Phylogeographic analysis of haplogroup E3b (E-M215) y chromosomes reveals multiple migratory events within and out of Africa. *Am J Hum Genet* 74:1014-22
- Cruciani F, La Fratta R, Torroni A, Underhill PA, Scozzari R. 2006. Molecular dissection of the Y chromosome haplogroup E-M78 (E3b1a): a posteriori evaluation of a microsatellite-network-based approach through six new biallelic markers. *Hum Mutat* 27:831-2
- Cruciani F, Santolamazza P, Shen P, Macaulay V, Moral P, *et al.*, 2002. A back migration from Asia to sub-Saharan Africa is supported by high-resolution analysis of human Y-chromosome haplotypes. *Am J Hum Genet* 70:1197-214
- Dahl OC. 1951. Malgache et Maanjan. Une comparaison linguistique. p. 408. Oslo, Egede-Institutet
- Dahl OC. 1977. La subdivision de la famille barito et la place du malgache. pp. 77-134. Copenhagen: Acta Orientalia
- de Knijff P, Kayser M, Caglia A, Corach D, Fretwell N, *et al.*, 1997. Chromosome Y microsatellites: population genetic and evolutionary aspects. *Int J Legal Med* 110:134-49
- De Planholn X. 2004 *Le paysage animal L'homme et la grande faune :une zoogéographie historique*. Fayard. 1127 pp.
- Delivré A. 1974. *L'histoire des Rois d'Imerina. Interprétation d'une tradition orale*. Paris: Kliensksieck
- Deschamps H. 1947. *Madagascar. Que-sais-je*. Presse Universitaire de France
- Deschamps H. 1960. Histoire de Madagascar. Paris, Berger-Lgevault
- Dewar RE, Wright HT. 1993. The culture History of Madagascar. *Journal of World Prehistory* 7
- Dez J. 1967 De l'influence Arabe à Madagascar à l'aide de faits de linguistique. *Taloha* 2:1-38
- Dez J. 1971 « Essai sur le concept de Vazimba ». *Bulletin de l'Académie Malgache* 49/2:11-20
- Dina J, Hoerner, J.M. 1976. Etude sur les populations Mikea du sud-ouest de Madagascar. *Omalysy Anio* 3-4:269-86

- Domenichini J-P. 1978. « Antehiroka et Vazimba : Contribution à l'histoire de la société du XVIème au XIXème siècle ». *L'express de Madagascar* 56:11-21
- Domenichini J-P. 2007. La question des Vazimba. « *Journées de l'archéologie* ». *Conférence à l'Académie Nationale des Arts, des Lettres et des Science*. Tsimbazaza, Antananarivo
- Domenichini J-P, Ramiamanana DB. 2002. « Les navigations austronésiennes dans l'océan Indien ». *Le journal de l'île de La Réunion*
- Domenichini JP. 1985. *Les dieux au service des rois. Histoire orale des sampin'andriana ou palladiums royaux de Madagascar*. Paris
- Donque G. 1965,. Le contexte océanique des anciennes migrations. *Taloha* 1,:43-58
- Drury R. 1729 [1890]. *Madagascar: or Robert Drury's Journal during Fifteen Years Captivity on that Island*. London: S. Pasfield Oliver
- Dubois RP. 1926-1927. Les origines des Malgaches. *Anthropos*, :22-80
- Dubourdieu L. 1996. Représentation de l'esclavage et conversion : un aspect du mouvement du réveil à Madagascar *Cahier des Sciences humaines* 32:597-670
- Dupanloup I, Bertorelle G. 2001. Inferring admixture proportions from molecular data: extension to any number of parental populations. *Mol Biol Evol* 18:672-5
- Excoffier L, Laval G, Schneider S. 2005. Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis. *Evol Bioinform Online* 1:47-50
- Excoffier L, Smouse PE, Quattro JM. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131:479-91
- Fagereng E. 1947-1948b. Dynastie Andrevola. *Bulletin de l'Académie Malgache* 28:136-59
- Fagereng E. 1947-1948a. Histoire des Maroserana du Menabe. *Bulletin de l'Académie Malgache*:115-35
- Fagereng E. 1981. Origine des dynasties ayant régné dans le sud et l'ouest de Madagascar. *Omalysy Anio* 13-14:40
- Fanony F. 1986 A propos des Mikea. In *Madagascar : Society and History*., pp. 133-42. Durham: Conrad, Phillip., Kottak *et al.*,
- Faublée J. 1946. *Ethnographie de Madagascar*. Paris
- Faublée M, Faublée,M. 1950. Pirogue et navigations chez les Vezo du Sud-Ouest de Madagascar. *L'Anthropologie* 54:432-54
- Ferrand G. 1908 L'origine africaine des Malgaches. *Journal Asiatique* 10:353-500
- Flacourt E. 1661 [1995]. *Histoire de la Grande Isle Madagascar*. Paris: C. Allibert
- Fourquet R, Sarthou J, Roux J, Aori K. 1974. Hemoglobine S et origines du peuplement de Madagascar: Nouvelle hypothese sur son introduction en Afrique. *Arch. Inst. Pasteur Madagascar* 43:185-220
- Francalacci P, Sanna D. 2008. History and geography of human Y-chromosome in Europe: a SNP perspective. *J Anthropol Sci* 86:59-89
- Franklin RE, GOSLING, R. G. 1953. Evidence for 2-chain helix in crystalline structure of sodium deoxyribonucleate. *Nature* 172:156-7

- Froberville E. 1845. Des invasions madécasses aux îles Comores et à la côte orientale d'Afrique. *Annuaire des voyages et de la géographie* 2:194-208
- Fu YX. 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics* 147:915-25
- Galibert N. 2007. *À l'angle de la Grande Maison. Les lazaristes de Madagascar : correspondance avec Vincent de Paul (1648-1661)*. Paris: Presses Universitaires de Paris-Sorbonne, 543 pp.
- Gasse F, Van Campo, E. 1998. A 40,000-yr pollen and diatom record from Lake Tritrivakely, Madagascar in the southern tropics. *Quaternary Research* 46:299-311
- Gauthier EF. 1902. *Quatenus Indici Oceanis pars quae ad africanam pertinet graecorum et homeritarum navibus patuerit*. Paris
- Gauthier EF. 1911. Le calendrier malgache. *Journal Asiatique* 97:97-117
- Gibert M, Touinssi M, Reviron D, Mercier P, Boetsch G, Chiaroni J. 2006. HLA-DRB1 frequencies of the Comorian population and their genetic affinities with Sub-Saharan African and Indian Oceanian populations. *Ann Hum Biol* 33:265-78
- Glover I, Bellwood P. 2004. *Southeast Asia: From Prehistory to History*. London: RoutledgeCurzon
- Goedefroit S. 1998. *À l'ouest de Madagascar. Les Sakalava du Menabe*. Paris. 529 pp.
- Gourjon G, Degioanni A. 2009. « AdFiT v1.7 (Admixture Files Tool): input files creating tool for population genetic admixture estimation software ». *Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 21 223-9
- Grandidier A. 1865-1870. Carnets inédits dont beaucoup d'extrait sont publiés dans Souvenirs de voyage 1865-1870 d'après sont manuscrit inédit en 1916. *Association Malgache d'archéologie*:50
- Grandidier A. 1869. *Carnets de voyage, inédits*. Paris: Musée de l'Homme
- Grandidier G. 1912. Les expéditions maritimes des Betsimisaraka aux Comores. *Revue de l'Afrique orientale et de Madagascar* 20
- Gray RDFMJ. 2000. Language trees support the express-train sequence of Austronesian expansion. *Nature* 405:1052-5
- Griffin WD. 2009. *The Matitanana Archaeological Project: Culture History and Social Complexity in the Seven Rivers Region of Southeastern Madagascar*
Doctor of Philosophy (Anthropology)
- Guilaine J, Chambon, Philippe., Zammit, Jean, Vigne, Jean-Denis, Collectif. 2006. *Populations néolithiques et environnements*. 295 pp.
- Gullick JM. 1969. *Indigeneous political systems of Western Malaya*. London & Atlantic: Highlands, N. J.
- Guyomard D, PETIT, M., Desruisseaux, M., Stretta J-M., GARDEL, L. 2006. Hydroclimat du Sud-Ouest de l'océan Indien et océanographie spatiale. In *Halieutique et environnement océanique : le cas de la pêche palangrière à l'espadon depuis l'île de la Réunion* IRD
- Hammer MF, Redd AJ, Wood ET, Bonner MR, Jarjanazi H, *et al.*, 2000. Jewish and Middle Eastern non-Jewish populations share a common pool of Y-chromosome biallelic haplotypes. *Proc Natl Acad Sci U S A* 97:6769-74

- Harich N, Costa MD, Fernandes V, Kandil M, Pereira JB, *et al.*,. 2010. The trans-Saharan slave trade - clues from interpolation analyses and high-resolution characterization of mitochondrial DNA lineages. *BMC Evol Biol* 10:138
- Hassan HY, Underhill PA, Cavalli-Sforza LL, Ibrahim ME. 2008. Y-chromosome variation among Sudanese: restricted gene flow, concordance with language, geography, and history. *Am J Phys Anthropol* 137:316-23
- Helgason A, Lalueza-Fox C, Ghosh S, Sigurðardóttir S, Sampietro ML, *et al.*,. 2009. Sequences From First Settlers Reveal Rapid Evolution in Icelandic mtDNA Pool. *PLoS Genet* 5:e1000343
- Heurtebize. 1986. Les anciennes cultures de l'Androy central. *Taloha* 10:171-80
- Hewitt R, Krause A, Goldman A, Campbell G, Jenkins T. 1996. Beta-globin haplotype analysis suggests that a major source of Malagasy ancestry is derived from Bantu-speaking Negroids. *Am J Hum Genet* 58:1303-8
- Heyer E, Balaesque P, Jobling MA, Quintana-Murci L, Chaix R, *et al.*,. 2009. Genetic diversity and the emergence of ethnic groups in Central Asia. *BMC Genet* 10:49
- Hill C, Soares P, Mormina M, Macaulay V, Clarke D, *et al.*,. 2007. A mitochondrial stratigraphy for island southeast Asia. *Am J Hum Genet* 80:29-43
- Hirszfeld L, Hirszfeld, H. . 1919. Serological differences between the blood of different races. *Lancet* 2
- Hoerner JM. 1986. *Géographie régionale du Sud-Ouest de Madagascar*. Antananarivo: Association des Géographes de Madagascar.
- Hourani GF. 1963. *Arab Seafaring In the Indian Ocean In Ancient and Early Medieval times*. Beirut. Khayats oriental reprints
- Hudson AB. 1967. The Barito isolects of Borneo, Southeast Asia Program *Dept. of Asian Studies. Ithaca (NY)* 68
- Hurles ME, Sykes BC, Jobling MA, Forster P. 2005. The dual origin of the Malagasy in Island Southeast Asia and East Africa: evidence from maternal and paternal lineages. *Am J Hum Genet* 76:894-901
- Ibn Shahriyar. 930. *Les Livres des Merveilles de l'Inde*
- Inikori JE. 2002. The Atlantic Slave Trade (review) *Hispanic American Historical Review* 82:130-5
- Jobling MA, Bouzekri N, Taylor PG. 1998. Hypervariable digital DNA codes for human paternal lineages: MVR-PCR at the Y-specific minisatellite, MSY1 (DYF155S1). *Hum Mol Genet* 7:643-53
- Jobling MA, Hurles ME, Tyler-Smith C. 2004. *Human Evolutionary Genetics: origins, peoples and disease*. London / New York: Garland Science Publishing. 523 pp.
- Jobling MA, Tyler-Smith C. 2003. The human Y chromosome: an evolutionary marker comes of age. *Nat Rev Genet* 4:598-612
- Jourde FJ. 1983. *Les souverains de Madagascar*. Paris: Karthala / CNRS / Ministère des Relations Internationales. 476 pp.
- Karafet TM, Hallmark B, Cox MP, Sudoyo H, Downey S, *et al.*,. 2010. Major east-west division underlies Y chromosome stratification across Indonesia. *Mol Biol Evol* 27:1833-44

- Karafet TM, Mendez FL, Meilerman MB, Underhill PA, Zegura SL, Hammer MF. 2008. New binary polymorphisms reshape and increase resolution of the human Y chromosomal haplogroup tree. *Genome Res* 18:830-8
- Kayser M, Choi Y, van Oven M, Mona S, Brauer S, *et al.*, 2008. The impact of the Austronesian expansion: evidence from mtDNA and Y chromosome diversity in the Admiralty Islands of Melanesia. *Mol Biol Evol* 25:1362-74
- Kayser M, Roewer L, Hedman M, Henke L, Henke J, *et al.*, 2000. Characteristics and frequency of germline mutations at microsatellite loci from the human Y chromosome, as revealed by direct observation in father/son pairs. *Am J Hum Genet* 66:1580-8
- Kivisild T, Reidla M, Metspalu E, Rosa A, Brehm A, *et al.*, 2004. Ethiopian mitochondrial DNA heritage: tracking gene flow across and around the gate of tears. *Am J Hum Genet* 75:752-70
- Kivisild T, Tolk HV, Parik J, Wang Y, Papiha SS, *et al.*, 2002. The emerging limbs and twigs of the East Asian mtDNA tree. *Mol Biol Evol* 19:1737-51
- Knight A, Underhill PA, Mortensen HM, Zhivotovsky LA, Lin AA, *et al.*, 2003. African Y chromosome and mtDNA divergence provides insight into the history of click languages. *Curr Biol* 13:464-73
- Koechlin B. 1975. *Les Vezo du Sud-Ouest de Madagascar*. Paris: Mouton
- Kong QP, Sun C, Wang HW, Zhao M, Wang WZ, *et al.*, 2003. Large-scale mtDNA screening reveals a surprising matrilineal complexity in East Asia and its implications to the peopling of the region. *Mol Biol Evol*
- Languin Y. 1950. La pêche côtière malgache dans la région de Tuléar. *Bulletin de Madagascar* 9:35-106
- Lee EJ, Anderson LM, Daleb V, Merriwether AD. 2009. MtDNA origins of an enslaved labor force from the 18th century Schuyler Flatts Burial Ground in colonial Albany, NY: Africans, Native Americans, and Malagasy? . *J. Archaeol. Sci.* 36:2805-10
- Lombard J. 1998. *Le Royaume Sakalava du Menabe - Essai d'analyse d'un système politique à Madagascar du XVIIème au XXème siècle*. Paris
- Luis JR, Rowold DJ, Regueiro M, Caeiro B, Cinnioglu C, *et al.*, 2004. The Levant versus the Horn of Africa: evidence for bidirectional corridors of human migrations. *Am J Hum Genet* 74:532-44
- Lutjeharms JRE. 1981. Spatial scales and intensities of circulation in the ocean areas adjacent to South Africa. *Deep-Sea Research* 28A:1289-302
- Machev N, Saut N, Longepied G, Terriou P, Navarro A, *et al.*, 2004. Sequence family variant loss from the AZFc interval of the human Y chromosome, but not gene copy loss, is strongly associated with male infertility. *Journal of Medical Genetics* 41:814-25
- Macphee RDE, Burney DA. 1991. Dating of Modified Femora of Extinct Dwarf Hippopotamus from Southern Madagascar - Implications for Constraining Human Colonization and Vertebrate Extinction Events. *J. Archaeol. Sci.* 18:695-706
- Manning P. 1983. Contours of Slavery and Social Change in Africa". *American Historical Review* 88

- Mariano L. 1904. Relation du voyage de découverte fait a l'île Saint Laurent dans les années 1613-1614. In *Collection des ouvrages anciens concernant Madagascar*. Paris: Grandidier, A., et Grandidier G
- Marikandia M-L. 2001. The Vezo of the Fiherena Coast, Southwest Madagascar: Yesterday and Today. *Ethnohistory* 48:157-70
- Marikandia M-L. 2008. Les Vezo de l'espace littoral du Fiherenana (Sud-Ouest de Madagascar). In *Entre la parole et l'écrit. Contributions à l'histoire de l'Afrique en hommage à Claude-Hélène Perrot*, ed. Chastanet, M, Chrétien, Jean-Pierre., p. 270. Paris
- Matson C. 1998. *Merchants and Empire: Trading in Colonial New York.* Baltimore: he Johns Hopkins University Press. 202 pp.
- Mbida M, Christophe, Doutrelepont, Hughes, Vrydaghs, *et al.*, 2001. *First archaeological evidence of banana cultivation in central Africa during the third millennium before present*. Heidelberg, ALLEMAGNE: Springer
- McBain AY. 1992. Les céramiques chinoises d'exportation dans la collection du Musée d'Art et d'Archrologie. *Taloha* 11:71-6
- Migot F, Perichon B, Danze PM, Raharimalala L, Lepers JP, *et al.*, 1995. HLA class II haplotype studies bring molecular evidence for population affinity between Madagascans and Javanese. *Tissue Antigens* 46:131-5
- Miller KG, Kominz MA, Browning JV, Wright JD, Mountain GS, *et al.*, 2005. The phanerozoic record of global sea-level change. *Science* 310:1293-8
- Molet L. 1979. *La conception malgache du monde, du surnaturel et de l'homme en Imerina*. Paris: L'Harmattan
- Msaidie S, Ducourneau A, Boetsch G, Longepied G, Papa K, *et al.*, 2010. Genetic diversity on the Comoros Islands shows early seafaring as major determinant of human biocultural evolution in the Western Indian Ocean. *Eur J Hum Genet*
- 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 Pt 1:263-73
- Naidoo T, Schlebusch C, Makkan H, Patel P, Mahabeer R, *et al.*, 2010. Development of a single base extension method to resolve Y chromosome haplogroups in sub-Saharan African populations. *Investigative Genetics* 1:6
- Nativel D. 2002. Entre l'image unitaire de l'île et puzzle ethnique: l'enjeu des recensements et la cartographie à Madagascar (XIXe siècle et XXe siècles). In *La nation malgache au défit de l'ethnicité*, ed. Jourde, FJ, Randrianja,S. Paris
- Nei M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. New York : Columbia.: Masatoshi Nei
- Oberlé P. 1979. *Provinces malgaches*. Oberlé,Philippe.
- Ocora. 1997. Pays Mikea. Paris: Radiofrance,
- Olivier E, Fürniss S. 1999. Pygmy and bushman music: a new comparative study'. In *Central African Hunter-Gatherers in a Multi-Disciplinary Perspective: Challenging Elusiveness*, ed. Biesbrouck, K, Elders, K., Rossel, G., pp. 117-32. Leiden: CNWS
- Ottino P. 1973. La hierarchie sociale et 'l'alliance dans le royaume de Matacassi des 16ème et 17ème siècles. *ASEMIIV*:53-89

- Ottino P. 1974. Madagascar, les Comores et le Sud-ouest de l'Océan Indien. *Publications du Centre d'Anthropologie Culturelle en Sociale, Université de Madagascar*
- Ottino P. 1983. L'ancienne succession dynastique malgache. L'exemple Merina. In *Les Souverains de Madagascar*, ed. Jourde, FJ, Randrianja, S., p. 223. Paris
- Ottino P. 1986. *L'Étrangère intime: Essai d'anthropologie de civilisation de l'ancien Madagascar*. Paris,: Édition des archives contemporaines. 629 pp.
- Ottino P. 1998a. *Les champs de l'ancestralité à Madagascar. Parenté, alliance et patrimoine*. Paris: Karthala/Orstom. 685 pp.
- Ottino P. 1998b. *Les champs de l'ancestralité à Madagascar. Parenté, alliance et patrimoine*. Paris: Karthala/Orstom. 685 pp.
- Paillard Y-G. 1987. Les recherches démographiques sur Madagascar au début de l'époque coloniale et les documents de l'AMI. 27:17-42
- Parker Pearson M. 1992. Tombs and monumentality in southern Madagascar: Preliminary results of the central Androy survey. *Antiquity* 66:941-8
- Passarino G, Semino O, Quintana-Murci L, Excoffier L, Hammer M, Santachiara-Benerecetti AS. 1998. Different genetic components in the Ethiopian population, identified by mtDNA and Y-chromosome polymorphisms. *Am J Hum Genet* 62:420-34
- Pereira L, Macaulay V, Torroni A, Scozzari R, Prata MJ, Amorim A. 2001. Prehistoric and historic traces in the mtDNA of Mozambique: insights into the Bantu expansions and the slave trade. *Ann Hum Genet* 65:439-58
- Perez VR, Godfrey N.R., Nowak-Kemp MN, Burney DA, Ratsimbazafy J, Vasey N. 2005. Evidence of early butchery of giant lemurs in Madagascar. *Journal of Human Evolution* 49:722-42.
- Platt V. 1969. *The East India Company and the Madagascar Slave Trade," William and Mary Quarterly*. 548-77 pp.
- Plaza S, Salas A, Calafell F, Corte-Real F, Bertranpetit J, *et al.*, 2004. Insights into the western Bantu dispersal: mtDNA lineage analysis in Angola. *Hum Genet* 115:439-47
- Poirier J. 1962. Données écologiques et démographiques de la mise en place des proto-malgaches. *Taloha* 1:61-82
- Poyer LA, Robert, Kelly.L. 2000. Mystification of the Mikea: Constructions of Foraging Identity in Southwest Madagascar. *J. Anthropol. Res.* 56:163-85
- Quintana-Murci L, Quach H, Harmant C, Luca F, Massonnet B, *et al.*, 2008. Maternal traces of deep common ancestry and asymmetric gene flow between Pygmy hunter-gatherers and Bantu-speaking farmers. *Proc Natl Acad Sci U S A* 105:1596-601
- Radimilahy C. 1990. Mahilaka: Rapport préliminaire. *Proceedings of the Madagascar 1989 Workshop*, pp. 41-6. Stockholm: Central Board of Swedish Antiquities
- Radimilahy C. 1993. Origine des villes: Le cas de Mahilaka dans le Nord-Ouest de Madagascar. *Données archeologiques sur l'origine des villes a Madagascar-Mombassa*, pp. 1-44. Antananarivo: Musée d'Art et d'Archéologie
- Radimilahy C. 1998. Mahilaka: an archaeological investigation of an early town in northwestern Madagascar. *Studies in African Archaeology* 15:293

- Rafolo A. 1989-1990. «Essai d'interprétation des restes osseux animaux des fouilles d'Ambohimanana». *Les Nouvelles du Centre d'Art et d'Archéologie* 7-8:42-50
- Rajaobelina JW. 1917. «Ny mponina eto Imerina»,. *Mpanolo-tsaina* 56:169-83
- Rajaonarison A-A. 2009. *Les Associations sous la colonisation à Madagascar (1896-1960).TOME 1 : Leur rôle dans la construction de la conscience ethnique et nationale. Histoire Milieux Associatifs Océan Indien Madagascar*. L'Harmattan. 388 pp.
- Rakoto-Ratsimamanga A. 1940,. *Tache pigmentaire et origine des Malgaches*. 6-130. pp.
- Rakotoarisoa JA. 1993. Le site de Mokala dans la région dite Mozambique du sud-est de Madagascar. *Données archéologiques sur l'origine des villes à Madagascar-Mombassa*, pp. 132-56. Antananarivo: Musée d'Art et d'Archéologie
- Rakotoarisoa JA. 1998. *Mille ans d'occupation humaine dans le Sud-Est de Madagascar : Anosy, une île au milieu des terres*. Paris: L'Harmattan
- Rakotonirina M, Poirier J. 1984. *Identité culturelle et développement* Antananarivo: Librairie de Madagasikara. 30 pp.
- Rakotovololona S. 1989. Témoin d'une culture de l'Imerina ancien. *The colloque Internationale d'histoire Malagasy*. Antananarivo
- Ralaimihoatra NG. 2001. *Et si la lune ne revenait pas*. 156 pp.
- Ramiandrasoa F. 1996. Un aperçu sur la vie quotidienne d'esclave en imerina au XIXe siècle. *Ny fiainan'ny Andevo fahizay sy ny tarazony ankehitriny. " L'esclavage à Madagascar. Aspects historiques et résurgences contemporaines*. Antananarivo: Institut de Civilisations-Musée d'Art et d'Archéologie. Antananarivo
- Ramiaramanana B, Domenichini, J-P. 2001. Le docteur Rasamimanana et la tradition d'Ambohimalaza
- Ramilison E. 1951. *Ny loharanon'ny andriana nanjaka teto Imerina : Andriantomara-Andriamamilazabe*. Imprimerie Ankehitriny
- Rando JC, Pinto F, Gonzalez AM, Hernandez M, Larruga JM, et al.,. 1998. Mitochondrial DNA analysis of northwest African populations reveals genetic exchanges with European, near-eastern, and sub-Saharan populations. *Ann Hum Genet* 62:531-50
- Randriamarolaza LP. Communication personnelle. Les plus anciennes traces d'art funéraire Indonésien. In *Bulletin de Madagascar*
- Rasamimanana J, Razafindrazaka LG. 1909. *Ny Andriantompokoindrindra. Contribution à l'histoire des Malgaches - Fanasoavana ny tantaran' ny Malagasy*. Ambohimalaza,Tananarive. 45 pp.
- Rasamuel D. 1988. « Les fouilles d'Ambohimanana (campagne de 1987) ». *Bulletin de l'Académie Malgache, Antananarivo*,
- Rasamuel D. 1989-1990. «Introduction aux recherches sur Ambohimanana». *Les Nouvelles du Centre d'Art et d'Archéologie* 7-8:41
- Ravelonahina. 1902. *Des causes de dépopulation à Madagascar et des moyens d'y remédier par la puériculture : parallèle avec l'Europe*. Montpellier: Delord-Boehm et Martial. 139 pp.
- Razafiarison A. 2005. Point de vue sur les écrits de Rasamimanana avec la coopération de Razafindrazaka: Contribution à l'histoire des malgaches Ny Andriantompokoindrindra.

- Razafintsalama A. 1973. *Les Tsimihafotsy d'Ambohimanga* Antananarivo: Centre de Sociologie et d'Anthropologie Sociale.
- Razafintsalama A. 1981 *Les Tsimahafotsy d'Ambohimanga. Organisation familiale et sociale en Imerina*. Madagascar: "Langues et civilisations de l'Asie du Sud-Est et du monde insulindien. Langues, cultures et sociétés de l'océan Indien"
- Red LA, Liao, H. 2004. A brief syntactic typology of Philippine languages. *Language and linguistics* 5:433-90
- Redd AJ, Takezaki N, Sherry ST, McGarvey ST, Sofro AS, Stoneking M. 1995. Evolutionary history of the COII/tRNA^{Lys} intergenic 9 base pair deletion in human mitochondrial DNAs from the Pacific. *Mol Biol Evol* 12:604-15
- Rengoky Z. 1988 *Mekea, mpihaza-mpioty ao Añalabo*. Université de Toliara., Toliara, Madagascar
- Richards M, Corte-Real H, Forster P, Macaulay V, Wilkinson-Herbots H, *et al.*, 1996. Paleolithic and neolithic lineages in the European mitochondrial gene pool. *Am J Hum Genet* 59:185-203
- Richards M, Rengo C, Cruciani F, Gratrix F, Wilson JF, *et al.*, 2003. Extensive female-mediated gene flow from sub-Saharan Africa into near eastern Arab populations. *Am J Hum Genet* 72:1058-64
- 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* 68:340-52
- Rosa A, Ornelas C, Brehm A, Villems R. 2006. Population data on 11 Y-chromosome STRs from Guine-Bissau. *Forensic Sci Int* 157:210-7
- Rosenberg NA, Pritchard JK, Weber JL, Cann HM, Kidd KK, *et al.*, 2002. Genetic structure of human populations. *Science* 298:2381-5
- Salas A, Richards M, De la Fe T, Lareu MV, Sobrino B, *et al.*, 2002. The making of the African mtDNA landscape. *Am J Hum Genet* 71:1082-111
- Salas A, Richards M, Lareu MV, Scozzari R, Coppa A, *et al.*, 2004. The African diaspora: mitochondrial DNA and the Atlantic slave trade. *Am J Hum Genet* 74:454-65
- Sanchez JJ, Hallenberg C, Borsting C, Hernandez A, Morling N. 2005. High frequencies of Y chromosome lineages characterized by E3b1, DYS19-11, DYS392-12 in Somali males. *Eur J Hum Genet* 13:856-66
- Scheinfeldt L, Friedlaender F, Friedlaender J, Latham K, Koki G, *et al.*, 2006. Unexpected NRY chromosome variation in Northern Island Melanesia. *Mol Biol Evol* 23:1628-41
- Schoff W. 1912. *The periplus of the Erythræan sea : travel and trade in the Indian Ocean*. New York
- Schwartz M, Vissing J. 2002. Paternal Inheritance of Mitochondrial DNA. *New England Journal of Medicine* 347:576-80
- Segurel L, Martinez-Cruz B, Quintana-Murci L, Balaesque P, Georges M, *et al.*, 2008. Sex-specific genetic structure and social organization in Central Asia: insights from a multi-locus study. *PLoS Genet* 4:e1000200

- Semino O, Passarino G, Brega A, Fellous M, Santachiara-Benerecetti AS. 1996. A view of the neolithic demic diffusion in Europe through two Y chromosome-specific markers. *Am J Hum Genet* 59:964-8
- Semino O, Santachiara-Benerecetti AS, Falaschi F, Cavalli-Sforza LL, Underhill PA. 2002. Ethiopians and Khoisan share the deepest clades of the human Y-chromosome phylogeny. *Am J Hum Genet* 70:265-8
- Sengupta S, Zhivotovsky LA, King R, Mehdi SQ, Edmonds CA, *et al.*,. 2006. Polarity and temporality of high-resolution y-chromosome distributions in India identify both indigenous and exogenous expansions and reveal minor genetic influence of Central Asian pastoralists. *Am J Hum Genet* 78:202-21
- Shepherd G. 1982. The Making of the Swahili: A View from the Southern End of the East African Coast in From Zinj to Zanzibar: Studies in History, Trade and Society on the Eastern Coast of Africa in honour of James Kirkman on the occasion of his seventy-fifth birthday. *Paideuma. Mitteilungen zur Kulturkunde Wiesbaden* 28:129-47
- Siddall M, Rohling EJ, Almogi-Labin A, Hemleben C, Meischner D, *et al.*,. 2003. Sea-level fluctuations during the last glacial cycle. *Nature* 423:853-8
- Sigurgardottir S, Helgason A, Gulcher JR, Stefansson K, Donnelly P. 2000. The mutation rate in the human mtDNA control region. *Am J Hum Genet* 66:1599-609
- Simon P. 1997. La statistique des origines : "race et ethnicité dans les recensements aux Etats-Unis, Canada et Grande Bretagne". *Sociétés contemporaines* 26:p13
- Skaletsky H, Kuroda-Kawaguchi T, Minx PJ, Cordum HS, Hillier L, *et al.*,. 2003. The male-specific region of the human Y chromosome is a mosaic of discrete sequence classes. *Nature* 423:825-37
- Soodyall H, Jenkins T, Stoneking M. 1995. 'Polynesian' mtDNA in the Malagasy. *Nat Genet* 10:377-8
- Soodyall H, Vigilant L, Hill AV, Stoneking M, Jenkins T. 1996. mtDNA control-region sequence variation suggests multiple independent origins of an "Asian-specific" 9-bp deletion in sub-Saharan Africans. *Am J Hum Genet* 58:595-608
- Spriggs MJT. 1997. *The Island Melanesians*. Cambridge: Blackwell Publishers
- Stevanovitch A, Gilles A, Bouzaid E, Kefi R, Paris F, *et al.*,. 2004. Mitochondrial DNA sequence diversity in a sedentary population from Egypt. *Ann Hum Genet* 68:23-39
- Stiles D. 1998. The Mikea hunter-gatherers of southwestern Madagascar : ecology and socioeconomics. *African Study Monographs* 19:127-48
- Stoneking M. 2000. Hypervariable sites in the mtDNA control region are mutational hotspots. *Am J Hum Genet* 67:1029-32
- Su B, Xiao J, Underhill P, Deka R, Zhang W, *et al.*,. 1999. Y-Chromosome evidence for a northward migration of modern humans into Eastern Asia during the last Ice Age. *Am J Hum Genet* 65:1718-24
- T'Serstevens A. 1944. *LE LIVRE DE MARCO POLO OU LE DEVOISEMENT DU MONDE*. PARIS: SADI DERMENDJIEFF & PICHON 225 pp.
- Tajima F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics* 123:585-95

- Tchernia P. 1978. Description physique des océans et des mers. In *Océanographie Régionale*, pp. 29-85 Paris: E.N.S.T.A.
- Testard A. 1982. *Les chasseurs-cueilleurs ou l'origine des inégalités*. Paris Société d'Ethnographie. 254 pp.
- Thangaraj K, Singh L, Reddy AG, Rao VR, Sehgal SC, *et al.*, 2003. Genetic affinities of the Andaman Islanders, a vanishing human population. *Curr Biol* 13:86-93
- Thomas S. 1999. *Early Mapping of Southeast Asia*: Tuttle Publishing
- Tishkoff SA, Gonder MK, Henn BM, Mortensen H, Knight A, *et al.*, 2007. History of click-speaking populations of Africa inferred from mtDNA and Y chromosome genetic variation. *Mol Biol Evol* 24:2180-95
- Tofanelli S, Bertocini S, Castri L, Luiselli D, Calafell F, *et al.*, 2009. On the origins and admixture of Malagasy: new evidence from high-resolution analyses of paternal and maternal lineages. *Mol Biol Evol* 26:2109-24
- Toorawa S, M. 2000. "Wâq al-wâq : Fabulous, Fabular, Indian Ocean (?) Island(s) ..." In *Emergences* ed. Med, JftSo. Cornell University Press
- Torrioni A, Achilli A, Macaulay V, Richards M, Bandelt HJ. 2006. Harvesting the fruit of the human mtDNA tree. *Trends Genet* 22:339-45
- Trejaut JA, Kivisild T, Loo JH, Lee CL, He CL, *et al.*, 2005. Traces of archaic mitochondrial lineages persist in Austronesian-speaking Formosan populations. *PLoS Biol* 3:e247
- Tucker BT. 2001. *The behavioral ecology and economics of variation, risk, and diversification among Mikea forager-farmers of Madagascar*. Faculty of the Department of Anthropology, University of North Carolina at Chapel Hill.
- Underhill PA, Jin L, Lin AA, Mehdi SQ, Jenkins T, *et al.*, 1997. Detection of numerous Y chromosome biallelic polymorphisms by denaturing high-performance liquid chromatography. *Genome Res* 7:996-1005
- Underhill PA, Shen P, Lin AA, Jin L, Passarino G, *et al.*, 2000. Y chromosome sequence variation and the history of human populations. *Nat Genet* 26:358-61
- Valeri V. 1972. Le Système des rangs à Hawaii
L'Homme, pp. 29-66
- van Oven M, Kayser, M. 2009. Updated comprehensive phylogenetic tree of global human mitochondrial DNA variation. *Hum Mutat* 30:E386-94
- Vérin P. 1971. Les anciens habitats de Rezoky et Asambalahy. *TaIoha* 4:29-45
- Vérin P. 1986. *The History of civilisation in North Madagascar*. Rotterdam : Balkema
- Vérin P. 2000. *Madagascar*. Karthala
- Vérin P, Cottak,C.,Gordin,P. 1970. The glottochronology of malagasy speech communities. *Oceanic Linguistic* 8:26-81
- Vérin P, Wright HT. 1999. Madagascar and Indonesia : New evidence from Archeology and linguistics. *Bulletin of Indo-Pacific Prehistory Association*, 18:35-41
- Wake SC. 1967. *The Developpement of Marriage and kinship*. Chicago: The University of Chicago Press
- Wang J. 2003. Maximum-likelihood estimation of admixture proportions from genetic data. *Genetics* 164:747-65

- Warren BH, Strasberg,D., Bruggemann J.H., Prys-Jones,R.P., Thébaud, C. 2009. Why does the biota of the madagascar region have such a strong asiatic flavour? *Cladistics* 25:1-12
- Watson E, Forster P, Richards M, Bandelt HJ. 1997. Mitochondrial footprints of human expansions in Africa. *Am J Hum Genet* 61:691-704
- Wetterstom W, Wright HT. 1992. Une contribution à la paléoethnobotanie du plateau central de Madagascar. *Taloha* 11:147-66
- Wheatley. 1964. *Impressions of Malay Peninsula in Ancient Times*. Ltd Singapore Eastern Universities Press
- Williams RO. 1949. *Plants in Zanzibar and Pemba. The useful and ornamental plants in Zanzibar and Pemba*. ZANZIBAR: GOVERNMENT OF THE ZANZIBAR PROTECTORATE
- Wise CA, Sullivan SG, Black ML, Erber WN, Bittles AH. 2005. Y-chromosome and mitochondrial DNA studies on the population structure of the Christmas Island community. *Am J Phys Anthropol* 128:670-7
- Wood ET, Stover DA, Ehret C, Destro-Bisol G, Spedini G, *et al.*, 2005. Contrasting patterns of Y chromosome and mtDNA variation in Africa: evidence for sex-biased demographic processes. *Eur J Hum Genet* 13:867-76
- Wright H, Dewar,R. 1993a. The Culture History of Madagascar. *Journal of World Prehistory*7:417-66.
- Wright HT. 1992. L'évolution des systèmes d'occupation du sol dans la vallée de Mananara Nord-Est de Madagascar. traduction Claude Allibert,. *Taloha* 11:16-64
- Wright HT, Burney, D. A., Burney, L. P., Matsumoto, K., Ramilisonina, Vérin, P. 1993a. The evolution of settlement systems in the Bay of Boeny and the Mahavavy Valley. *Azania: Archaeological Research in Africa*, 31:37 - 73
- Wright HT, Kus S. 1979. An archaeological reconnaissance of Ancient Imerina. In *Madagascar in History, Foundation for Malagasy Studies*, ed. Kent, R, pp. 1-31. Berkeley
- Wright HT, Rakotoarisoa,J.A., Heurtebize, G. Vérin, P. 1993b. The evolution of settlement system in the Efaho River Valley: A preliminary report on archaeological reconnaissances of 1983-86. *Indo-Pacific Prehistory Association Bulletin* 12:2-20
- Wright S. 1950. Genetical structure of populations. *Nature* 166:247-9
- Xue Y, Zerjal T, Bao W, Zhu S, Shu Q, *et al.*, 2006. Male demography in East Asia: a north-south contrast in human population expansion times. *Genetics* 172:2431-9
- Yao YG, Nie L, Harpending H, Fu YX, Yuan ZG, Zhang YP. 2002. Genetic relationship of Chinese ethnic populations revealed by mtDNA sequence diversity. *Am J Phys Anthropol* 118:63-76

PUBLICATIONS

ARTICLE

Complete mitochondrial DNA sequences provide new insights into the Polynesian motif and the peopling of Madagascar

Harilanto Razafindrazaka^{1,6}, François-X Ricaut^{*,1,6}, Murray P Cox², Maru Mormina³, Jean-Michel Dugoujon¹, Louis P Randriamarolaza⁴, Evelyne Guitard¹, Laure Tonasso¹, Bertrand Ludes^{1,5} and Eric Crubézy¹

More than a decade of mitochondrial DNA (mtDNA) studies have given the ‘Polynesian motif’ renowned status as a marker for tracing the late-Holocene expansion of Austronesian speaking populations. Despite considerable research on the Polynesian motif in Oceania, there has been little equivalent work on the western edge of its expansion – leaving major issues unresolved regarding the motif’s evolutionary history. This has also led to considerable uncertainty regarding the settlement of Madagascar. In this study, we assess mtDNA variation in 266 individuals from three Malagasy ethnic groups: the Mikea, Vezo, and Merina. Complete mtDNA genome sequencing reveals a new variant of the Polynesian motif in Madagascar; two coding region mutations define a Malagasy-specific sub-branch. This newly defined ‘Malagasy motif’ occurs at high frequency in all three ethnic groups (13–50%), and its phylogenetic position, geographic distribution, and estimated age all support a recent origin, but without conclusively identifying a specific source region. Nevertheless, the haplotype’s limited diversity, similar to those of other mtDNA haplogroups found in our Malagasy groups, best supports a small number of initial settlers arriving to Madagascar through the same migratory process. Finally, the discovery of this lineage provides a set of new polymorphic positions to help localize the Austronesian ancestors of the Malagasy, as well as uncover the origin and evolution of the Polynesian motif itself.

European Journal of Human Genetics (2010) **18**, 575–581; doi:10.1038/ejhg.2009.222; published online 23 December 2009

Keywords: Madagascar; Polynesian motif; complete mitochondrial sequences; new mtDNA haplogroup

INTRODUCTION

The ‘Polynesian motif’, popularly named for its high frequency among Polynesians, is characterized by a well known series of mitochondrial DNA (mtDNA) polymorphisms that now define haplogroup B4a1a1a^{1,2} (A14022G, T16217C, A16247G, and C16261T^{1,3,4}). This lineage probably developed in eastern Island Southeast Asia or Near Oceania^{1,2} during the mid- to late-Holocene, with recent dates suggesting an origin around 6200–10 900 years before present (YBP) (95% confidence intervals: 2650–18 800 YBP).⁵ The haplogroup’s immediate precursor (lacking only A16247G) has been found in Taiwanese aboriginal groups with an estimated age of 13 200 YBP (95% confidence interval: 9400–17 000).¹ This incremental series of dates are consistent with a model whereby Austronesian speaking populations expanded out of Taiwan during the mid- to late-Holocene (but see ongoing discussions surrounding this model^{2,6}). Ultimately, the Austronesian expansion spread the immediate ancestor of the Polynesian motif, and later the motif itself, over a vast geographical area – from Taiwan in the north, New Zealand in the south, remote Polynesia in the east, and finally, Madagascar in the far west.^{2,5,7–10}

The Polynesian motif is currently found at highest frequency in Polynesia, where it approaches fixation in some populations.^{4,11} It is also common in Micronesia and parts of Near Oceania,^{2,3,5,12–18} where

it is not necessarily restricted to Austronesian speaking populations, but also occurs in some rare Papuan speaking groups.^{2,18,19} The motif is much less frequent in Island Southeast Asia, although it has been found sporadically in both central and eastern Indonesia.^{4,6,7,11,20,21} In Madagascar – the western edge of the Austronesian expansion – the Polynesian motif reaches a frequency of around 20%,^{8,9,20,22} thus leading to proposals that the island was settled by an Indonesian population, which later colonized the Pacific Islands,^{8,22} or even more speculatively, by direct migration from Polynesia itself.²² However, modern Malagasy should carry both maternal and paternal lineages that trace back to their ancestral population(s), and the latter hypothesis was discounted when Malagasy were shown not to carry the predominant Y chromosome haplogroups found in Polynesia (eg, C and O3).^{9,20} Furthermore, these studies revealed that Indonesians have a major role in the colonization of Madagascar, and highlighted Borneo as a likely source of the Asian-derived Y chromosomes found in Malagasy today. This is consistent with linguistic evidence suggesting that the Malayo–Polynesian language spoken by Malagasy is related to the Barito language of southern Borneo.^{23–25} Currently, our best model for the settlement of Madagascar suggests that the first settlers reached the island ~1500–2000 years ago, when there is clear archeological and paleoecological evidence of their

¹CNRS FRE 2960, Laboratoire d’Anthropobiologie, Université de Toulouse, Toulouse III Paul Sabatier, Toulouse, France; ²The Institute of Molecular BioSciences, the Allan Wilson Centre for Molecular Ecology and Evolution, and the Bio-Protection Centre, Massey University, Palmerston North, New Zealand; ³Leverhulme Centre for Human Evolutionary Studies, University of Cambridge, Cambridge, UK; ⁴Laboratoire d’Anthropologie Culturelle, Université Antananarivo, Antananarivo, Madagascar; ⁵Laboratoire d’Anthropologie Moléculaire, Institut de Médecine Légale, Strasbourg, France

*Correspondence: Dr F-X Ricaut, CNRS FRE 2960, Laboratoire d’Anthropobiologie, Université de Toulouse, 37 allées Jules Guesdes, Toulouse cedex 3 31073, France. Tel: +33 05 61 55 80 84; Fax: +33 05 61 14 59 79; E-mail: fx.ricaut@infonie.fr

⁶These authors contributed equally to this work.

Received 16 April 2009; revised 2 November 2009; accepted 26 November 2009; published online 23 December 2009

occupation.^{26,27} Ultimately, a complex – and largely unknown – genetic and linguistic admixture process between populations of African and Southeast Asian descent produced the Malagasy we recognize today.^{8,9,20,23,28}

However, several outstanding questions remain. What is the spatial and temporal origin of the Polynesian motif in Island Southeast Asia? What is the manner of its arrival in Madagascar? And what is its distribution on the island? To address these questions, we analyzed Polynesian motif carriers in Madagascar using complete mtDNA sequencing in the largest Malagasy sample available to date.

MATERIALS AND METHODS

Samples

The samples analyzed in this study form part of our Madagascar assemblage collected in field seasons 2007–2008. They comprise buccal cell and peripheral blood samples collected from unrelated individuals in EDTA Vacutainer tubes. Information on survey subjects includes languages spoken, current residence, familial birthplaces, and a short genealogy of four generations to establish regional ancestry. A total of 266 DNA samples were analyzed here, which includes individuals from three ethnic groups: 127 Mikea (hunter-gatherers in the southwest), 101 Vezo (semi-nomadic fisherman also in the southwest), and 38 Andriana Merina (individuals from the central highlands). Culturally, the Andriana Merina who are strongly endogamous, have been identified as being the primary descendents of Island Southeast Asian migrants.^{29,30} All samples were obtained with informed consent, and this study was approved by the appropriate ethical committees both within Madagascar, and at the University of Toulouse.

DNA extraction, amplification, and sequencing

DNA was extracted from cheek swabs and blood samples using a standard phenol–chloroform protocol, followed by purification with CleanMix (Talent, Trieste, Italy) according to the manufacturer's instructions.

The mtDNA analysis was carried out in four phases (see Table 1 for summary):

- (i) Hypervariable segments 1 and 2 (HVS1/HVS2) of the mtDNA control region were sequenced first. This region was amplified using primers L15973 (5'-AACTCCACCATTAGCACCCA-3') and H296 (5'-TCTGTAGTATTGTTTTAAAGG-3'). PCR amplification was carried out in 50 μ l of reaction mixture containing 3 mM of MgCl₂, 0.2 mM of dNTPs, 0.2 μ M of each primer, 1 \times AmpliTaq Gold reaction buffer (PE Applied Biosystems, Foster City, CA, USA), 0.5 U of Taq HotGoldstar DNA polymerase (PE Applied Biosystems), and 1 μ l of DNA extract. Amplification was performed using a T3 Thermocycler (Biometra, Archamps, France). Thermal cycling conditions were: pre-denaturation at 95°C for 10 min; followed by 35 cycles at 95°C for 60 s, 58°C for 60 s, and 72°C for 90 s; and final extension at 72°C for 5 min. PCR products were visualized on a 2% agarose gel, and purified with QIAquick (Qiagen GmbH, Hilden, Germany). Sequencing reactions were carried out on both strands with ABI Prism BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing (PE Applied Biosystems) using the same primers used for PCR amplification. Sequencing reaction products were analyzed on an ABI Prism 3730 Genetic Analyser (PE Applied Biosystems). For samples not definitively assigned to a known haplogroup from HVS1 and HVS2 sequences, phylogenetic status was clarified by screening RFLPs known to identify haplogroups L3 (–10 871 *MnII*), M (+10 397 *AluI*; +10 394 *DdeI*), N (–10 397 *AluI*; –10 394 *DdeI*), M7 (+9824 *HinfI*), E (–7598 *HhaI*), F (–10 306 *BspMI*), and F3 (+10 319 *Tsp509I*). Finally, haplogroup M7c3 was determined by direct sequencing of nucleotide position A3606G.
- (ii) For samples carrying control region mutations characteristic of the Polynesian motif (ie, nucleotides 16217C, 16247G and 16261T), or the immediate Polynesian motif ancestor (ie, nucleotides 16217C and 16261T), two additional diagnostic mutations were analyzed to confirm affiliation to haplogroup B4a1a1. First, the presence of the 9-base pair (bp) intergenic region V deletion³¹ was determined by amplifying

Table 1 Strategy followed for sample analysis, and diversity of the lineages affiliated to haplogroup B4a1a1a and their distribution in three Malagasy populations

Population (n)	Haplotype	n	%	HVS1	HVS2	Analysis stage				Final haplogroup		
						First	Second	Third ^a	Fourth ^b			
						9-bp del	+6719 NlaIII	A14022G	Whole mtDNA sequence	–1473 HhaI	–3423 AclI	
Merina (38)	H1	17	44.7	16182C, 16183C, 16189, 16217, 16247, 16261, 16519	73 146 263	+	+			+	+	B4a1a1a Malagasy motif
	H2	2	5.3	16182C, 16183C, 16189, 16217, 16247, 16261, 16357	73 146 263	+	+		+	+	+	B4a1a1a Malagasy motif
Vezo (101)	H1	18	17.8	16182C, 16183C, 16189, 16217, 16247, 16261, 16519	73 146 263	+	+			+	+	B4a1a1a Malagasy motif
	H3	1	1	16182C, 16183C, 16189, 16217, 16247, 16261, 16368	73 146 263	+	+		+	+	+	B4a1a1a Malagasy motif
Mikea (127)	H4	3	3	16182C, 16183C, 16189, 16217, 16261, 16519	73 146 263	+	+	+		+	+	B4a1a1a Malagasy motif
	H1	17	13.4	16182C, 16183C, 16189, 16217, 16247, 16261, 16519	73 146 263	+	+		+	+	+	B4a1a1a Malagasy motif

^aSequencing of the complete mtDNA genome was performed using one sample from each different mtDNA haplotypes affiliated to B4a1a1a haplogroup. Furthermore, one sample from each of the three Malagasy groups was used for complete sequencing (haplotype H1 from Mikea; haplotype H2 from Merina; and haplotype H3 from Vezo).

^bTwo coding region mutations (C1473T and T3423A) revealed by complete mtDNA sequences are shared by all the Malagasy samples affiliated to haplogroup B4a1a1a and consequently define the new 'Malagasy motif'.

a fragment of ~120 bp, including mtDNA region V, using primers L8196 and H8297.³² PCR conditions were the same as for the control region analysis, and PCR products were visualized on a 2% agarose gel. Second, an informative RFLP site (+6719 *Nla*III) was screened using primers F6120 and R7013 as described by Rieder *et al.*³³ Fragments were visualized on a 2% agarose gel. In addition, because reversion at the hypermutable nucleotide 16247 sometimes leads to incorrect haplogroup assignment of samples affiliated to B4a1a1a,^{2,5} we verified that all samples harboring nucleotides 16217C and 16261T have a transition at 14022 that defines haplogroup B4a1a1.¹ We applied a mini-sequencing strategy using SNaPshot mini-sequencing reactions (PE Applied Biosystems), following a previous published protocol.³⁴ We designed primers F13957 (5'-GGCCTTCTTACGAGCCAAAA-3') and R14257 (5'-TATTGGTGC GGCGCTTTGTATAA-3'), and performed a Touchdown PCR: seven cycles at 94°C for 20 s, 62°C for 30 s, and 70°C for 30 s with annealing temperature decreasing 1°C per cycle; followed by 31 cycles with an annealing temperature at 55°C. A final extension period of 5 min at 72°C was also applied.

- (iii) Complete mtDNA genomes of one sample from each different mtDNA haplotype affiliated to B4a1a1a were then sequenced. One sample from each of the three Malagasy groups was chosen for geographical coverage. Complete sequencing was performed by the Genomic Analysis Technology Core at the University of Arizona (<http://gac.arl.arizona.edu/>) using 28 pairs of primers, which allowed amplification and sequencing of overlapping fragments for both forward and reverse DNA strands (<http://bcf.arl.arizona.edu/>). Sequences were edited and aligned against the revised Cambridge reference sequence (rCRS³⁵) using BioEdit 7.0.9,³⁶ and deviations from the rCRS were confirmed by manual checking of electropherograms.
- (iv) New diagnostic mutations ascertained through complete mtDNA sequencing were screened for all Malagasy samples assigned to the B4a1a1a haplogroup. RFLP screening of these new diagnostic mutations was performed for nucleotides 1473 (–1473 *Hha*I; primers F1166 and R1607), and 3423 (–3423 *Aci*I; primers F3200 and R3693), using the methodology described by Torroni *et al.*³⁷ The resulting fragments were visualized on a 2% agarose gel.

Sequences were classified into mtDNA haplogroups based on accepted nomenclature (eg, publications^{1,2,5,6,17,38–42}).

Statistical analysis: phylogeny reconstruction and age estimation

A mtDNA phylogeny was constructed from 18 Polynesian B4a1a1a complete mtDNA sequences, including all previously published sequences ($n=15$ ^{5,43–46}), and the three complete Malagasy sequences obtained in this study.

Time estimates were calculated in a number of different ways. First, using the rho (ρ) statistic⁴⁷ with three previously described mutation rates based on coding region mutations. Two mutation rates were calculated using estimated substitution rates for protein-coding synonymous changes of 3.5×10^{-8} mutations/site/year, which yields 6764 years per synonymous transition,⁴⁰ and of one synonymous mutation (ie, transition or transversion) in every 7884 years from the recently improved mitochondrial molecular clock published by Soares and colleagues.⁴⁸ The MAMMAG website (<http://mammag.web.uci.edu/bin/view/Main/WebHome>) was used to determine synonymous transitions. The third mutation rate was based on substitutions for the entire coding region; 1.26×10^{-8} mutations/site/year, which yields 5139 years per mutation between positions 577 and 16023 of the rCRS.⁴⁹ Dates estimated from synonymous changes are presumed to be the most robust, as these changes are more likely to be selectively neutral.⁴⁰ The variances of these rho-based dating estimates were calculated as per Saillard *et al.*⁴⁷

In addition, in some cases the only mutations that contribute to the age estimate of a group of sequences are located in the control region of the mtDNA and are not taken into account by the previous estimates based on coding region mutations. Therefore, we also calculated age estimates from the control region using (i) the most widely used mutation rate for HVSI of 1.80×10^{-8} transitions/site/year or one mutation per 20 180 years for the region between positions 16 090 and 16 365,⁵⁰ and (ii) the recently improved mutation

rates by Soares *et al.*⁴⁸ of one mutation every 18 845 years for the HVSI segment (positions 16 090–16 365); one mutation every 16 677 years for the HVSI segment (positions 16 051–16 400) and one mutation every 9058 years for the whole control region.

We also applied a second dating method broadly based on the coalescent concept of waiting time. We assumed a mutation rate of 1.16×10^{-4} per year over the hypervariable region from nucleotides 16 024–00 300, which yields one mutation approximately every 8642 years.⁴⁰ Using custom simulation code written in R, we calculated the waiting time to observe three lineages – two each carrying a single new mutation, and one carrying no new mutations. Our simulation returned a likelihood surface from which we determined a best estimate of the TMRCA together with 95% confidence intervals. It is worth noting that because of the ongoing debate regarding the true mutation rate,^{40,51} limitations of dating methods – including the rho (ρ) statistic,⁵² the conversion of molecular dates into chronological dates, and the estimation of associated error values – the values provided here are intended only as approximations. All molecular dates should be interpreted cautiously. We intend these dates only to be used as ballpark measures.

RESULTS

Analysis of mtDNA from 266 Malagasy individuals (Supplementary Table S1) is broadly consistent with previous genetic studies.^{8,9,20,22} We see a combination of Southeast Asian and African lineages that can be linked to settlement of the island around 1500–2000 years ago. We observed the Polynesian motif at relatively high frequency in all three Malagasy groups: 50.0% in Merina, 21.8% in Vezo, and 13.4% in Mikea (Table 1). Indeed, the first and second phases of our analysis revealed that 58 of the 266 Malagasy shared a set of mutations (9-bp deletion, 6719C, 14022G, 16217C, and 16261T), which assign them to haplogroup B4a1a1. Although most sequences ($n=55$) also harbored the HVSI transition at nucleotide 16 247, which traditionally defines the Polynesian motif, three other individuals who lacked this mutation at 16 247 could also be affiliated to the lineage after other analyses were completed (Table 1). The high incidence of the Polynesian motif in the Merina central highlanders can be partly explained by the high endogamy of this group; its lower frequency in the other two groups (Vezo and Mikea) is in the range observed in previous studies.^{8,9,20}

The diversity of the Polynesian motif sequences is low, as only four different haplotypes (based on control region mutations) have been observed among the three Malagasy groups (Table 1). Haplotype H1, which represents the root of the Polynesian motif, is the only haplotype shared by all three groups, and is also the most frequent haplotype in each group (44.7% in Merina, 17.8% in Vezo, and 13.4% in Mikea). The other three haplotypes differ by one mutation from haplotype H1, and each is specific to a single ethnic group (H2 is only observed at 5.3% in Merina, and H3 and H4 only at 1 and 3% in Vezo).

Complete mtDNA sequencing of the three haplotypes (H1, H2, and H3) that carry the full Polynesian motif, and phylogenetic analysis with the 15 published Polynesian motif complete mtDNA sequences, reveals an interesting substructure for this group (Figure 1). A major subgroup within the Polynesian motif lineage can be defined using two coding region mutations at nucleotides 1473 and 3423. These two polymorphisms are shared by all 58 Malagasy samples belonging to haplogroup B4a1a1a, and thus define a 'Malagasy motif'. Although only a few complete mtDNA genomes are available from Melanesia, Polynesia, and Island Southeast Asia, these additional mutations have not been found in any other B4a1a1a individuals sequenced to date (Figure 1; Martin Richards and Pedro Soares, Institute of Integrative and Comparative Biology, University of Leeds, UK; personal communication). The TMRCA of this 'Malagasy motif' has been estimated at 6000 YBP (95% confidence interval: 0–14 300) using a recently

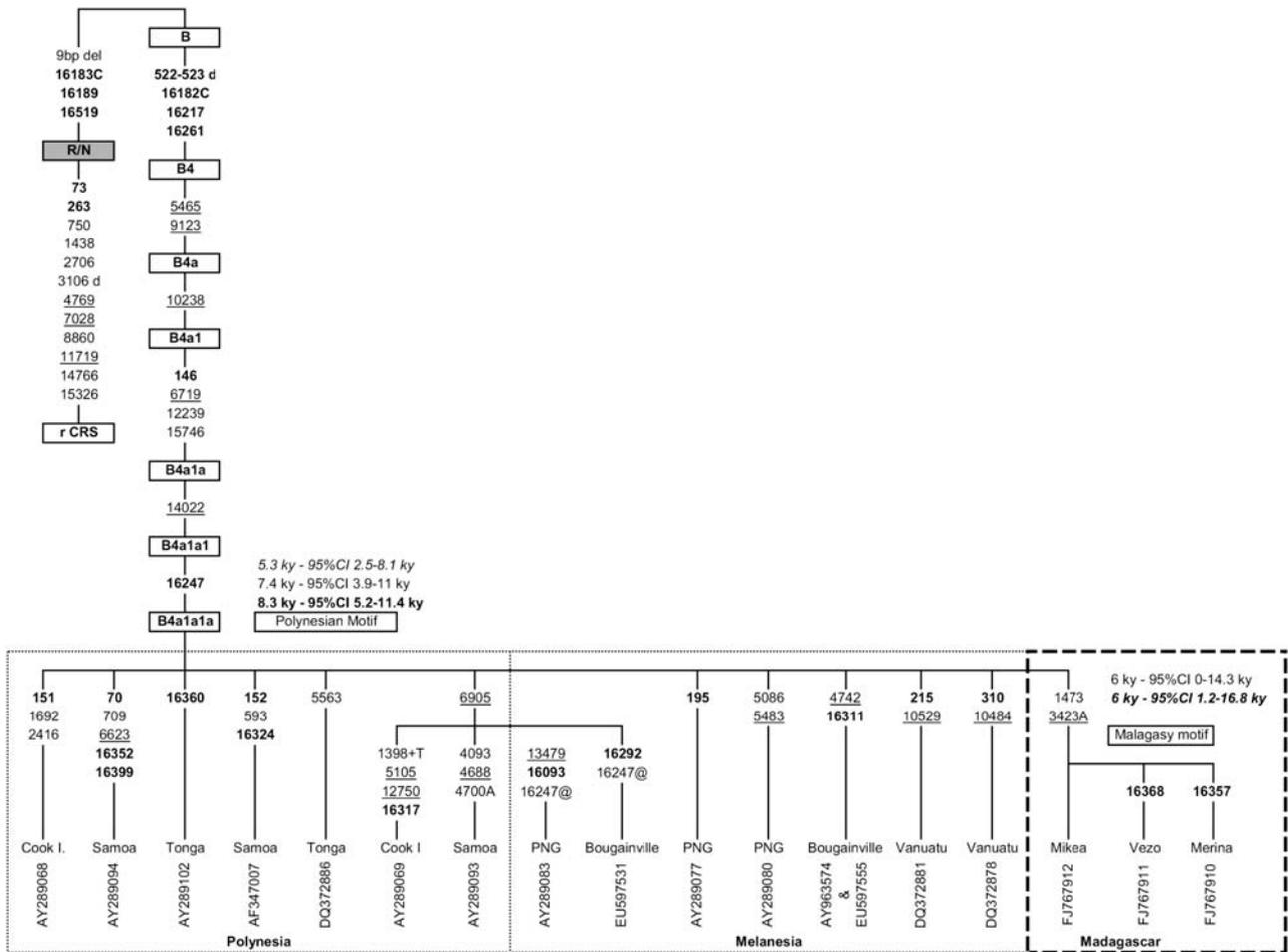


Figure 1 Phylogenetic tree constructed from complete mtDNA sequences from 3 Malagasy individuals and 15 previously published samples. Mutations were scored relative to the rCRS.³⁴ Length variations in the poly-C region from nucleotides 303–315 are not shown. Numbers along links refer to nucleotide positions. Suffixes A, C, G, and T indicate transversions; 'd' signifies a deletion, a plus sign (+) an insertion. Recurrent mutations in the phylogeny are underlined. The prefix '@' indicates back mutations. Control region mutations are shown in bold, and synonymous transitions are underlined. TMRCA estimates, calculated as per references^{40,48,49} and using the waiting time dating method are presented in italic, bold, regular, and bold italic, respectively. Values are given in thousands of years before present. The 15 non-Malagasy complete mtDNA sequences used, in addition to the three Malagasy complete mtDNA sequences analyzed in this study, were reported by Hartmann *et al.*⁴⁶ (EU597531 and EU597555), Ingman and Gyllenstein⁴⁴ (AY289068, AY289094, AY289102, AY289069, AY289093, AY289083, AY289077, and AY289080), Ingman *et al.*⁴³ (AF347007), Pierson *et al.*⁵ (DQ372886, DQ372881, and DQ372878), and Macaulay *et al.*⁴⁵ (AY963574).

improved control region mutation rate⁴⁸ (Table 2), in broad agreement with dates obtained from other control region mutation rates (Supplementary Table S2). Using an alternative approach based on waiting times, we also infer a date of 6000 YBP (95% confidence interval: 1200–16 800) (Supplementary Figure S1). Remembering the limitations of molecular dating, and the fact that any demographic expansion may have predated geographic expansion, we only claim that these dates are broadly consistent with archeological and paleoecological estimates for the first settlement of Madagascar around 1500–2000 years ago.^{26,27}

DISCUSSION

Sampling three very different Malagasy ethnic groups (coastal fishermen, forest hunter–gatherers, and traditionally agriculturalist highlanders), together with HVSI/HVS2 sequencing, whole mtDNA sequencing and RFLP typing for several Polynesian motif lineages, provides important new information regarding the settlement of

Madagascar. Our study reveals that (i) between 13 and 50% of all Malagasy lineages belong to the Polynesian motif B4a1a1a haplogroup, whereas none belong to its immediate precursor, or to other B sub-haplogroups; (ii) all Polynesian motif B4a1a1a sequences on Madagascar share two coding region mutations that together define a 'Malagasy motif'; (iii) the low genetic diversity of this motif (based on control region mutations) is consistent with genetic patterns expected if the island were colonized only recently;^{9,40} and (iv) the 'Malagasy motif' founding sequence (defined by mutations 1473 and 3423) is distributed across all three Malagasy ethnic groups, while derived sequences occur only in individual groups. This suggests that the founding haplotype of the 'Malagasy motif' expanded in a relatively short time after its appearance in Madagascar. Subsequently, the lineage has accumulated distinct mutations in each Malagasy population, which is consistent with long-standing isolation among these groups. Interestingly, a similar pattern is observed for all the Malagasy mtDNA haplogroups originating from the eastern part of

Table 2 Age estimates for B4a1a1 haplogroup, Polynesian motif, and Malagasy motif using the rho (ρ) statistic dating method

Haplogroup	n	Coding region nt 577–16 023				Synonymous mutations				Control region nt 16 024–576						
		ρ	σ	TMRCA years	Mutation rate	ρ	σ	TMRCA years	Mutation rate	ρ	σ	TMRCA years	Mutation rate			
B4a1a1	23	1.57	0.26	8,100	5400–10 800	(1)	0.70	0.17	4,700	2500–7000	(2)	1.57	0.26	14,200	9600–18 800	(4)
Polynesian motif	18	1.61	0.30	8,300	5200–11 400	(1)	0.83	0.19	6,500	3600–9500	(3)	—	—	—	—	—
Malagasy motif	3	0	—	—	—	—	0.78	0.21	5,300	2500–8100	(2)	0.89	0.22	8,000	4200–12 000	(4)
							0.94	0.23	7,400	3900–11 000	(3)	—	—	—	—	—
							0	—	—	—	—	0.66	0.47	6,000	0–14 300	(4)

Note. Sequences used for molecular dating of the Malagasy motif and the Polynesian motif are given in Figure 1. The sequences used for molecular dating of the B4a1a1 haplogroup included, in addition to the 15 complete mtDNA sequences harboring the Polynesian motif and the three sequences harboring the Malagasy motif reported in Figure 1, five complete mtDNA sequences reported by Pierson *et al.*⁹ (DQ372874, DQ372875, and DQ372877) and Ingman and Gyllenstein⁴⁴ (AY289076). Mutation rate references: (1) One substitution per 5139 years;⁴⁹ (2) One synonymous transition per 6764 years;⁴⁰ (3) One synonymous mutation (transition or transversion) per 7884 years;⁴⁸ (4) One mutation per 9058 years.⁴⁸ Age estimates of the Malagasy motif calculated by using other control region mutation rates are provided in Supplementary Table S2.

the Indian Ocean (F3b, M46, E1a1a, M7c3): a founding sequence for each haplogroup is distributed across all three Malagasy ethnic populations, while derived sequences occur only in individual groups (Supplementary Table S1).

Together, these elements are consistent with some degree of isolation between groups. Although these results are best explained by a relatively small number of initial settlers arriving to Madagascar through the same migratory process, our data alone does not allow us to clearly favor or reject alternative hypotheses regarding the number of waves of migration that reached Madagascar through this process, the source population(s) involved, or the duration of this process (for discussion, see^{9,53–55}).

Although all molecular dating is uncertain, the TMRCA of the ‘Malagasy motif’ is in broad agreement with the archeological time-frame suggested for the settlement of Madagascar.^{26,27} However, the lineage’s geographic origins warrant further discussion, as they may trace back to three quite different regions: Polynesia, Melanesia, or Island Southeast Asia.

It is unlikely that the Polynesian motif came to Madagascar directly from Polynesia, because Polynesian Y chromosome haplogroups (eg, O3 and C2a1, which predominate in Polynesians^{9,16,17,56–58}) have not been found among Malagasy paternal lineages (^{9,20} and authors’ unpublished data). In contrast, the Y haplogroups O1b and O2a – the former showing its highest frequency in Taiwan and possessing a frequency distribution possibly suggesting dispersal in association with the Austronesian expansion,^{17,59} and the latter having its highest frequency in Southeast Asia,^{16,60,61} – were observed in Madagascar at moderate frequency (⁹ and authors’ unpublished data). These same lineages are nearly absent in Polynesia.^{16,17,61} Austronesian communities were matriarchal and matrilineal⁶² and experienced serious bottlenecks during their expansion process, but this would have most likely only reduced the number and diversity of Y chromosome lineages. Some outside possibilities remain, both rather unlikely. Either the Y chromosome pool of early Polynesian migrants lost these lineages as they migrated to Madagascar, or they are so exceedingly rare in Madagascar that they have not yet been detected (⁹ and authors’ unpublished data).

Our study partially addresses these latter hypotheses by providing additional mtDNA evidence that does not support Polynesia as a potential ancestral region for the colonization of Madagascar. Indeed, none of the seven published B4a1a1a complete mtDNA sequences from Polynesia (Figure 1) harbor the coding region mutations (nucleotides 1473 and 3423) that all Malagasy B4a1a1a lineages share. However, the same argument holds true for B4a1a1a lineages from Melanesia, and from Island Southeast Asia (Martin Richards and Pedro Soares, personal communication), despite linguistic and Y chromosome evidence^{9,20,23,25} pinpointing this latter region as the most likely origin of the ‘Asian’ migration to Madagascar. Importantly, we acknowledge that the Polynesian motif is extremely rare in Island Southeast Asia^{4,6,7,11,20,21} and the relatively small number of complete mtDNA sequences carrying the Polynesian motif, which have been tested for the Malagasy motif are even smaller. Therefore, we cannot yet determine conclusively from which region the Malagasy motif may have originated.

Alternatively, these results may indicate the absence of the Malagasy motif outside Madagascar, which would suggest that it originated *in situ* after the arrival of the Polynesian motif carriers. This hypothesis is still unlikely as it involves that (i) two coding region mutations (nucleotides 1473 and 3423) appeared in Madagascar in the last 1500–2000 years, (ii) diffused across the entire island, including to diverse populations (Mikea hunter–gatherers, Vezo semi-nomadic fisherman and central highlanders), and (iii) the immediate Malagasy motif

precursor (ie, the Polynesian motif) subsequently disappeared from Malagasy populations.

Nevertheless, these speculations are constrained by several factors, such as the effect of genetic drift in small island populations, and by the poor coverage of parental source regions (Island Southeast Asia, Melanesia, and Polynesia). Only analysis of additional B4a1a1a sequences, especially through microgeographic sampling of well-defined populations (eg, linguistically and culturally), can provide more comprehensive insights into the geographic origin of the 'Malagasy motif'.

CONFLICT OF INTEREST

The authors declare no conflict of interest.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was supported by grants from the French Department of Research and the CNRS-department EDD. The three complete mtDNA sequences reported in this paper have been deposited in GenBank (Accession Numbers: FJ767910–FJ767912).

- Trejt JA, Kivisild T, Loo JH *et al*: Traces of archaic mitochondrial lineages persist in Austronesian-speaking Formosan populations. *PLoS Biol* 2005; **3**: e247.
- Friedlaender JS, Friedlaender FR, Hodgson JA *et al*: Melanesian mtDNA complexity. *PLoS ONE* 2007; **2**: e248.
- Lum JK, Rickards O, Ching C, Cann RL: Polynesian mitochondrial DNAs reveal three deep maternal lineage clusters. *Hum Biol* 1994; **66**: 567–590.
- Redd AJ, Takezaki N, Sherry ST, McGarvey ST, Sofro AS, Stoneking M: Evolutionary history of the COII/tRNA_{Lys} intergenic 9 base pair deletion in human mitochondrial DNAs from the Pacific. *Mol Biol Evol* 1995; **12**: 604–615.
- Pierson MJ, Martinez-Arias R, Holland BR, Gemmell NJ, Hurles ME, Penny D: Deciphering past human population movements in Oceania: provably optimal trees of 127 mtDNA genomes. *Mol Biol Evol* 2006; **23**: 1966–1975.
- Hill C, Soares P, Mormina M *et al*: A mitochondrial stratigraphy for island Southeast Asia. *Am J Hum Genet* 2007; **80**: 29–43.
- Cox MP: Indonesian mitochondrial DNA and its opposition to a Pleistocene era origin of proto-Polynesians in island Southeast Asia. *Hum Biol* 2005; **77**: 179–188.
- Soodyall H, Jenkins T, Stoneking M: Polynesian* mtDNA in the Malagasy. *Nat Genet* 1995; **10**: 377–378.
- Hurles ME, Sykes BC, Jobling MA, Forster P: The dual origin of the Malagasy in Island Southeast Asia and East Africa: evidence from maternal and paternal lineages. *Am J Hum Genet* 2005; **76**: 894–901.
- Gray RD, Drummond AJ, Greenhill SJ: Language phylogenies reveal expansion pulses and pauses in Pacific settlement. *Science* 2009; **323**: 479–483.
- Richards M, Oppenheimer S, Sykes B: mtDNA suggests Polynesian origins in Eastern Indonesia. *Am J Hum Genet* 1998; **63**: 1234–1236.
- Melton T, Peterson R, Redd AJ *et al*: Polynesian genetic affinities with Southeast Asian populations as identified by mtDNA analysis. *Am J Hum Genet* 1995; **57**: 403–414.
- Friedlaender J, Schurr T, Gentz F *et al*: Expanding Southwest Pacific mitochondrial haplogroups P and Q. *Mol Biol Evol* 2005; **22**: 1506–1517.
- Ohashi J, Naka I, Tokunaga K *et al*: Brief communication: mitochondrial DNA variation suggests extensive gene flow from Polynesian ancestors to indigenous Melanesians in the northwestern Bismarck Archipelago. *Am J Phys Anthropol* 2006; **130**: 551–556.
- Kayser M, Brauer S, Weiss G *et al*: Reduced Y-chromosome, but not mitochondrial DNA, diversity in human populations from West New Guinea. *Am J Hum Genet* 2003; **72**: 281–302.
- Kayser M, Brauer S, Cordaux R *et al*: Melanesian and Asian origins of Polynesians: mtDNA and Y chromosome gradients across the Pacific. *Mol Biol Evol* 2006; **23**: 2234–2244.
- Kayser M, Choi Y, van Oven M *et al*: The impact of the Austronesian expansion: evidence from mtDNA and Y chromosome diversity in the Admiralty Islands of Melanesia. *Mol Biol Evol* 2008; **25**: 1362–1374.
- Ricaux FX, Thomas T, Arganini C *et al*: Mitochondrial DNA variation in Karkar Islanders. *Ann Hum Genet* 2008; **72**: 349–367.
- Merrifether DA, Friedlaender JS, Mediavilla J, Mgone C, Gentz F, Ferrell RE: Mitochondrial DNA variation is an indicator of austronesian influence in Island Melanesia. *Am J Phys Anthropol* 1999; **110**: 243–270.
- Cox MP: *Genetic Patterning at Austronesian Contact Zones*. University of Otago: Dunedin, New Zealand, 2003.
- Mona S, Grunz KE, Brauer S *et al*: Genetic admixture history of Eastern Indonesia as revealed by Y-chromosome and mitochondrial DNA analysis. *Mol Biol Evol* 2009; **26**: 1865–1877.
- Soodyall H, Jenkins T, Hewitt R, Krause A, Stoneking M: The peopling of Madagascar; in Boyce J, Mascie-Taylor CGN (eds): *Molecular Biology and Human diversity*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996, pp 156–170.
- Dahl OC: *Malgache et Maanjan. Une comparaison linguistique*. Oslo: Egede-Institutet, 1951, pp 408.
- Dahl OC: La subdivision de la famille barito et la place du malgache. *Copenhagen, Acta Orientalia* 1977; **38**: 77–134.
- Blench RDM: The Austronesians in Madagascar and on the East African coast: surveying the linguistic evidence for domestic and translocated animals. Paper presented at the International Conference on Austronesian Languages Palawan 2006.
- Dewar RE, Wright HT: The culture history of Madagascar. *J World Prehistory* 1993; **7**: 417–466.
- Burney DA, Burney LP, Godfrey LR *et al*: A chronology for late prehistoric Madagascar. *J Hum Evol* 2004; **47**: 25–63.
- Adelaar AK: 'Asian roots of the Malagasy: a linguistic perspective'. *Leiden, Bijdragen tot de Taal-, Land- en Volkenkunde* 1995; **151**: 325–356.
- Deschamps H: *Histoire de Madagascar*. Paris: Berger-Leval, 1960.
- Ottino P: *Madagascar, les Comores et le Sud-ouest de l'Océan Indien*. Publications du Centre d'Anthropologie Culturelle en Sociale, Université de Madagascar: Antananarivo, Madagascar, 1974.
- Cann RL, Wilson AC: Length mutations in human mitochondrial DNA. *Genetics* 1983; **104**: 699–711.
- Handt O, Krings M, Ward RH, Paabo S: The retrieval of ancient human DNA sequences. *Am J Hum Genet* 1996; **59**: 368–376.
- Rieder MJ, Taylor SL, Tobe VO, Nickerson DA: Automating the identification of DNA variations using quality-based fluorescence re-sequencing: analysis of the human mitochondrial genome. *Nucleic Acids Res* 1998; **26**: 967–973.
- Salas A, Quintans B, Alvarez-Iglesias V: SNaPshot typing of mitochondrial DNA coding region variants. *Methods Mol Biol* 2005; **297**: 197–208.
- Andrews RM, Kubacka I, Chinnery PF, Lightowlers RN, Turnbull DM, Howell N: Reanalysis and revision of the Cambridge reference sequence for human mitochondrial DNA. *Nat Genet* 1999; **23**: 147.
- Hall TA: BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symp Ser* 1999; **41**: 95–98.
- Torrioni A, Petrozzi M, D'Urbano L *et al*: Haplotype and phylogenetic analyses suggest that one European-specific mtDNA background plays a role in the expression of Leber hereditary optic neuropathy by increasing the penetrance of the primary mutations 11778 and 14484. *Am J Hum Genet* 1997; **60**: 1107–1121.
- Kong QP, Bandelt HJ, Sun C *et al*: Updating the East Asian mtDNA phylogeny: a prerequisite for the identification of pathogenic mutations. *Hum Mol Genet* 2006; **15**: 2076–2086.
- Van Oven M, Kayser M: Updated comprehensive phylogenetic tree of global human mitochondrial DNA variation. *Hum Mutat* 2009; **30**: E386–E394.
- Kivisild T, Shen P, Wall DP *et al*: The role of selection in the evolution of human mitochondrial genomes. *Genetics* 2006; **172**: 373–387.
- Behar DM, Villemes R, Soodyall H *et al*: The dawn of human matrilineal diversity. *Am J Hum Genet* 2008; **82**: 1130–1140.
- Soares P, Trejt JA, Loo JH *et al*: Climate change and postglacial human dispersals in southeast Asia. *Mol Biol Evol* 2008; **25**: 1209–1218.
- Ingman M, Kaessmann H, Paabo S, Gyllenstein U: Mitochondrial genome variation and the origin of modern humans. *Nature* 2000; **408**: 708–713.
- Ingman M, Gyllenstein U: Mitochondrial genome variation and evolutionary history of Australian and New Guinean aborigines. *Genome Res* 2003; **13**: 1600–1606.
- Macaulay V, Hill C, Achilli A *et al*: Single, rapid coastal settlement of Asia revealed by analysis of complete mitochondrial genomes. *Science* 2005; **308**: 1034–1036.
- Hartmann A, Thieme M, Nanduri LK *et al*: Validation of microarray-based resequencing of 93 worldwide mitochondrial genomes. *Hum Mutat* 2009; **30**: 115–122.
- Saillard J, Forster P, Lynnerup N, Bandelt HJ, Norby S: mtDNA variation among Greenland Eskimos: the edge of the Beringian expansion. *Am J Hum Genet* 2000; **67**: 718–726.
- Soares P, Ermini L, Thomson N *et al*: Correcting for purifying selection: an improved human mitochondrial molecular clock. *Am J Hum Genet* 2009; **84**: 740–759.
- Mishmar D, Ruiz-Pesini E, Golik P *et al*: Natural selection shaped regional mtDNA variation in humans. *Proc Natl Acad Sci USA* 2003; **100**: 171–176.
- Forster P, Harding R, Torrioni A, Bandelt HJ: Origin and evolution of Native American mtDNA variation: a reappraisal. *Am J Hum Genet* 1996; **59**: 935–945.
- Bandelt HJ, Kong QP, Richards M, Macaulay V: Estimation of mutation rates and coalescence times: Some caveats; in Bandelt HJ, Macaulay V, Richards M (eds): *Human Mitochondrial DNA and Evolution of Homo Sapiens*. Berlin: Springer, 2006, pp 47–90.
- Cox MP: Accuracy of molecular dating with the rho statistic: deviations from coalescent expectations under a range of demographic models. *Hum Biol* 2008; **80**: 335–357.
- Beaujard MP: Les arrivées austronésiennes à Madagascar: vagues ou continuum? (Partie 1 et 2). *tudes Océan Indien* 2003; **35–36**: 59–147.
- Blench MR: New palaeo-zoogeographical evidence for the settlement of Madagascar. *Azania XLII: J Brit Inst Eastern Africa* 2007; **42**: 69–82.
- Adelaar A: Towards an integrated theory about the Indonesian migrations to Madagascar; in PN. Peregrine IP, Feldman M (eds): *Ancient Human Migrations: An Interdisciplinary Approach*. Salt Lake City: University of Utah Press, 2009.
- Kayser M, Brauer S, Weiss G *et al*: Melanesian origin of Polynesian Y chromosomes. *Curr Biol* 2000; **10**: 1237–1246.

- 57 Su B, Jin L, Underhill P *et al*: Polynesian origins: insights from the Y chromosome. *Proc Natl Acad Sci USA* 2000; **97**: 8225–8228.
- 58 Cox MP, Redd AJ, Karafet TM *et al*: A Polynesian motif on the Y chromosome: population structure in remote Oceania. *Hum Biol* 2007; **79**: 525–535.
- 59 Karafet TM, Lansing JS, Redd AJ *et al*: Balinese Y-chromosome perspective on the peopling of Indonesia: genetic contributions from pre-neolithic hunter-gatherers, Austronesian farmers, and Indian traders. *Hum Biol* 2005; **77**: 93–114.
- 60 Underhill PA: A synopsis of extant Y chromosome diversity in East Asia and Oceania; in Sagart L BR, Sanchez-Mazas A (eds): *The Peopling of East Asia: Putting Together Archaeology, Linguistics and Genetics*. London: Routledge Curzon, 2004,, pp 301–319.
- 61 Scheinfeldt L, Friedlaender F, Friedlaender J *et al*: Unexpected NRY chromosome variation in Northern Island Melanesia. *Mol Biol Evol* 2006; **23**: 1628–1641.
- 62 Hage P, Marck J: Matrilineality and the melanesian origin of Polynesian Y chromosomes. *Curr Anthropol* 2003; **44**: S121–S127.

Supplementary Information accompanies the paper on European Journal of Human Genetics website (<http://www.nature.com/ejhg>)

Research article

Open Access

A new deep branch of eurasian mtDNA macrohaplogroup M reveals additional complexity regarding the settlement of Madagascar

François-X Ricaut*^{†1,2}, Harilanto Razafindrazaka^{†1}, Murray P Cox³, Jean-M Dugoujon¹, Evelyne Guitard¹, Clement Sambo⁴, Maru Mormina⁵, Marta Mirazon-Lahr⁵, Bertrand Ludes^{1,6} and Eric Crubézy¹

Address: ¹CNRS FRE 2960, Laboratoire d'Anthropobiologie, Université de Toulouse, Toulouse III Paul sabatier, 37 allées Jules Guesde, 31073 Toulouse cedex 3, France, ²Center for Archaeological Sciences, Katholieke Universiteit Leuven, Celestijnenlaan 200E, 3001 Heverlee, Belgium, ³Institute of Molecular BioSciences, Allan Wilson Centre for Molecular Ecology and Evolution, and the Bio-Protection Centre, Massey University, Palmerston North 4442, New Zealand, ⁴Ecole Normale Supérieure, Université de Toliara, Toliara, Madagascar, ⁵Leverhulme Centre for Human Evolutionary Studies, Henry Wellcome Building, Fitzwilliam Street, University of Cambridge, Cambridge CB2 1QH, UK and ⁶Laboratoire d'Anthropologie Moléculaire, Institut de Médecine Légale, 11 rue Humann, 67085 Strasbourg, France

Email: François-X Ricaut* - fx.ricaut@infonie.fr; Harilanto Razafindrazaka - razafindrazaka.harilanto@gmail.com; Murray P Cox - m.p.cox@massey.ac.nz; Jean-M Dugoujon - dugoujon@cict.fr; Evelyne Guitard - guitard@cict.fr; Clement Sambo - samboclement@yahoo.fr; Maru Mormina - mem50@cam.ac.uk; Marta Mirazon-Lahr - mbml1@cam.ac.uk; Bertrand Ludes - bertrand.ludes@iml-ulp.u-strasbg.fr; Eric Crubézy - crubezy.eric@free.fr

* Corresponding author †Equal contributors

Published: 14 December 2009

Received: 9 June 2009

BMC Genomics 2009, 10:605 doi:10.1186/1471-2164-10-605

Accepted: 14 December 2009

This article is available from: <http://www.biomedcentral.com/1471-2164/10/605>

© 2009 Ricaut et al; licensee BioMed Central Ltd.

This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/2.0>), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Abstract

Background: Current models propose that mitochondrial DNA macrohaplogroups M and N evolved from haplogroup L3 soon after modern humans left Africa. Increasingly, however, analysis of isolated populations is filling in the details of, and in some cases challenging, aspects of this general model.

Results: Here, we present the first comprehensive study of three such isolated populations from Madagascar: the Mikea hunter-gatherers, the neighbouring Vezo fishermen, and the Merina central highlanders ($n = 266$). Complete mitochondrial DNA genome sequences reveal several unresolved lineages, and a new, deep branch of the out-of-Africa founder clade M has been identified. This new haplogroup, M23, has a limited global distribution, and is restricted to Madagascar and a limited range of African and Southwest Asian groups.

Conclusions: The geographic distribution, phylogenetic placement and molecular age of M23 suggest that the colonization of Madagascar was more complex than previously thought.

Background

The dominant and widely accepted model of modern human origins proposes that our species originated in Africa ~150,000 years ago (kyr), and after environmental and/or cultural changes, emerged into Eurasia ~85-55 kyr

along the Indian Ocean coast toward Australasia (i.e., the Southern Dispersal Route). In terms of human mitochondrial DNA (mtDNA) patterns, this dispersal apparently occurred relatively soon after the appearance of macrohaplogroup L3 in Africa (~85 kyr). The two non-African

lineages (macrohaplogroups M and N) diverged shortly afterwards, either just after modern humans left Africa [1-6], or perhaps within Africa slightly earlier, as suggested by an ongoing debate surrounding the early geographical origin of macrohaplogroup M [7-12]. However, beyond this broad-scale view, the settlement patterns of many individual regions are still poorly understood, although some of them are key areas for investigating our species' recent history - either because of their location (e.g., remote and/or close to major dispersal routes), or because they contain isolated or relict populations (e.g., Australia, India, Indonesia). This is the case for Madagascar. The favoured settlement model suggests that the first human groups to reach the island did so extremely recently, around 1.5-2 kyr, when there is clear archaeological evidence of human occupation [13,14]. Furthermore, the genetic, cultural, and linguistic characteristics of the Malagasy indicate that people from both Africa, and Island Southeast Asia played a major role in the colonization of the island, ultimately resulting in a population genetically and linguistically admixed from African and Southeast Asian sources [15-20]. Still, major issues remain unresolved regarding the origin and relative contributions of each founder population to the extant Malagasy gene pool.

The earliest archaeological evidence on the island is controversial. Hippopotamus bones with cut-marks and evidence of human processing from iron tools have been found in the Mikea Forest, in Madagascar's Southwest, dating to ~2 kyr [21]. Later archaeological sites, now containing pottery, have been variously dated from the 4th to the 8th centuries AD. Therefore, the island seems to have been visited at least intermittently by Africans prior to the arrival of Austronesian-speaking maritime travellers from Island Southeast Asia sometime around the 7th or 8th centuries AD [18,19,22-25]. This settlement pattern is further supported by dated faunal extinctions, as well as palaeoenvironmental evidence of deforestation indicated by a decrease in tree pollen and an increase in small charcoal pieces in soil sediments [14,24,26].

The ethnographic evidence is equally complex. All Malagasy today speak a Malayo-Polynesian language, also

called Malagasy, which is most closely related to a language spoken in the Barito River basin of Southeast Borneo, Indonesia [18,19,22]. Malagasy contains a number of loan words of African Bantu origin, but these have apparently been borrowed from the Swahili/Sabaki group of languages, and thus form part of the cultural exchange that took place during more recent Indian Ocean trade [22,27]. However, oral tribal traditions suggest the earlier presence of a people called Vazimba, who spoke a non-Malagasy language. Pockets of people still known as Vazimba exist among the island's fishermen, and their non-Malagasy lexicon has also been argued to be of Bantu origin [23,26]. Furthermore, two groups of hunter-gatherers still live on the island - the Beosy and the Mikea, who inhabit the forests of Southwestern Madagascar, and who were recognised as having African affinity as early as the 16th century [24,26].

This paper presents the first comprehensive study of the mtDNA diversity of three Malagasy speaking groups, the Mikea hunter-gatherers, the neighbouring Vezo fishermen, and the Merina central highlanders, and reveals new details regarding the early period of Madagascar's complex history.

Results and Discussion

Analysis of mtDNA from 266 Malagasy individuals (Table 1) is broadly consistent with previous genetic studies [15-17,20]. We see a combination of Southeast Asian and African lineages that are likely to trace back to the initial settlement of the island around the 7th century AD. However, our results based on complete mitochondrial genomes also revealed the presence of five novel mtDNA lineages that cluster into a previously uncharacterized clade whose geographic distribution seems to be restricted to the island of Madagascar (Additional files 1 and 2). The age estimates for this clade and its main sub-branches are shown in Table 2.

Of the five novel lineages one was found among the Mikea hunter-gatherers (at a frequency <1%) and four among the Vezo fishermen (at a frequency of ~4%) (table 1, highlighted). Comparative phylogenetic analysis of worldwide mtDNA genomes confirmed the clustering of

Table 1: Inferred frequencies of mtDNA haplogroups in three Malagasy populations: Merina, Vezo, and Mikea.

Malagasy population	mtDNA haplogroups							
	L4, L3, L2, L1	M23	M7c3	E1a1a	M46	M*	F3b	B4a1a1a
Mikea (127)	71	1	8	13	3	9	5	17
Vezo (101)	47	4	9	5	5	3	6	22
Merina (38)	13	0	0	4	2	0	0	19
Total (266)	131	5	17	22	10	12	11	58

Note. Sequence classification into mtDNA haplogroups was based on accepted nomenclature as detailed in the Materials and Methods section. M* include lineages that were not complete sequenced and thus could not be assigned to currently published haplogroups.

Table 2: Molecular dates estimated for the TMRCA and founder of Malagasy haplogroups M23, M23a and M23b from coding region information.

Haplogroup	n	ρ	σ	Coding Region nt577-nt16022					Synonymous Mutations						
				Mutation rate	TMRC A	95% CI	Founder age	95% CI	ρ	σ	Mutation rate	TMRC A	95% CI	Founder age	95% CI
M23	5	1.8	0.6	(1)	9,300	3,200-15,300	65,800	49,700-81,900	1.2	0.49	(2)	8,100	1,600-14,600	62,200	44,200-80,200
									1.2	0.49	(3)	9,400	1,900-17,000	72,500	51,500-93,500
M23a	1	2	1.41	(1)	10,300	0-24,400			1	1	(2)	6,800	0-20,000		
M23b	4	0.75	0.43	(1)	3,900	0-8,200			0.25	0.25	(2)	1,700	0-5,000		
									0.25	0.25	(3)	2,000	0-5,800		

Mutation rate references: (1) One substitution per 5,139 years [56]; (2) One synonymous transition per 6,764 years [36]; (3) One synonymous mutation (transition or transversion) per 7,884 years [35]. Founder Age: $\rho = 12.8$; $\sigma = 1.6$ with the Mishmar and colleagues approach [56], and $\rho = 9.2$; $\sigma = 1.36$ with the Kivisild and colleagues [36] and Soares and colleagues [35] approaches. TMRCA, 95% confidence intervals (CI), and founder age are given in years.

these five lineages into a deep-rooted branch within macrohaplogroup M, which we name M23. This new branch carries all the diagnostic polymorphisms of macrohaplogroup M as well as a substantial series of mutations that separates it from the root of macrohaplogroup M (Figure 1). Haplogroup M23 is characterized by 11 coding region mutations (viz. 2706-8360-9438-9545-10142-10295-11569-11899-12279-12618-15025) and 8 control region mutations (viz. 152-195-204-417-533-16263-16311-16519) (Figure 1). The absence of a polymorphism at 2706 in the five M23 carriers indicates a back mutation, and we consider this position another basal polymorphism of haplogroup M23. Haplogroup M23 splits into two branches, M23a and M23b. The former is represented by one individual from the Vezo group whilst the latter, defined by a substitution at np 8188 encompasses all the remaining Vezo lineages and is also present in the Mikea.

So far we found no convincing association of M23 with any known M branches. None of the diagnostic coding region mutations of M23 overlaps with the diagnostic markers in other M haplogroups that emerge directly from the root of macrohaplogroup M (see van Oven and Kayser [28]). While some control region mutations (152, 195, 16311, 16263 and 16519) are shared by other deep-rooted M haplogroups (e.g., M1, M28, M29 and M46), these positions are known to be recurrent and cannot be safely considered as linking M23 to other haplogroups within macrohaplogroup M. This confirms the robustness of our phylogenetic reconstruction, and the basal position of M23 within M.

More detailed examination of the phylogeny, geographic distribution, and molecular dating of the M23 lineage reveals three further key points:

(1) As noted before, the position of M23 at the root of macrohaplogroup M indicates that M23 is a deep branch

of the human mtDNA phylogeny. The length of the M23 branch suggests either strong genetic drift effects or that this cluster may encompass further branches yet to be identified. Indeed, a relatively small proportion of mtDNA variation has been surveyed in the putative areas of origin of M23. Therefore more extensive sampling is needed to refine the overall geographic distribution and branching structure of this clade. However, the fact that this clade has no specific link to other known branches within macrohaplogroup M suggests a deep-rooted ancestry, possibly tracing back to the Out of Africa event. Such a deep root is also shared with many other lineages that emerged independently from the root of macrohaplogroup M. These lineages are especially prevalent in South Asia [2,29-31]. This general pattern has been interpreted as supporting the view of a rapid dispersal of modern humans at the time of the out-of-Africa exodus, followed by a long period of isolation resulting in non-overlapping distributions of derived M haplogroups in relict or isolated populations/regions along the dispersal route. Thus, our results suggest that the Mikea hunter-gatherers and Vezo fishermen of Madagascar descend, if only in very small part ($\leq 4\%$), from one such deep-rooted, isolated population.

(2) M23 lineages have an extremely restricted geographic distribution. A survey of all complete mtDNA sequences reported in the literature (>6,700 sequences; <http://www.phylotree.org/>) could not detect M23 sequences anywhere outside Madagascar. Moreover, the screening of control region polymorphisms that are diagnostic for M23 against a larger global panel of mtDNA control region variants confirmed that the M23 control region motif is indeed rare, as only four individuals shared the 13 control region diagnostic mutations for M23 (Additional file 1). Although comparative analysis based only on the first hypervariable sequence (HVS1) reveals a few more individuals that share the four HVS1 mutations of M23

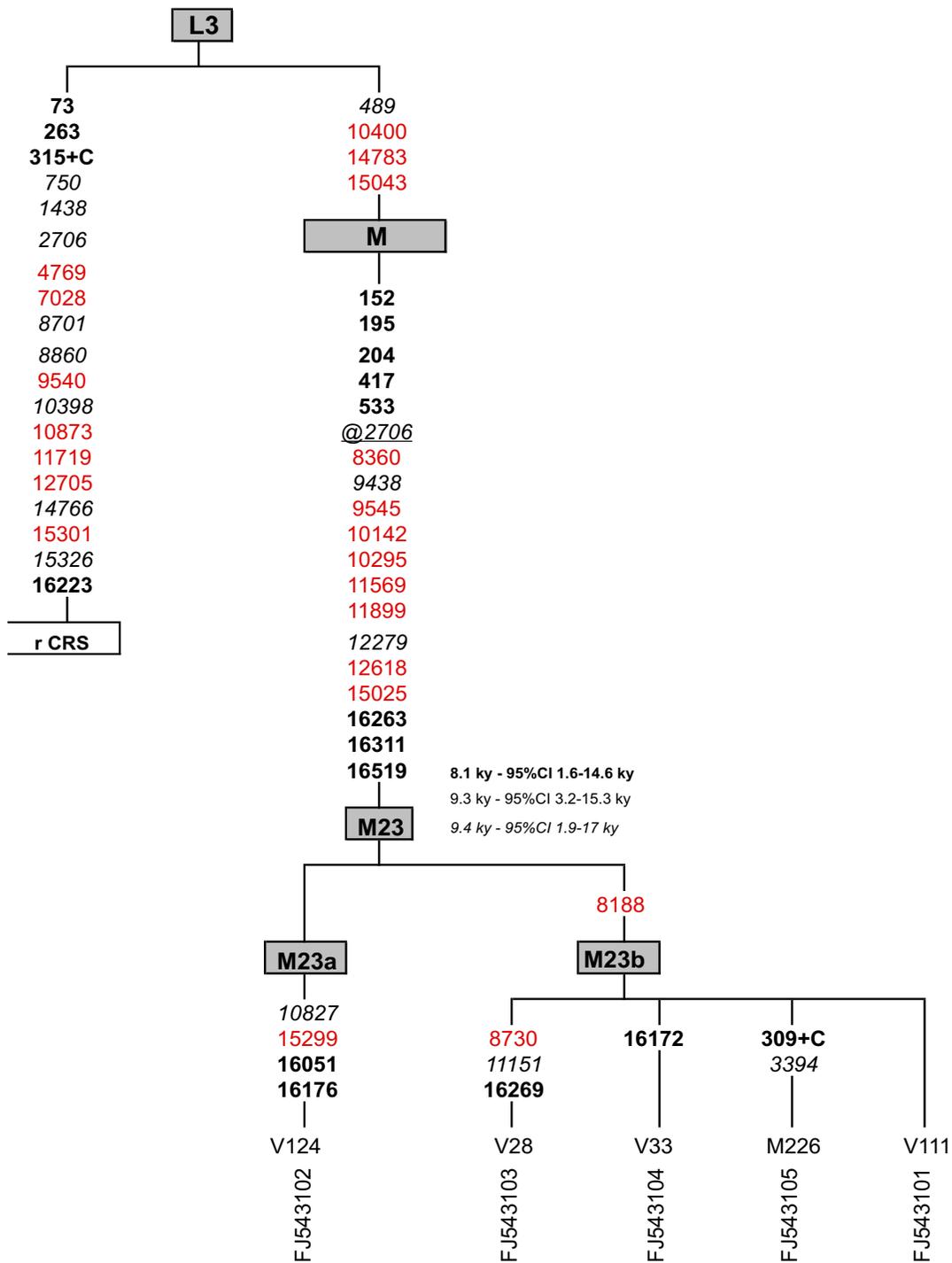


Figure 1
Phylogenetic tree constructed from complete mtDNA sequences for five Malagasy individuals. M and V represents the Mikea and Vezo populations, respectively. Mutations were scored relative to the rCRS [42]. Numbers along links refer to nucleotide positions. A plus sign (+) indicates an insertion. Recurrent mutations in the phylogeny are underlined. The prefix "@" indicates back mutations. Control region mutations are in bold, synonymous transitions are shown in red, and non-synonymous mutations are listed in italic. TMRCA estimates were calculated as in [35,36,56], presented in italic, bold and regular font, respectively, and are presented in units of thousands of years before present.

(16223, 16263, 16311 and 16519), these nucleotide positions are known to be fast-mutating and recurrent, and consequently cannot be considered diagnostic of haplogroup M23 (Additional files 1, 2 and 3). Interestingly, three of the four individuals sharing the 13 control region mutations for M23 are African Americans who are likely to trace their ancestry to sub-Saharan Africans, although no M23 carriers have been detected on mainland Africa itself (Additional files 2 and 3). The fourth individual is from the Arabian Peninsula (Dubai, United Arab Emirates), a region placed in Southwest Asia which has a long history of interactions with Africa, probably dating back to the dispersal of modern human along the southern dispersal route [3,4,6]. The modern population of Dubai has a genetic composition strongly influenced by female-mediated gene flow from sub-Saharan Africa, as well as migration from South Asian populations [32], which have the highest observed levels of basal M lineages [2,29,31,33]. Although we have only detected four individuals potentially affiliated to M23, they are likely to descend from an African and/or Southwest Asian source, again placing the origin of M23 somewhere between these two regions. Unfortunately, lacking genealogical records for these four individuals, we cannot confirm their maternal African origin, and without additional mtDNA coding region information, the link with African populations remains highly speculative. However, if confirmed, this finding would suggest that the origin and dispersal of M23 lineages is restricted to the circum-Arabia/northwestern Indian Ocean regions.

(3) Despite the limitations of molecular dating [34], the estimated founder age of macrohaplogroup M using the M23 branch considered alone is 62-73 kyr (95% confidence interval, 44-94 kyr) (Table 2). This conforms to the revised age estimate of macrohaplogroup M [35], and is slightly older than the proposed date for the dispersal of anatomically modern humans from Africa, as well as the population expansion accompanying it [2-4,33,36]. The time to the most recent common ancestor (TMRCA) of M23 has been estimated at 9.4 kyr (95% confidence interval: 1.9-17 kyr) using a recently improved control region mutation rate [35] (Table 2), in broad agreement with dates obtained using previous coding region mutation rates (Table 2). Considering that a demographic expansion may predate a geographic one, it is worth noting that the lower age estimates of M23, and especially of its subclade M23b, fall clearly within the Holocene (1.7-3.9 kyr; 95% confidence interval, 0-8.2 kyr). Although this is broadly consistent with a late Holocene date for the initial settlement of Madagascar [14,18,19,21-25] and the concomitant demographic/geographic expansions, the large confidence intervals add uncertainty to the dispersal date of M23 and leave open the possibility that this rare lineage may represent an early pre-Austronesian expansion into Madagascar.

The presence of the M23 clade among the Malagasy Vezo fishermen and Mikea hunter-gatherers provides additional mtDNA evidence upon which a better picture of the colonization of Madagascar can be built. However, open questions remain, including the geographic origin of M23, and the time and mode of its spread into Madagascar. These outstanding issues can only be partially investigated with the currently available data. The M23 lineage is not present in any of the putative parental populations of the Malagasy (Africans and Island Southeast Asians), suggesting either its absence from these populations, or that it is so exceedingly rare there that it has not yet been detected [17,37-40] (Additional files 1 and 2). Indeed, relative to their genetic diversity, Africans and Southeast Asians have not been widely sampled, although Borneo (the likely source of the Austroensian expansion into Madagascar) has been relatively well surveyed, and a high number of published mtDNA sequences ($n = 157$) is currently available from this area [38]. Nonetheless, M23 lineages have not been identified in this region. Even if M23 is as rare in Borneo as it is in Madagascar (1.9%), the probability of it being detected there is high: $P(M23 | n, \text{freq}) = 0.95$. However, the extreme population structure of Indonesia [41] may mean that M23 is restricted to populations that have not yet been sufficiently sampled, or at all.

An alternative hypothesis is that the M23 motif developed *in situ* in Madagascar, either completely or partially. If this is the case, a pre-M23 lineage should have evolved more or less in isolation within the founder population that later participated in the colonization of Madagascar.

The identification of four individuals of African and Southwest Asian origin who share the 13 diagnostic control region mutations for M23 pinpoints these regions as potential sources for M23. Whilst, the data does not allow us to make clear phylogeographic inferences regarding M23 origin, our results may provide some evidence of ancient contacts across the Indian Ocean involving Africa, Madagascar and South Asia. The deep-rooted topology of M23 and its age estimate coupled with its very restricted distribution within Madagascar, makes unlikely its presence in the island as a result of recent contacts, and is more in agreement with the patterns of human contacts across the Arabian Sea and the Indian Ocean, which predated the Austronesian expansion into Madagascar [24,27].

Whilst more extensive screening of the putative parental populations in Africa and South Asia will help to ascertain the geographic origin and distribution of M23, our initial examination of Malagasy mtDNA diversity suggests that the origin of M23 lineages may be found in the circum-Arabia/northwestern Indian Ocean regions and that their arrival to Madagascar may pre-date the Austronesian set-

tlement of the island. This lends support to oral tribal traditions stressing the earlier presence of non-Malagasy speakers (e.g. Vazimba; [23,24,26]) and re-emphasizes the importance and complexity of the circum-Arabia and Indian Ocean corridor since the late Pleistocene.

Conclusion

The finding of a new deep branch of the out-of-Africa founder M, named as M23, in fishermen and hunter-gatherers from Southwestern Madagascar raises many questions regarding both the clade's origin and its role in the settlement of Madagascar. Extant data cannot provide unequivocal evidence for the origin of M23, although the current distribution of macrohaplogroup M points to Southeast Asia as the most likely source region. Additional archaeological surveys, population sampling from South Asia and East Africa/Madagascar, and further phylogeographic analyses are necessary to ascertain the exact time and place of origin of this clade, as well as its geographic dispersal. However, this novel mtDNA branch already provides a new suite of diagnostic markers to expand the search for its geographical and temporal origin.

Methods

Population samples

The samples analyzed in this study were taken from our Malagasy assemblage, which was collected in field seasons 2007-2008. The samples were obtained with informed consent, and were approved by Human Subjects' Ethics Committees in Madagascar, and at the University of Toulouse, France. Buccal cells and peripheral blood were sampled from unrelated individuals, and stored in EDTA Vacutainer tubes. Subjects were surveyed for language affiliation, current residence, familial birthplaces, and a short genealogy of four generations to establish regional ancestry. A total of 266 DNA samples were analyzed from three ethnic groups: 127 Mikea (hunter-gatherers located in the Southwest), 101 Vezo (semi-nomadic fishermen also located in the Southwest), and 38 Merina (highlanders from central Madagascar).

DNA extraction, amplification and sequencing

DNA was extracted using a standard phenol-chloroform method, ethanol precipitated, and stored in Tris EDTA at -20°C until further use. Analysis proceeded in three phases.

First, we amplified and sequenced hypervariable segments 1 and 2 (HVS1 and HVS2) of the mitochondrial DNA control region using primers: L15973 (5'-AACTCCACCATT-AGCACCCA-3'), and H296 (5'-TCTGTAGTATTGTTTTTAAAGG-3'). Samples were sequenced by the Genopole Toulouse Sequencing Service <http://www.genotoul.fr/> on an ABI PRISM 3730 Genetic Analyzer. Sequences were edited and aligned against the

revised Cambridge reference sequence (rCRS) [42] using BioEdit 7.0.9 [43]. Deviations from the rCRS were confirmed by checking electropherograms manually.

Second, for samples not definitively assigned to a known haplogroup from HVS1 and HVS2 sequence variation alone, we screened for mutations defining macrohaplogroups L3 (-10871 *MnlII*), M (+10397 *AluI*; +10394 *DdeI*), and N (-10397 *AluI*; -10394 *DdeI*). Then, depending on the presence or absence of these sites, additional RFLPs were surveyed to identify other haplogroups common in Southeast Asia: E (-7598 *HhaI*); E1 (+10834 *MseI*); D (-5176 *AluI*); M7 (+9820 *HinfI*); M7c3 (+3606 *Sau96 I*); M7c1 (+3882 *BsaI*), all within macrohaplogroup M; and F (+10306 *BspMI*); F3 (+10319 *Tsp509 I*) and B4a1a (+6719 *NlaIII*), all within macrohaplogroup N. To confirm affiliation of samples to haplogroup B, the 9-base pair intergenic region V deletion [44] was amplified using primers L8196 and H8297 [45].

Third, 5 representative samples from the 17 samples remaining with uncertain phylogenetic status (i.e., that could not be assigned to currently recognized haplogroups) were selected for complete mtDNA sequencing by the Genomic Analysis Technology Core (GATC) at the University of Arizona <http://uagc.arl.arizona.edu/>. The 12 remaining samples were not completely sequenced, and consequently we do not know whether they belong to M23. Using twenty-eight pairs of primers, overlapping fragments of forward and reverse DNA strands were amplified and sequenced. Sequences were edited and aligned as described above. The five complete mtDNA sequences have been deposited in the GenBank database (Accession Numbers: [FJ543101](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucl/543101)-[FJ543105](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucl/543105)).

We utilized strict quality control to avoid errors and artefacts (e.g., base shift, reference bias, phantom mutations, errors in base scoring, and artifactual recombination) as proposed by Bandelt et al. [46]: (i) each base pair was determined with both forward and reverse primers ensuring overlapping sequencing of both strands; (ii) we rechecked all sequence variations by manual observation of sequence electropherograms; (iii) as well as checking for any incongruence with results obtained from PCR. Moreover, we checked that all sequence variations observed have previously been reported <http://www.mitomap.org/>, and that haplogroup and sub-haplogroup motifs were fully represented.

Statistical analysis

Geographic distribution

To estimate the geographic distribution of M23 lineages, we compared the five Malagasy M23 complete mtDNA sequences with more than 6,700 complete mtDNA sequences compiled by van Oven and Kayser <http://www.mitomap.org/>

www.phylotree.org/; [28]), a dataset that contains all of the complete mtDNA genomes available to date. However, as whole genome sequences are rare for some regions and populations, especially those known to have high genetic diversity (e.g., Eastern Africa, Southern India, Indonesia), we also performed a comparative analysis using partial or entire mtDNA control region sequences. (Note that we discarded indels at position 309, 315, 573, and 16193). This comparison was made by screening an in-house database of 43,849 HVS1 sequences collated from the literature, as well as several web-based mtDNA databases: (1) DDBJ/EMBL/GENBANK international nucleotide sequence database; (2) mtDNAManager <http://mtmanager.yonsei.ac.kr/> [47]; (3) The EMPOP database <http://www.empop.org/>; [48]); (4) the Genographic Project Open Resource Mitochondrial DNA database [49]; and (5) HvrBase++ <http://www.hvrbase.org/>; [50]. This comparative analysis allowed us to survey most of the HVS sequences published thus far. However, although providing larger numbers of samples for analysis, this comparison is limited by higher rates of homoplasy and back mutation in the mtDNA hypervariable sequences compared to coding regions. This can lead to evolutionary convergence, and therefore confound unrelated sequences that are "identical by state" (IBS) as opposed to "identical by descent" (IBD) [49].

Phylogeny reconstruction

Sequence classification into mtDNA haplogroups was based on accepted nomenclature (e.g., [1,9,29-31,36,37,40,51-53]; <http://www.phylotree.org/>; <http://mtmanager.yonsei.ac.kr/>). The phylogenetic tree was reconstructed from median-joining networks rooted to L3 using Network 4.2.0.1 <http://www.fluxus-engineering.com/> [54]. The tree was checked manually to resolve homoplasies.

Molecular dating

TMRCAs estimates were calculated using the rho (ρ) statistic and its standard deviation (SD) [55] with three previously described mutation rates based on coding region mutations. Two mutation rates were calculated using estimated substitution rates; one of 3.5×10^{-8} mutations/site/year for protein-coding synonymous changes, which yields 6,764 years per synonymous transition [36], and another of one synonymous mutation (including transitions and transversions) every 7,884 years from the recently improved mitochondrial molecular clock published by Soares and colleagues [35]. Data from the MAMMAG website <http://mammag.web.uci.edu/bin/view/Main/WebHome> was used to identify synonymous transitions. The third mutation rate was based on substitution changes for the entire coding region (1.26×10^{-8} mutation/site/year), which is equivalent to 5,139 years per mutation [56] between positions 577 and 16023 of the

rCRS [42]. All three rates were calibrated by comparison to chimpanzee sequences using a divergence time between human and chimpanzee mtDNAs of 6.5 million years. Dates estimated from synonymous changes are likely to be more robust, as these changes are mostly selectively neutral [36]. It is worth noting that due to the ongoing debate regarding the true mutation rate [36,57], and the limitations of the rho (ρ) statistic method of molecular dating [34], the conversion of age estimates in mutations into ages in years and the estimation of associated error values are to be considered approximations only. These dates should be interpreted cautiously.

Authors' contributions

JMD, EC, BL, FXR, and CS designed research; HR and EG performed research; FXR, HR, MPC, and EC analyzed data; FXR, HR, MPC, MM and MML wrote the paper. All authors read and approved the final manuscript.

Additional material

Additional file 1

Distribution of diagnostic mtDNA control region polymorphisms in haplogroup M23 (73G 152C 195C 204C 263G 315.1C 417A 489C 533G 16223T 16263C 16311C 16519C) from available databases.

The table displays the occurrence of the mtDNA control region diagnostic polymorphisms of haplogroup M23 in six mtDNA databases (≤ 1 mismatch).

Click here for file

[<http://www.biomedcentral.com/content/supplementary/1471-2164-10-605-S1.XLS>]

Additional file 2

Distribution of HVS1 polymorphisms defining haplogroup M23 within sub-Saharan African populations. The table displays the occurrence of the M23 HVS1 motif in 7,262 sub-Saharan Africans.

Click here for file

[<http://www.biomedcentral.com/content/supplementary/1471-2164-10-605-S2.XLS>]

Additional file 3

Reference list for the supplemental citations in Additional files 1 and 2.

Click here for file

[<http://www.biomedcentral.com/content/supplementary/1471-2164-10-605-S3.DOC>]

Acknowledgements

We thank Toomas Kivisild (University of Cambridge, UK), Tim Thomas (University of Otago, New Zealand), and Nicolas Brucato (University of Toulouse, France) for their helpful comments on a previous version of this paper, and Daniel Montagnon (University of Strasbourg, France) for statistical assistance. We are also grateful to three anonymous reviewers of this manuscript for their helpful comments. This research was supported by grants from the French Department of Research, and the CNRS-département EDD. The five complete mtDNA sequences reported in this paper have been deposited in the GenBank database (Accession Numbers: [FJ543101](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/FJ543101)-[FJ543105](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/FJ543105)).

References

1. Behar DM, Vilems R, Soodyall H, Blue-Smith J, Pereira L, Metspalu E, Scozzari R, Makkan H, Tzur S, Comas D, et al.: **The dawn of human matrilineal diversity.** *Am J Hum Genet* 2008, **82(5)**:1130-1140.
2. Macaulay V, Hill C, Achilli A, Rengo C, Clarke D, Meehan W, Blackburn J, Semino O, Scozzari R, Cruciani F, et al.: **Single, rapid coastal settlement of Asia revealed by analysis of complete mitochondrial genomes.** *Science* 2005, **308(5724)**:1034-1036.
3. Forster P, Matsumura S: **Evolution. Did early humans go north or south?** *Science* 2005, **308(5724)**:965-966.
4. Mellars P: **Going east: new genetic and archaeological perspectives on the modern human colonization of Eurasia.** *Science* 2006, **313(5788)**:796-800.
5. Atkinson QD, Gray RD, Drummond AJ: **Bayesian coalescent inference of major human mitochondrial DNA haplogroup expansions in Africa.** *Proc Biol Sci* 2009, **276(1655)**:367-373.
6. Field JS, Lahr MM: **Assessment of the southern dispersal: GIS-based analyses of potential routes at oxygen isotopic stage.** *Journal of World Prehistory* 2005, **19(1)**:1-45.
7. Rosa A, Brehm A, Kivisild T, Metspalu E, Vilems R: **MtDNA profile of West Africa Guineans: towards a better understanding of the Senegambia region.** *Ann Hum Genet* 2004, **68(Pt 4)**:340-352.
8. Kivisild T, Reidla M, Metspalu E, Rosa A, Brehm A, Pennarun E, Parik J, Geberhiwot T, Usanga E, Vilems R: **Ethiopian mitochondrial DNA heritage: tracking gene flow across and around the gate of tears.** *Am J Hum Genet* 2004, **75(5)**:752-770.
9. Olivieri A, Achilli A, Pala M, Battaglia V, Fornarino S, Al-Zahery N, Scozzari R, Cruciani F, Behar DM, Dugoujon JM, et al.: **The mtDNA legacy of the Levantine early Upper Palaeolithic in Africa.** *Science* 2006, **314(5806)**:1767-1770.
10. Gonzalez AM, Larruga JM, Abu-Amero KK, Shi Y, Pestano J, Cabrera VM: **Mitochondrial lineage M1 traces an early human backflow to Africa.** *BMC Genomics* 2007, **8**:223.
11. Passarino G, Semino O, Quintana-Murci L, Excoffier L, Hammer M, Santachiara-Benerecetti AS: **Different genetic components in the Ethiopian population, identified by mtDNA and Y-chromosome polymorphisms.** *Am J Hum Genet* 1998, **62(2)**:420-434.
12. Quintana-Murci L, Semino O, Bandelt HJ, Passarino G, McElreavey K, Santachiara-Benerecetti AS: **Genetic evidence of an early exit of Homo sapiens sapiens from Africa through eastern Africa.** *Nat Genet* 1999, **23(4)**:437-441.
13. Dewar RE, Wright HT: **The culture History of Madagascar.** *Journal of World Prehistory* 1993, **7(4)**.
14. Burney DA, Burney LP, Godfrey LR, Jungers WL, Goodman SM, Wright HT, Jull AJT: **A chronology for late prehistoric Madagascar.** *Journal of Human Evolution* 2004, **47(1-2)**:25-63.
15. Hurler ME, Sykes BC, Jobling MA, Forster P: **The dual origin of the Malagasy in Island Southeast Asia and East Africa: evidence from maternal and paternal lineages.** *Am J Hum Genet* 2005, **76(5)**:894-901.
16. Soodyall H, Jenkins T, Stoneking M: **'Polynesian' mtDNA in the Malagasy.** *Nat Genet* 1995, **10(4)**:377-378.
17. Cox MP: **Genetic Patterning at Austronesian Contact Zones.** In *PhD thesis* University of Otago; 2003.
18. Adelaar AK: **"Asian roots of the Malagasy: a linguistic perspective".** Volume 151. Leiden: Bijdragen tot de Taal-, Land- en Volkenkunde; 1995:325-356.
19. Dahl OC: **Malgache et Maanjan. Une comparaison linguistique.** Oslo, Egede-Institutet; 1951:408.
20. Tofanelli S, Bertocchini S, Castri L, Luiselli D, Calafell F, Donati G, Paoli G: **On the origins and admixture of Malagasy: new evidence from high-resolution analyses of paternal and maternal lineages.** *Mol Biol Evol* 2009, **26(9)**:2109-2124.
21. Macphee RDE, Burney DA: **Dating of Modified Femora of Extinct Dwarf Hippopotamus from Southern Madagascar - Implications for Constraining Human Colonization and Vertebrate Extinction Events.** *J Archaeol Sci* 1991, **18(6)**:695-706.
22. Blench RDM: **The Austronesians in Madagascar and on the East African Coast: Surveying the Linguistic Evidence for Domestic and Translocated Animals.** paper presented at the International Conference on Austronesian Languages Palawan: 17-20 January 2006 2006.
23. Vérin P: **The History of civilisation in North Madagascar.** Rotterdam: Balkema; 1986.
24. Blench MR: **New palaeo-zoogeographical evidence for the settlement of Madagascar.** *Azania XLII: Journal of the British Institute in Eastern Africa* 2007, **42**:69-82.
25. Adelaar A: **Towards an integrated theory about the Indonesian migrations to Madagascar.** In *Ancient Human Migrations: An Interdisciplinary Approach* Edited by: P.N. Peregrine IP, Feldman M. Salt Lake City: University of Utah Press; 2009.
26. Stiles D: **The Mikea hunter-gatherers of southwestern Madagascar: ecology and socioeconomics.** *African Study Monographs* 1998, **19(3)**:127-148.
27. Fuller DQ, Boivin N: **Crops, cattle and commensals across the Indian Ocean: Current and potential archaeobiological evidence.** In *Plants and People in the Western Indian Ocean* Edited by CEROI in press.
28. Van Oven M, Kayser M: **Updated comprehensive phylogenetic tree of global human mitochondrial DNA variation.** *Hum Mutat* 2009, **30(2)**:E386-394.
29. Thangaraj K, Chaubey G, Singh VK, Vanniarajan A, Thanseem I, Reddy AG, Singh L: **In situ origin of deep rooting lineages of mitochondrial Macrohaplogroup 'M' in India.** *BMC Genomics* 2006, **7**:151.
30. Hudjashov G, Kivisild T, Underhill PA, Endicott P, Sanchez JJ, Lin AA, Shen P, Oefner P, Renfrew C, Vilems R, et al.: **Revealing the prehistoric settlement of Australia by Y chromosome and mtDNA analysis.** *Proc Natl Acad Sci USA* 2007, **104(21)**:8726-8730.
31. Sun C, Kong QP, Palanichamy MG, Agrawal S, Bandelt HJ, Yao YG, Khan F, Zhu CL, Chaudhuri TK, Zhang YP: **The dazzling array of basal branches in the mtDNA macrohaplogroup M from India as inferred from complete genomes.** *Mol Biol Evol* 2006, **23(3)**:683-690.
32. Alshamali F, Brandstatter A, Zimmermann B, Parson W: **Mitochondrial DNA control region variation in Dubai, United Arab Emirates.** *Forensic Sci Int Genet* 2008, **2(1)**:e9-10.
33. Kumar S, Padmanabham PB, Ravuri RR, Uttaravalli K, Koneru P, Mukherjee PA, Das B, Kotal M, Xaviour D, Saheb SY, et al.: **The earliest settlers' antiquity and evolutionary history of Indian populations: evidence from M2 mtDNA lineage.** *BMC Evol Biol* 2008, **8**:230.
34. Cox MP: **Accuracy of molecular dating with the rho statistic: deviations from coalescent expectations under a range of demographic models.** *Hum Biol* 2008, **80(4)**:335-357.
35. Soares P, Ermini L, Thomson N, Mormina M, Rito T, Rohlf A, Salas A, Oppenheimer S, Macaulay V, Richards MB: **Correcting for purifying selection: an improved human mitochondrial molecular clock.** *Am J Hum Genet* 2009, **84(6)**:740-759.
36. Kivisild T, Shen P, Wall DP, Do B, Sung R, Davis K, Passarino G, Underhill PA, Scharfe C, Torroni A, et al.: **The role of selection in the evolution of human mitochondrial genomes.** *Genetics* 2006, **172(1)**:373-387.
37. Friedlaender JS, Friedlaender FR, Hodgson JA, Stoltz M, Koki G, Horvat G, Zhadanov S, Schurr TG, Merriwether DA: **Melanesian mtDNA complexity.** *PLoS ONE* 2007, **2(2)**:e248.
38. Hill C, Soares P, Mormina M, Macaulay V, Clarke D, Blumbach PB, Vizuete-Forster M, Forster P, Bulbeck D, Oppenheimer S, et al.: **A mitochondrial stratigraphy for island southeast Asia.** *Am J Hum Genet* 2007, **80(1)**:29-43.
39. Kayser M, Choi Y, van Oven M, Mona S, Brauer S, Trent RJ, Suarika D, Schiefelhovel W, Stoneking M: **The impact of the Austronesian expansion: evidence from mtDNA and Y chromosome diversity in the Admiralty Islands of Melanesia.** *Mol Biol Evol* 2008, **25(7)**:1362-1374.
40. Soares P, Trejaut JA, Loo JH, Hill C, Mormina M, Lee CL, Chen YM, Hudjashov G, Forster P, Macaulay V, et al.: **Climate change and postglacial human dispersals in southeast Asia.** *Mol Biol Evol* 2008, **25(6)**:1209-1218.
41. Lansing JS, Cox MP, Downey SS, Gabler BM, Hallmark B, Karafet TM, Norquest P, Schoenfelder JW, Sudoyo H, Watkins JC, et al.: **Coevolution of languages and genes on the island of Sumba, eastern Indonesia.** *Proc Natl Acad Sci USA* 2007, **104(41)**:16022-16026.
42. Andrews RM, Kubacka I, Chinnery PF, Lightowlers RN, Turnbull DM, Howell N: **Reanalysis and revision of the Cambridge reference sequence for human mitochondrial DNA.** *Nat Genet* 1999, **23(2)**:147.
43. Hall TA: **BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for windows 95/98/NT.** *Nucleic Acids Symposium Series* 1999, **41**:95-98.

44. Cann RL, Wilson AC: **Length mutations in human mitochondrial DNA.** *Genetics* 1983, **104(4)**:699-711.
45. Handt O, Krings M, Ward RH, Paabo S: **The retrieval of ancient human DNA sequences.** *Am J Hum Genet* 1996, **59(2)**:368-376.
46. Bandelt HJ, Lahermo P, Richards M, Macaulay V: **Detecting errors in mtDNA data by phylogenetic analysis.** *Int J Legal Med* 2001, **115(2)**:64-69.
47. Lee HY, Song I, Ha E, Cho SB, Yang WI, Shin KJ: **mtDNAManager: a Web-based tool for the management and quality analysis of mitochondrial DNA control-region sequences.** *BMC Bioinformatics* 2008, **9**:483.
48. Parson W, Dur A: **EMPOP--a forensic mtDNA database.** *Forensic Sci Int Genet* 2007, **1(2)**:88-92.
49. Behar DM, Rosset S, Blue-Smith J, Balanovsky O, Tzur S, Comas D, Mitchell RJ, Quintana-Murci L, Tyler-Smith C, Wells RS: **The Genographic Project public participation mitochondrial DNA database.** *PLoS Genet* 2007, **3(6)**:e104.
50. Kohl J, Paulsen I, Laubach T, Radtke A, von Haeseler A: **HvrBase++: a phylogenetic database for primate species.** *Nucleic Acids Res* 2006:D700-704.
51. Kong QP, Bandelt HJ, Sun C, Yao YG, Salas A, Achilli A, Wang CY, Zhong L, Zhu CL, Wu SF, et al.: **Updating the East Asian mtDNA phylogeny: a prerequisite for the identification of pathogenic mutations.** *Hum Mol Genet* 2006, **15(13)**:2076-2086.
52. Trejaut JA, Kivisild T, Loo JH, Lee CL, He CL, Hsu CJ, Lee ZY, Lin M: **Traces of archaic mitochondrial lineages persist in Austro-nesian-speaking Formosan populations.** *PLoS Biol* 2005, **3(8)**:e247.
53. Torroni A, Achilli A, Macaulay V, Richards M, Bandelt HJ: **Harvesting the fruit of the human mtDNA tree.** *Trends Genet* 2006, **22(6)**:339-345.
54. Bandelt HJ, Forster P, Rohl A: **Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies.** *Mol Biol Evol* 1999, **16(1)**:37-48.
55. Saillard J, Forster P, Lynnerup N, Bandelt HJ, Norby S: **mtDNA variation among Greenland Eskimos: the edge of the Beringian expansion.** *Am J Hum Genet* 2000, **67(3)**:718-726.
56. Mishmar D, Ruiz-Pesini E, Golik P, Macaulay V, Clark AG, Hosseini S, Brandon M, Easley K, Chen E, Brown MD, et al.: **Natural selection shaped regional mtDNA variation in humans.** *Proc Natl Acad Sci USA* 2003, **100(1)**:171-176.
57. Bandelt HJ, Kong QP, Richards M, Macaulay V: **Estimation of mutation rates and coalescence times: Some caveats.** In *Human Mitochondrial DNA and Evolution of Homo sapiens* Edited by: Bandelt HJ, Macaulay V, Richards, M. Berlin: Springer; 2006:47-90.

Publish with **BioMed Central** and every scientist can read your work free of charge

"BioMed Central will be the most significant development for disseminating the results of biomedical research in our lifetime."

Sir Paul Nurse, Cancer Research UK

Your research papers will be:

- available free of charge to the entire biomedical community
- peer reviewed and published immediately upon acceptance
- cited in PubMed and archived on PubMed Central
- yours — you keep the copyright

Submit your manuscript here:
http://www.biomedcentral.com/info/publishing_adv.asp



ANNEXES

ANNEXES

ANNEXE I

Photos de Marques d'oreilles de Zébu 1

ANNEXE II

Projet déposé auprès du Comité d'Ethique du Ministère de la santé 2-36

ANNEXE III

Carte des provinces de l'Archipel indonésien 37

ANNEXE IV

Liste des amorces de chaque PCR multiplexe et concentration finale 38

ANNEXE V

Liste des amorces SBE des réactions de miniséquençage et concentration finale 39

ANNEXE VI

ANNEXE VI a : Statistique Fst des comparaisons par paires des haplotypes HV1 de l'ADNmt : lignées africaines de l'ensemble des populations malgaches vs populations africaines de comparaison..... 40-42

ANNEXE VI b : Statistique Fst des comparaisons par paires des haplotypes HV1 de l'ADNmt : lignées africaines de l'ensemble des populations malgaches vs populations africaines de comparaison..... 42-43
- Regroupement géographique des populations / Sous composante des populations parentales africaines de comparaison..... 43-47

ANNEXE VII

Statistique Fst des comparaisons par paires des haplotypes HV1 de l'ADNmt : les lignées ISAE de l'ensemble des populations malgaches versus populations des îles de l'Asie du Sud-est de comparaison 48-52

ANNEXE VIII

ANNEXE VIII a : Statistique Fst des comparaisons par paires des haplotypes STR Y des populations malgaches avec les populations ISAE et les concordances d'haplotypes..... 53-55

ANNEXE VIII b : Statistique Fst des comparaisons par paires des haplotypes STR Y des populations malgaches avec les populations ISAE et les concordances d'haplotypes..... 56-58

ANNEXE IX

ANNEXE IXa : Statistique de comparaison des paires des fréquences des haplogroupes Y des populations malgaches avec les populations ISAE de comparaison 59-62

ANNEXE IXb :

- Statistique Fst des comparaisons par paires des fréquences des haplogroupes Y des différentes populations malgaches avec les populations africaines de comparaison 62-65

- Statistique Fst des comparaisons par paires des fréquences des haplogroupes Y de l'ensemble des populations malgaches versus les populations africaines 64-70

ANNEXE X

ANNEXE Xa : Concordances d'haplotypes HV1 des lignées africaines des populations malgaches avec les lignées des populations du continent Africain..... 71-76

- Regroupement géographique des populations Sous composante des populations parentales 77

ANNEXE Xb : Concordances d'haplotypes HV1 des lignées africaines des populations malgaches avec les lignées des populations des îles du sud-est Asiatique..... 77-79

ANNEXE XI

ANNEXE XI a : Les variations des haplotypes HV1 des populations malgaches 80-89

ANNEXE XI b : Les haplotypes SNP du chromosome Y..... 90-93

ANNEXE XI c : Les haplotypes STR du chromosome Y 94-96

ANNEXE XII

Reproduction de la généalogie des Rois Merina de Callet (1912) 97

ANNEXE I

Photos de Marques d'oreilles de Zébu pour deux lignages du sud-ouest de Madagascar



Marque d'oreilles de zébu : lignage Tsiañala



Marque d'oreille de zébu : lignage Toahombe

ANNEXE II

Projet déposé auprès du Comité d’Ethique du Ministère de la santé 2-36

Formulaire de demande auprès du Comité d’Ethique

Mesdames et Messieurs les membres du Comité d’Ethique biomédical de Madagascar,

Nous vous transmettons un dossier de demande d’avis auprès du Comité d’Ethique. Il s’agit d’un projet qui s’inscrit dans le cadre d’une thèse intitulée : « **Le peuplement de Madagascar : Anthropologie génétique de Trois groupes traditionnels** ».

En conséquence, nous vous soumettons notre projet de recherche, en exposant les objectifs et les problématiques, ainsi que les protocoles.

En vous remerciant pour l’intérêt porté à ce dossier, et comptant sur votre entière collaboration, nous vous prions d’agréer, Mesdames et Messieurs, nos salutations distinguées.

Fait le :

A :

Signatures :

Pr. Eric Crubézy
Université Paul Sabatier
Toulouse 3
Laboratoire AMIS CNRS FRE
2960
37 Allées Jules Guesdes
31073 Toulouse

Pr Bertrand Ludes
Université de Strasbourg
Laboratoires AMIS CNRS FRE
2960
Institut de Médecine Légale
11 rue Humann,
67085 Strasbourg,

Pr Louis Paul Randriamarolaza
Université d’Antananarivo
Faculté des Lettres et
des Sciences Humaines
Laboratoire d’Anthropologie
Culturelle
BP 907 Antananarivo 101

Pr Clément Sambo
Université de Toliara
Laboratoire d’Anthropologie
culturelle
Ecole Normale Supérieure
B.P. 390 Toliara 601

Laboratoire d'Anthropologie Moléculaire et d'Imagerie de Synthèse (AMIS)

CNRS FRE2960

37 Allées Jules Guesde

31073 TOULOUSE

Projet de thèse :

Le peuplement de Madagascar : Anthropologie génétique de Trois groupes traditionnels

Directeurs :

Eric Crubézy : Laboratoire AMIS CNRS FRE 2960 (Université de Toulouse III)

Bertrand Ludes : Laboratoire AMIS CNRS FRE 2960, Institut de Médecine légale
(Université de Strasbourg)

Louis Paul Randriamarolaza : Laboratoire d'Anthropologie Culturelle (Université
d'Antananarivo)

Clément Sambo : Laboratoire d'Anthropologie Culturelle (Université de Toliara)

PROTOCOLE SCIENTIFIQUE

Le projet d'étude que nous présentons s'inscrit dans le cadre d'une thèse actuellement intitulée :

Le peuplement de Madagascar : Anthropologie génétique de Trois groupes traditionnels

Notre souhait est de mettre en étroite relation le domaine de l'anthropologie culturelle et sociale avec celui de l'anthropobiologie. Actuellement on distingue encore bien souvent les deux disciplines or celles-ci sont nécessairement complémentaires.

Cette thèse est une cotutelle entre les Université de Toulouse III ainsi que les Universités de Toliara. La direction est partagée entre d'une part le Professeur Eric Crubézy, directeur du laboratoire Anthropologie moléculaire et Imagerie de Synthèse (AMIS) ainsi que le Professeur Bertrand Ludes de l'Institut de Médecine légale de Strasbourg (laboratoire AMIS) et d'autre part le Prof Clément Sambo du laboratoire d'Anthropologie culturelle de l'université de Toliara ainsi que le Prof Louis Paul Randriamarolaza du laboratoire d'Anthropologie culturelle de l'Université d'Antananarivo.

Cette thèse est financée par une allocation de recherche du Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche sur les périodes de Novembre 2006-Octobre 2009). Les différentes missions de terrains, déplacements, matériels, formation d'étudiants malgaches sur le terrain seront financièrement pris en charge par le laboratoire de Toulouse.

Nous associerons tous les collègues malgaches dans le cadre de la codirection à cette étude.

Contexte scientifique du projet :

L'un des axes de recherche de l'anthropobiologie, histoire naturelle de l'homme, est la délimitation des populations et l'histoire du peuplement. Cet axe de recherche a énormément progressé depuis une vingtaine d'années grâce aux marqueurs génétiques de l'ADN. Les polymorphismes de l'ADN mitochondrial (HVI et HVII) permettent de suivre les lignées maternelles, ceux du chromosome Y, que ce soit à travers des SNP (Single Tandem repeats) qu'à travers les STR (*Short Tandem Repeats*) permettent de suivre les lignées paternelles. Les STR autosomaux, par le biais d'analyses factorielles ou de distances génétiques, permettant d'envisager des relations de proximité entre populations.

Toutefois, si les études génétiques ont progressé, d'une part, en matière de recherche fondamentale, la mise en place du peuplement de nombreuses régions du monde reste inconnue. En effet, si pour un sujet masculin donné, l'on peut préciser l'origine de sa lignée maternelle (subsaharienne par exemple) et celle de sa lignée paternelle (indonésienne par exemple), comprendre comment à l'échelle d'une population les différents haplotypes déterminés pour chaque sujet se sont trouvés réunis dans cette population reste une question difficile en raison de la complexité de l'ensemble des facteurs mis en jeu.

Dans ce contexte, l'île de Madagascar avec un double paradoxe dans son unicité sur le plan linguistique et culturel mais avec des groupes « ethniques » très composites qui semblent pourtant fort différents a toujours interrogé bon nombre de chercheurs.

Les données linguistiques jointes aux données archéologiques suggèrent un peuplement récent de l'ordre de quelques milliers d'années (-2300 ans), d'origines diversifiées (Afrique de l'Est, Afrique subsaharienne, Indonésie, et peut-être même de l'Inde) donc discernables avec des

marqueurs génétiques appropriés. Déjà, dès le milieu du XXe siècle, il avait été noté que les ethnies des hauts plateaux du centre de l'île avaient un phénotype se rapprochant de celui des indonésiens (Deschamps, 1960), tandis que sur les littoraux, le phénotype prédominant était d'origine sub-saharienne. L'hypothèse la plus généralement admise est un peuplement d'origine indonésienne initial (avec un foyer initial à plus de 6000 km de là) suivi d'un peuplement africain repoussant secondairement vers le centre les descendants des indonésiens. Toutefois, ces scénarios sont relativement « simpliste », car la diversité des populations de l'île est telle qu'elle implique soit plusieurs vagues pour chaque peuplement, soit des recompositions ultérieures aux phases de migration, les deux hypothèses ne s'excluant nullement.

Problématiques et objectifs du projet de thèse

Afin de fournir en 3 ans de thèse des données pertinentes et novatrices sur le peuplement de l'île, nous avons recherché une population qui a priori, puisse être restée, depuis ses origines, isolée des autres, voire ancestrale par rapport à elles. Il s'est avéré que les Mikea du sud-ouest de Madagascar répondaient à ce critère. Il y a encore très peu de temps, cette population était décrite comme les derniers chasseurs-cueilleurs de l'île (les autres ethnies sont des ethnies d'agriculteurs, de pasteurs, pêcheurs nomades...). Les Mikea vivent en effet dans une forêt tropicale sèche. Leur mode de vie différent, certains critères physiques (ils étaient appelés les pygmées de Madagascar), suggèrent sinon une vague initiale, du moins une population restée à l'écart, même si des contacts récents ont pu être décrits. Par ailleurs, cette population est tout à fait inédite en ce qui concerne la recherche en anthropobiologie. De récents travaux d'anthropologues culturels (Yount et al, 2001. Tucker, 2003) aideront à définir et délimiter cette population, et ainsi, d'avancer rapidement les travaux de terrain. Afin de définir la

structure génétique de cette population et d'essayer de déterminer ses origines, qui confirmera ou infirmera les récentes données anthropologiques, nous avons également choisi de prélever une population qui leur est voisine : les Vezo, une population traditionnellement définies comme étant des pêcheurs nomades.

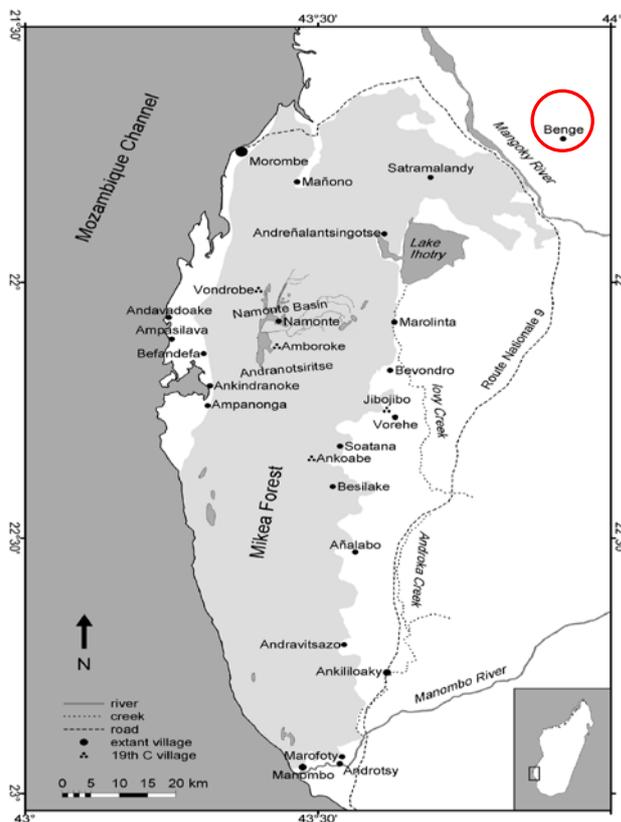
Dans le même temps, mais dans un autre contexte historique, nous avons aussi choisi une population des hautes terres : les descendants des lignées royales qui ont établi la monarchie des hautes terres avec des traits très marqués de société, de culture ainsi que de religion qui semblent être directement hérités de l'Indonésie (Deschamps, 1960). L'hypothèse à laquelle nous partons est que ce groupe nous fournirait d'importantes données sur les composantes indonésiennes de la population des hautes terres.

Populations et méthodes

Description des populations

Les Mikea : Selon certaines données traditionnelles les Mikea seraient une « population primitive » distincte des malgaches (Malagasy) avec leur propre langage. Depuis longtemps, on parle d'eux comme de chasseurs cueilleurs ayant un mode de vie légendaire : des « pygmées » qui dédaignent la technologie, l'agriculture, le contact avec le « monde extérieur ». Toutefois, ces données ont été modérées par certains auteurs (Molet, 1958, 1966 ; Dina et Hoerner, 1976 ; Fulgence Fanony, 1986 ; Rengoky, 1988) qui ont montré que si leur culture est différente de celle de leur voisins, Masikoro et Vezo, ils n'en sont pas moins Malagasy et il existe des intermariages entre eux depuis de nombreuses générations. Plusieurs

hypothèses historiques sont proposées quant à leurs origines : Suivant une longue période de migration prenant source au Sud-ouest de Madagascar, deux dynasties apparentés les Maroseraña et Andrevola ainsi que leurs alliés, arrivent sur la rivière Mangoky, sur la pointe nord de la forêt des Mikea au début du XVII^{ème} siècle (Fagereng, 1947- 48a, 1947-48b, 1981 ; peu modifié par Fanony Fulgence, 1986, et Stiles, 1991). Si les Maroseraña colonisent officiellement les villages de Benge (cf. carte ci dessous), les Andrevola s'étendent dans le sud de Mangoky vers l'Onilahy créant l'Etat du Fiheraña. Rengoky, 1988 module ces hypothèses ; si des populations (Oloañala, gens de la forêt) vivaient initialement dans la forêt, les conflits internes (guerres de succession) et plus tard externes (lors de l'arrivée des Français) ont entraîné la fuite vers la forêt de sujets qui auraient rejoint les chasseurs-cueilleurs déjà établis. Les travaux récents de Yount et al. 2001, polémiques, soulignent la complexité de leur identité mais fournissent une liste et une délimitation des clans, fondamentale pour les études anthropobiologiques.



Les Vezo

Les Vezo sont traditionnellement décrits comme étant des groupes de pêcheurs nomades le long des côtes du sud ouest de Madagascar. De nombreux chercheurs pensent que la désignation des Vezo est uniquement reliée à cette mode de vie qui regroupe par la suite de circonstances économiques et migratoires, des groupes de familles ne répondant pas à la définition d'une « groupe ethnique ». Par ailleurs, certains ethnologues ne sont pas de cet avis et trouve chez les Vezo une construction identitaire basée sur des mythes, des règles, des interdits, et coutumes et un dialecte qui les différencient précisément de leur voisins Masikoro, Tanalaña, ainsi Mikea.

Certes, de nombreux mouvements migratoires ont par la suite contribué à de nouvelles apprentissages et « échanges » de mode de vie, résultats des interactions entre plusieurs sociétés certainement, et qui noieraient les identités des premiers originaires.

Les Terak'Andriana : Les descendants de lignée royale :

Les terak'Andriana, représente les descendants des lignées royales qui ont régné probablement dès le 11^{ème} siècle-13^{ème} siècle au centre jusque fin 19^{ème} siècle. Ce groupe attire particulièrement notre attention par son histoire, ses traditions et ses « traits » culturels qui semblent apparenter directement leurs ancêtres à des migrants austronésiens. Les règles sociales, la structure de parenté de ce groupe (représentés par de très nombreuses lignées) longtemps cadrées par des règles d'endogamie bilatérales, sont des critères intéressants pour l'anthropologie génétique. En effet, ces règles, spécifiquement des stratégies d'alliance bien définies ont régit de nombreuses sociétés traditionnelles dans le monde. L'histoire génétique de ces stratégies peuvent ainsi fournir des idées précises à des moments donnés de l'histoire du groupe et même et par extension, si le nombre d'échantillons prélevés le permet, des idées précises sur les migrants fondateurs de ces groupes.

Délimitation des échantillons et prélèvements :

Les Mikea et les Vezo : Comme pour toute étude anthropobiologique, nous prélèverons des sujets non apparentés provenant de chaque entité pouvant avoir une répercussion génétique, dans le cas des Mikea, les clans décrits par Yount (2001). Dans chaque clan nous réaliserons, par interrogatoire, une étude généalogique afin de comprendre les modes de choix du conjoint et de ne prélever que des sujets non apparentés, hommes et femmes. Il serait idéal d'obtenir des généalogies remontant de 3 à 4 générations en arrière. La délimitation de la population inclura les populations périphériques dont les Vezo. Les sujets retenus, une fois qu'ils auront donné leur accord, feront l'objet d'un prélèvement de cellules buccales par cytobrosses (2 par sujets) et/ou de sang. Un total de 160 sujets (80 hommes et 80 femmes) constituerait un échantillon d'importance susceptible de couvrir la plupart des lignées et clans dominants, le prélèvement dans les populations périphériques sera fonction des données de terrain et des premiers résultats.

Les Terak'andriana :

Une enquête généalogique est effectuée chez les Terak'Andriana issu d'Ambohimalaza. Des sujets non apparentés seront ensuite sélectionnés. Les sujets retenus, une fois qu'ils auront donné leur accord, feront l'objet d'un prélèvement de cellules buccales par cytobrosses (2 par sujets). Pour une première approche de ce groupe un total de 20 hommes/20 femmes devrait nous fournir des résultats qui nous guideraient sur de données ainsi que des réflexions nouvelles.

Le protocole de terrain :

Participants

L'échantillonnage des populations se dérouleront en deux périodes :

- Mars 2007-Avril 2007 : échantillonnage du groupe Andriana.
 - o Selon les lieux de résidence, la ville d'Antananarivo et village d'Ambohimalaza
- Juin 2007- décembre 2008 : échantillonnage dans le sud-ouest de l'île :

- La forêt des Mikea se trouve dans la région du Sud-ouest (Province Autonome de Toliara). Elle est située entre Morombe au Nord et Manombo au Sud. La distance du Nord au Sud est d'environ 200 km et de l'Est à l'Ouest est de 35 km.
- Le littoral Vezo partant de Morombe jusqu'au Sud de Toliara

Enquêtes et prélèvements

Dans un premier temps, une prospection dans les villages sélectionnés sera effectuée afin d'informer et de sensibiliser les populations sur l'intérêt de notre étude. Une prise de contact avec les maires et/ou chefs de quartiers sera organisée. Celle-ci devrait permettre de sensibiliser plus facilement la population et d'établir les rencontres avec les participants potentiels pour l'élaboration de l'enquête de terrain. L'accord des participants potentiels sera donné par signature du formulaire de consentement éclairé.

Une enquête généalogique sera réalisée afin d'éviter l'étude d'individus apparentés qui biaiserait les résultats. Un questionnaire sera réalisé auprès de chaque participant afin de savoir entre autre à quelle caste, sous caste, clan, lignée chacun de ces individus appartient.

Les prélèvements biologiques seront réalisés sur les volontaires :

- Prélèvements sanguins afin d'extraire l'ADN à partir du sang (voir protocole de prélèvement de sang). Dans ce cas, selon les demandes sur place, des analyses biologiques de diagnostic de maladies locales classiques dont la population pourrait avoir besoin ponctuellement (analyses parasitaires, bactériologies, diabète...) pourra être envisagée. Dans le cas où les prélèvements sanguins seraient réalisés, un médecin que nous aurons recruté dans la région en aura la charge. Les échantillons seront ensuite pris

en charge par le transfert international l'institut pasteur pour leur rapatriement vers Toulouse.

- prélèvement de cellules buccales à l'aide de cytobrosses (deux à quatre par sujet). Notre objectif serait d'analyser un ensemble d'environ 200 individus (dans l'idéal 50% d'hommes et 50% de femmes).

Analyses des marqueurs génétiques

Nous étudierons 3 types de marqueurs, ADN mitochondrial (lignées maternelles), STR et SNP du Y (lignées paternelles) . Dans un premier temps, la priorité sera donnée à l'ADN mitochondrial qui permet de suivre les lignées maternelles. Cette priorité relève des possibilités d'interprétation « aisées » par rapport aux autres. En effet, les données sont nombreuses, la classification internationale des haplogroupes reconnue (au moins dans ses grandes définitions), les banques de données nombreuses et faciles d'accès. Dans un second temps nous étudierons les marqueurs du chromosome Y. Les manipulations seront effectuées dans le laboratoire AMIS de Toulouse ainsi que strasbourgeois (qui possède bien la technologie du Y). Une analyse complète de l'ADN mitochondrial devrait être réalisée selon les résultats obtenus pour les deux premières régions hypervariables.

Toutes les publications issues de ce travail intégreront les scientifiques malgaches ayant participé au projet.

Références :

- Dina, Jeanne, and Jean Michel Hoerner. 'Etude sur les Populations Mikea du Sud-ouest de Madagascar (A study of the Mikea populations of southwest Madagascar). *Omalysy Anio* 3–4:269–286. 1976
- Fagereng, Edvin. **Histoire des Maroseraña du Menabe**. Bulletin de l'Académie Malgache. 28 : 115-35.. 1947-48a
- Fagereng, Edvin. **Dynastie Andrevola**. Bulletin de l'Académie Malgache 28 : 136-59. 1947-48b
- Fanony, Fulgence. **A propos des Mikea**. In **Madagascar: Society and History**. Conrad Phillip Kottak et al., eds. Pp. 133-42. Durham: Carolina Academic. 1986
- Matthew E. Hurles, Bryan C. Sykes, Mark A. Jobling, Peter Forster. **The dual origin of the Malagasy in Island Southeast Asia and East Africa: Evidence from Maternal and Paternal Lineages**. *Am J. Hum. Genet.* 76:894-901, 2005
- Molet, Louis. **Aperçu sur un groupe nomade de la forêt épineuse des Mikea**. Bulletin de l'Académie Malgache. 36 :241-43. 1958

- Molet, Louis. **Les Mikea de Madagascar: Ou vivre sans boire.** Revue de Madagascar. 36 : 11-16. 1966
- Rengoky, Zafitombo. **Mikea, mpihaza-mpioty ao Analabo.** Mémoire de Maîtrise en Anthropologie. Toliara, Madagascar: Université de Toliara. 1988
- Stiles, Daniel. Tubers and Tenrecs: The Mikea of Southwestern Madagascar. Ethnology. 30. 251-263. 1991
- Yount J., Tsiazonera, Tucker T.B. **Constructing Mikea identity: Past or Present, Links to Forest and Foraging.** Ethnohistory. 48: 1/2. P261-284.

ANNEXES

- Protocole de prélèvement
- Questionnaire d'enquête de terrain
- Feuille de prélèvements
- Note de présentation des promoteurs et partenaires
- Note d'information aux participants potentiels
- Formulaire de consentement éclairé
- Déclaration de l'investigateur
- Engagement écrit des promoteurs et partenaires

Protocole de prélèvement

a- Enquête de terrain

- Prise de contact avec les chefs de quartiers et/ou maire des différents villages.
- Chaque participant sera interrogé suivant le Questionnaire en document ci-joint.
- Réalisation des généalogies (liens de parenté). Elles regrouperont le plus de générations possibles. Les informations obtenues ne seront en aucun cas divulguées et par la suite chaque participant sera désigné par un numéro (anonymat).
- Une Note d'information expliquant les objectifs du projet sera lue et fait signer à chaque participant potentiel, de même pour le formulaire de consentement éclairé.

b- Prélèvements

Il est envisagé de prélever un total de 300 individus. 100 Mikea, 100 Vezo et 100 descendants du groupe Andriana de l'Imerina. Autant que possible nous souhaiterions avoir 50% d'hommes et 50% de femmes.

Cellules buccales par cytobrosses

Prélever par frottement de la cytobrosse sur l'intérieure de la joue (2 par individu).

Remettre la cytobrosse dans sa pochette et bien refermer pour empêcher toute contamination. Leur conservation se fera dans une glacière jusqu'à leur arrivée au laboratoire où ils seront conservés à 4°C si extraits dans les jours suivants, sinon ils seront conservés à -20°C.

Prise de sang

Ceux-ci seront réalisés par un médecin ou un infirmier recruté dans la région afin d'assurer les bonnes conditions sanitaires de ces prélèvements. Ceux-ci seront effectués les derniers jours afin de limiter les problèmes de conservation.

Il sera prélevé 3 à 4 ml de sang sur un tube avec anticoagulant.

Les tubes seront conservés au frais dans une boîte isotherme (avec des packs réfrigérants), puis acheminés à l'Institut Pasteur pour conditionnement et expédition au laboratoire de Toulouse.

Questionnaire enquête dans terrain Mikea :

PERSONNE PRELEVEE :

N° attribué :
Village :
Type prélèvement :

Village d'origine :

Sexe : Homme Femme

Age (ou âge estimé) :

Auto définition du groupe d'appartenance :

Mikea
Mikea-Vezo
Masikoro
Masikoro-Mikea

Clan :

Lignée :

Tradition orale

Origine historique

Arrivée dans le village

...

N° personne	PERE	MERE
Village d'origine		
Clan*		
Lignée*		
Notes		

Généalogie étendue au maximum de générations :

FEUILLE DE PRELEVEMENT

N° personne	Coordonnées s GPS	Sexe	Ethnie	Clan	Sous clan	Lignée	Informations diverses

Notes de présentation des promoteurs et partenaires

Les participants à cette étude sont les suivants :

Professeur Eric Crubézy et Professeur Bertrand Ludes co-directeurs de la thèse et directeur du laboratoire d'Anthropologie Moléculaire et d'Imagerie de Synthèse de Toulouse, et directeur de l'institut de Médecine légale de Strasbourg respectivement.

<http://www.anthropobiologie.cict.fr/thematiquesmenu.html>

Thématiques fondamentales du laboratoire :

- Définition des populations humaines et échantillonnage
- Génétique des populations humaines et peuplement
- Paléogénétique humaine
- Populations du passé : approches fondamentales et appliquées
- Paléopathologie, Coévolution Hommes/Maladies
- Ecologie Humaine

Thématique appliquée :

- ADN dégradé, médecine légale, anthropobiologie : Pr. B. Ludes, Dr. Ch. Keyser

Professeur Louis Paul RANDRIAMAROLAZA Professeur à l'Université d'Antananarivo et directeur du laboratoire Interdisciplinaire Patrimoine, Transformation sociale, Transculturalité ainsi que du laboratoire d'Anthropologie culturelle de l'Université d'Antananarivo.

Thématique fondamentale :

- Anthropologie culturelle et sociale
- Approche multidisciplinaire de l'anthropologie : alliance des recherches avec le laboratoire d'Anthropologie biologique

Professeur Clément Sambo du Anthropologie sociale et culturelle de l'Université de Toliara. Spécialiste en Anthropologie sociale et culturelle notamment du sud de Madagascar. Université Toliara.

Thématique fondamentale :

- Anthropologie culturelle et sociale

Notes d'informations aux participants potentiels (Mikea, Vezo)

Une chercheuse **Mlle RAZAFINDRAZAKA Harilanto** de l'Université de Toulouse accompagnée de ... travaille actuellement dans notre village et vous prie de bien vouloir participer à leur étude. Ils seront ici de ... à

Ils travaillent sur les questions d'origine de la population Mikea, Vezo, Masikoro et veulent recueillir l'histoire que nous avons hérités de nos ancêtres. Pour eux une des manières de connaître la réelle histoire des populations.

Ils vont nous poser des questions sur nos origines, nos ancêtres, nos terres ancestrales, notre âge, nos enfants... ils vont comparer les histoires que nous aurons racontées et essaieront d'en tirer les informations à exploiter sur nos origines. Ce que nous aurions dit, ils vont le comparer avec ce que peuvent aussi raconter notre sang. Notre sang contient des informations qu'ils ont l'habitude d'exploiter pour déterminer nos origines.

Ainsi après nous avoir questionné chacun, ils vont sélectionner des individus non apparentés à qui ils demanderont des prélèvements biologiques : prélèvement sanguins, et prélèvements de cellules buccales. Tout cela est bien sûr sur base de volontariat.

La plupart d'entre vous connaissant les analyses de sang faites par les médecins, c'est à peu près de la même manière qu'ils explorent nos cellules afin d'avoir des informations sur nos origines.

Cette étudiante chercheuse et venue avec un médecin ainsi qu'un infirmier afin de nous aider de nos maladies durant sa présence ici avec nous. Si vous avez des problèmes de santé que vos médecins vous ont déclaré et que vous avez besoin justement d'analyse sanguine, elle est prête à vous fournir cette aide et enverra les résultats des analyses dont vous avez besoin dans la mesure de ses possibilités. Que vous soyez ou non questionné, vous pouvez accéder aux soins du médecin.

Les prélèvements seront par la suite rapatriés à Toulouse (France) afin d'y être étudiés pour l'origine de vos lignées maternelles et paternelles. Les résultats demeureront anonymes et vous verrez que les tubes de prélèvements seront numérotés afin de préserver cet anonymat. Les données personnelles ne seront pas communiquer lorsque les travaux seront terminés et publiés. Ils seront traités de façon générale sur l'histoire de nos ancêtres.

Chaque participant qui accepte et comprend explicitement les termes de cette recherche donnera son accord en signant un formulaire de consentement éclairé et le présent note d'information.

En plus d'un prélèvement sanguin, Il sera aussi prélevé des cellules buccales par cytobrosse (X2).

Fait-le

à

Signature (empreinte)

Notes d'informations aux participants issus du groupe des Andriana de l'Imerina

Je suis Razafindrazaka Harilanto du Laboratoire d'Anthropologie Moléculaire et Imagerie de Synthèse de l'Université de Toulouse. Je réalise une thèse sur les origines des populations malgache, financée par les Ministères de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche (France).

Ce projet de thèse comprend un axe qui étudie les apports indonésiens dans le pool génétique des malgaches. Ainsi, nous nous intéressons aux Terak'Andriantompokoindrindra qui, comme l'histoire et les traditions orales l'indiquent, ont des origines indonésiennes marquées au vue de la culture et de la religion traditionnelle.

Ainsi, nous allons étudier les marqueurs génétiques après consentement éclairé des volontaires qui voudront bien participer. Nous prioriserons les personnes non apparentées. Nous tiendrons compte des lignées.

Nous ferons une enquête généalogique. Des questions sur la localisation des tombeaux du côté de la lignée paternelle et maternelle seront posées.

Devenir des prélèvements :

Les prélèvements seront rapatriés à Toulouse (France), afin d'y être étudiés dans le cadre d'un travail ethnologique et historique, à travers les lignées maternelles et paternelles. Chaque participant se verra attribué un numéro afin de préserver son anonymat. Les données personnelles ne seront pas communiquées lors des futures publications.

La personne doit signer le formulaire de consentement éclairé.

Deux cytobrosses seront prélevées.

Fait-le :

Signature :

Teny fanekena

Mponina Mikea

Raho Nahoda/ Ampela

manaiky ny ala cela avy anaty takolaka hoan'ny fikarohana momban'ny fihavian'ny mponina

Malagasy ary mikasika manokana ny mponina Mikea an'ala.

Mahazo soa ny dia sy ny tanjona manokana mikasika ny asa izay amin'ny fikarohana ny famaritana ny tantaran'ny Mikea an'ala ny tena. Tsy misy fitadiava hafa ankohatran'ny fikarohanana ara-jenetika mihoatra ny famaritana ny fihavian'ny mponina afaka hatao amin'izay cela halaina amiko eto. Laha misy izany dia avy amin'ny fangataha'ny tena mba ho fanampiana ny aiko misy arety.

Natao ny :

Sonia (lavotondro)

Formulaire de consentement éclairé

Je soussigné(e) :

Accepte que soit effectué sur ma personne un prélèvement de cellules buccales par cytobrosses ainsi que des prélèvements sanguins à des fins d'études en biologie moléculaire pour étudier l'origine historique des populations constituant le groupe des Mikea.

J'ai bien été informé(e) que l'objectif exclusif de ces études consiste en la détermination de l'Histoire des Mikea. Une étude de présence de maladies pourra être effectuée à ma demande. Il ne sera procédé à aucune autre investigation sans recueil de mon consentement écrit préalable.

J'atteste avoir parfaitement compris ces informations qui m'ont été apportées de façon claire et intelligible.

Fait le :

Signature (empreinte) :

Teny fanekena

Mponina Vezo

Izaho Nahoda/ Ampela

manaiky ny ala cela avy anaty takolaka hoan'ny fikarohana momban'ny fihavian'ny mponina Malagasy ary mikasika manokana ny mponina Vezo an-draika.

Mahazo soa ny dia sy ny tanjona manokana mikasika ny asa izay amin'ny fikarohana ny famaritana ny tantaran'ny Vezo aho. Tsy misy fitadiavana hafa ankohatran'ny fikarohanana ara-jenetika mihoatra ny famaritana ny fihavian'ny mponina afaka hatao amin'izay cela halaina amiko eto. Raha misy izany dia avy amin'ny fangatahana avy amikomba ho fanampiana ny tenako misy arety.

Natao ny :

Sonia (lavotondro)

Formulaire de consentement éclairé

Je soussigné(e) :

Accepte que soit effectué sur ma personne un prélèvement de cellules buccales par cytobrosses ainsi que des prélèvements sanguins à des fins d'études en biologie moléculaire pour étudier l'origine historique des populations constituant le groupe des Vezo.

J'ai bien été informé(e) que l'objectif exclusif de ces études consiste en la détermination de l'Histoire des Vezo. Une étude de présence de maladies pourra être effectuée à ma demande. Il ne sera procédé à aucune autre investigation sans recueil de mon consentement écrit préalable.

J'atteste avoir parfaitement compris ces informations qui m'ont été apportées de façon claire et intelligible.

Fait-le :

Signature (empreinte) :

Teny fanekena

Terak'andriana

Izaho....

Da manaiky ny fangalana ny cela avy anaty vava hoan'ny fikarohana momban'ny fihavian'ny mponina Malagasy ary mikasika manokana ny Terak'andriantompokoindrindra.

Mahazo tsara ny antony sy ny tanjona manokana mikasika ny asa izay miompana amin'ny fikarohana ny famaritana ny tantaran'ny Terak'andriantompokoindrindra ny tenako. Tsy misy fitadiavana hafa ankohatran'ny fikarohanana ara-jenetika mihoatra ny famaritana ny fihavian'ny mponina akory afaka hatao amin'izay cela halaina amiko eto. Raha misy izany dia mikasika ny

Natao ny :

Sonia (lavotondro)

Formulaire de consentement éclairé

Je soussigné(e) :

Accepte que soit effectué sur ma personne un prélèvement de cellules buccales par cytobrosses ainsi que des prélèvements sanguins à des fins d'études en biologie moléculaire pour étudier l'origine historique des populations constituant le groupe des Terak'Andriantompokoindrindra.

J'ai bien été informé(e) que l'objectif exclusif de ces études consiste en la détermination de l'Histoire des Terak'Andriantompokoindrindra. Une étude de présence de maladies pourra être effectuée à ma demande. Il ne sera procédé à aucune autre investigation sans recueil de mon consentement écrit préalable.

J'atteste avoir parfaitement compris ces informations qui m'ont été apportées de façon claire et intelligible.

Fait-le :

Signature :

Déclaration de l'investigateur

Je soussigné(e) :

Déclare par la présente, respecter les principes éthiques qui seront fixés par le Comité au cours du déroulement de ce projet.

Je m'engage également à fournir au Comité d'Ethique malgache un rapport d'avancement du projet à mi-parcours et un rapport de projet final.

Fait le :

A :

Signature :

Engagement écrit des promoteurs

Je soussigné(e) Razafindrazaka Harilanto du Laboratoire d'Anthropologie Moléculaire et d'Imagerie de Synthèse :

Affirme m'engager dans le projet de thèse : « **Le peuplement de Madagascar : Anthropologie génétique de Trois groupes traditionnels** ».

Ce sujet a pour objectif l'étude de la structure génétique de ces deux populations. A partir de marqueurs biologiques, l'analyse des lignées maternelles et paternelles sera effectuée dans le but de mieux appréhender leurs origines. Ces données génétiques seront ensuite confrontées aux données historiques, archéologiques, linguistiques et ethnologiques déjà existantes.

Je m'engage à m'assurer que les décisions du Comité d'Ethique seront bien respectées au cours de ces travaux.

Fait-le :

A :

Signature :

Engagement écrit des promoteurs

Je soussigné Eric Crubézy, Directeur du Laboratoire d'Anthropologie Moléculaire et d'Imagerie de Synthèse et Directeur de la thèse de Razafindrazaka Harilanto :

Affirme m'engager dans le projet de thèse : « **Le peuplement de Madagascar : Anthropologie génétique de Trois groupes traditionnels** ».

Ce sujet a pour objectif l'étude de la structure génétique de ces deux populations. A partir de marqueurs biologiques, l'analyse des lignées maternelles et paternelles sera effectuée dans le but de mieux appréhender leurs origines. Ces données génétiques seront ensuite confrontées aux données historiques, archéologiques, linguistiques et ethnologiques déjà existantes.

Je m'engage à m'assurer que les décisions du Comité d'Ethique seront bien respectées au cours de ces travaux.

Engagement écrit des promoteurs

Je soussigné Bertrand Ludes, Directeur-adjoint du Laboratoire d'Anthropologie Moléculaire et d'Imagerie de Synthèse et co-Directeur de la thèse de Razafindrazaka Harilanto :

Affirme m'engager dans le projet de thèse : « **Le peuplement de Madagascar : Anthropologie génétique de Trois groupes traditionnels** ».

Ce sujet a pour objectif l'étude de la structure génétique de ces deux populations. A partir de marqueurs biologiques, l'analyse des lignées maternelles et paternelles sera effectuée dans le but de mieux appréhender leurs origines. Ces données génétiques seront ensuite confrontées aux données historiques, archéologiques, linguistiques et ethnologiques déjà existantes.

Je m'engage à m'assurer que les décisions du Comité d'Ethique seront bien respectées au cours de ces travaux.

Fait-le

A

Signature

Engagement écrit des promoteurs

Je soussigné Randriamarolaza Louis Paul, Directeur du Laboratoire d'Anthropologie Culturelle de l'Université d'Antananarivo et co-directeur de la thèse de Razafindrazaka Harilanto :

Affirme m'engager dans le projet de thèse : « **Le peuplement de Madagascar : Anthropologie génétique de Trois groupes traditionnels** ».

Ce sujet a pour objectif l'étude de la structure génétique de ces deux populations. A partir de marqueurs biologiques, l'analyse des lignées maternelles et paternelles sera effectuée dans le but de mieux appréhender leurs origines. Ces données génétiques seront ensuite confrontées aux données historiques, archéologiques, linguistiques et ethnologiques déjà existantes.

Je m'engage à m'assurer que les décisions du Comité d'Ethique seront bien respectées au cours de ces travaux.

Fait-le

A

Signature

Engagement écrit des promoteurs

Je soussigné Sambo Clément, Directeur du Laboratoire d'Anthropologie Culturelle de l'Université de Toliara et co-directeur de la thèse de Razafindrazaka Harilanto :

Affirme m'engager dans le projet de thèse : « **Le peuplement de Madagascar : Anthropologie génétique de Trois groupes traditionnels** ».

Ce sujet a pour objectif l'étude de la structure génétique de ces deux populations. A partir de marqueurs biologiques, l'analyse des lignées maternelles et paternelles sera effectuée dans le but de mieux appréhender leurs origines. Ces données génétiques seront ensuite confrontées aux données historiques, archéologiques, linguistiques et ethnologiques déjà existantes.

Je m'engage à m'assurer que les décisions du Comité d'Ethique seront bien respectées au cours de ces travaux.

Fait-le :

A :

Signature :

ANNEXE III

Carte des provinces de l'Archipel indonésien



http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/e/e7/Indonesia_provinces_map-fr.svg/2000px-Indonesia_provinces_map-fr.svg.png

ANNEXE IV

Liste des amorces de chaque PCR multiplexe ainsi que leur concentration finale

PCR Multiplexe et les Marqueurs	Sens	Amorces du PCR Multiplexe	Taille (nt)	Taille amplicon	Concentration μ M
Multiplex C					
RPS4Y	F	ATGTGAAGGAAGGTATGAGG	20	161	0.32
	R	TCTTCAGCAACAGTAAGTCG	20		
M38	F	GTATGGCAATGGTATGTAGG	20	299	0.32
	R	AAGAGTGGTGGTTGGTAAAC	20		
M208	F	TCAGAAGCCGAGTAGGAAG	19	496	0.32
	R	TTAGCTGGGAGTGTGTATCC	20		
P33	F	TCAGCGGGGATTGTGATAG	19	288	0.32
	R	AAGAGTGGTGGTTGGTAAAC	20		
Multiplex 1					
M41	F	GTATAATAGGCTGGGTGCTG	20	217	0.4
	R	CATGAGTTCAAATGATTCTTC	21		
M33	F	TGAGATAAGCCGCTAAACTTATTG	24	397	0.4
	R	AGCCCCAAGAGAGACAAC	20		
M44	F	GCAGGAATCCCTGAGCATAA	20	281	0.4
	R	CATGGCTGACAGCTAGGAAA	20		
M75	F	GCTAACAGGAGAAATAAATTACAGAC	26	355	0.6
	R	TATTGAACAGAGGCATTTGTGA	22		
M54	F	AGACTGAGGCCTCCTCTGGT	20	329	0.24
	R	CCATCTCCTCACCTCTCCAA	20		
Multiplex 2					
M2	F	CCCAGGAAGGTCCAGTAACA	20	163	0.6
	R	AATGGAAAATACAGCTCCCC	20		
P2	F	CTTGATGCAAATGAGAAAGAACT	23	543	0.4
	R	CTCTAAAACTGGAGGGAGAAA	22		
Multiplex O					
M175	F	ATCAGGCACATGCCTTCTCAC	21	305	0.6
	R	TGGTCGAGTGTAGTCATTGG	21		
M122	F	TGGTAACTCTACTTAGTTGCCTTT	25	393	0.4
	R	CAGCGAATTAGATTTTCTTGC	21		
M50	F	CGGCAACAGTGAGGACAGT	19	253	0.28
	R	GGTCCAAGGGCTGCTGGAG	19		
P31	F	TAAGGCTGCGTGTCCCTAT	20	345	0.4
	R	TGCACCTGACCTGTTCTTACT	21		
M101	F	TGCCTCTTGCTTACTCTTGC	20	201	0.28
	R	GCAATCGGAAGCCTCAATCT	20		
M134	F	AGAATCATCAAACCCAGAAGG	21	231	0.4
	R	CTTTGGCTTCTCTTTGAACAG	21		
M119	F	GGGAAATGCCAAGGTAATG	20	176	0.28
	R	TTATGGGTTATTCCAATTGAG	21		
SRY465	F	GCCGAAGAATTGCAGTTTGC	20	148	0.24
	R	GTTGATGGGCGGTAAGTGGC	20		
47Z	F	CCAGGATGGTCTTGATCTC	19	129	0.24
	R	CAGCCAGGATATTGACATTG	20		
M88	F	ATTCTAGGGTCAGGCAACTAGG	22	314	0.5
	R	TGTTTGTCTATTCTATGGTCTTC	24		
M95	F	ACCTTCTTGGGATCAAATGGAG	22	93	0.28
	R	TCCTAAGCCTACAGGTTGGAAAG	23		
Multiplex AB					
M60	F	GAGCCCTGATGTGGACTCAA	20	155	0.24
	R	ACGCCAGTGCATTGAACACTA	21		
M91	F	CACCCGTTAAGCAAAAATCC	20	393	0.4
	R	GCAGTGCCCTTCCAAATAAA	20		

ANNEXE VI

ANNEXE VI a : Statistique Fst des comparaisons par paires des haplotypes HV1 de l'ADNmt : lignées africaines de l'ensemble des populations malgaches vs populations africaines de comparaison..... 40-42

ANNEXE VI b : Statistique Fst des comparaisons par paires des haplotypes HV1 de l'ADNmt : lignées africaines de l'ensemble des populations malgaches vs populations africaines de comparaison..... 43-44

Regroupement géographique des populations / Sous composante des populations parentales africaines de comparaison..... 44-47

ANNEXE VI a : Statistique Fst des comparaisons par paires des haplotypes HV1 de l'ADNmt : lignées Africaines des différentes populations malgaches vs populations Africaines de comparaison.

Références	Régions	Pays	Nb	Code	Fst	p
				Mada	0	
Rowold,2007	Ouest Afrique	BENIN	87	Fon	0.03242	+
Ely, 2007	Ouest Afrique	Bambara	19	Bamb	0.03924	+
Cerny, 2007	Centre Afrique	Hide	23	Hide	0.04093	+
Jackson, 2005	Ouest Afrique	Limba	66	Lim	0.04200	+
Brehm, 2002	Ouest Afrique	Cabo verde	292	Cve	0.04562	+
Coia, 2005	Centre ouest Afrique	Tali	20	Tal	0.04645	+
Rando, 1999	Ouest Afrique	Serrer	23	Ser	0.04674	+
Rosa, 2004	Centre ouest Afrique	Gabon	372	Gab	0.04748	+
Coia, 2005	Centre ouest Afrique	Mandara	37	Mar	0.04894	+
Cerny, 2007	Centre Afrique	Buduma	30	Bud	0.05263	+
Coia, 2005	Centre ouest Afrique	Uldeme	28	Uld	0.05973	+
Cerny, 2007	Centre Afrique	Kanembu	50	Kan	0.06016	+
Jackson, 2005	Ouest Afrique	Temne	119	Tem	0.06149	+
Cerny, 2007	Centre Afrique	Kanuri	30	Kar	0.06160	+
Cerny, 2007	Centre Afrique	Arabs Shuwa	37	Shu	0.06246	+
Destro-Bisol, 2004	Centre ouest Afrique	Bamilleke	43	Bak	0.06597	+
Cerny, 2007	Centre Afrique	Arabs Chad	27	ArTh	0.06748	+
Coia, 2005	Centre ouest Afrique	Fali	41	Fal	0.06858	+
Rando, 2000	Ouest Afrique	Wolof	48	Wol	0.07268	+
Pereira,2001 ; Salas, 2002	Sud-est Afrique	Mozambique	416	Moz	0.07472	+
Coelho, 2009	Centre ouest Afrique	Ovimbudu	92	Ov	0.07500	+
Cerny, 2007	Centre Afrique	Masa Fulani	32	Mas	0.07620	+
Cerny, 2007	Centre Afrique	Tcheboua	40	Ft	0.07724	+
Coia, 2005	Centre ouest Afrique	Podokwo	39	Pod	0.07949	+
Plaza, 2004 ; Coelho, 2009	Centre ouest Afrique	Misc.	88	Mi3	0.07954	+
Jackson, 2005	Ouest Afrique	Mende	55	Men	0.08254	+
Coia, 2005	Centre ouest Afrique	Tupuri	23	Tup	0.08408	+
Cerny, 2007	Centre Afrique	Mafa	32	Maf	0.08445	+
Rowold,2007	Est Afrique	KENYA	42	Ken	0.08464	+
Ely, 2006	Ouest Afrique	Malinke	61	Mak	0.08535	+
Cerny, 2007	Centre Afrique	Kotoko	56	Kok	0.08644	+
Cerny, 2007	Centre Afrique	Fali	40	Fali	0.08892	+
Silva, 2006	Centre Afrique	Misc.	20	Mis	0.09039	+
Coia, 2005	Centre ouest Afrique	Bassa	45	Bas	0.09214	+
Kivisild,2005	Est Afrique	Ethiopiens	270	Eth	0.09498	+
Jackson, 2005	Ouest Afrique	Loko	31	Lok	0.09926	+
Cerny, 2007	Centre Afrique	Fulani Borgor	48	FB	0.10050	+
Quintana-Murci, 2008	Centre Afrique	Punu	52	Pun	0.10175	+
Quintana-Murci, 2008	Centre Afrique	Obama Nyaneka-	47	Oba	0.10400	+
Coelho, 2009	Centre ouest Afrique	Nhkumbi	153	Nya	0.10665	+
Brandstatter, 2004	Est Afrique	Swahili	100	Swa	0.10733	+
Rando, 1998	Ouest Afrique	Misc. Mauritania	30	Mau	0.10929	+
Castri, 2009	Est Afrique	Shona	57	Sho	0.11808	+
Beleza, 2005	Centre ouest Afrique	Cabinda	110	Cab	0.11918	+
Castri, 2009	Est Afrique	Hutu	43	Hut	0.13097	+
Quintana-Murci, 2008	Centre Afrique	Fang-GB	66	Fng	0.13426	+
Rowold,2007	Est Afrique	RWANDA	63	Hutll	0.13452	+

Références	Régions	Pays	Nb	Code	Fst	p
Quintana-Murci, 2008	Centre Afrique	Mitsogo	64	Mits	0.13715	+
Destro-Bisol, 2004	Centre ouest Afrique	Ewondo	53	Ew	0.14154	+
Quintana-Murci, 2008	Centre Afrique	Ateke	54	Ate	0.14205	+
Quintana-Murci, 2008	Centre Afrique	Galoa	50	Gal	0.14344	+
Kinght,2003 ; Tishkoff, 2007	Est Afrique	Sukumal	21	Suk	0.15238	+
Quintana-Murci, 2008	Centre Afrique	Ndumu	38	Ndu	0.15324	+
Coelho, 2009	Centre ouest Afrique	Ganguela	21	Gang	0.15539	+
Quintana-Murci, 2008	Centre Afrique	Duma	47	Dum	0.15929	+
Quintana-Murci, 2008	Centre Afrique	Nzebi	63	Nze	0.16205	+
Quintana-Murci, 2008	Centre Afrique	Akele	48	Ake	0.17664	+
Quintana-Murci, 2008	Centre ouest Afrique	Ngumba	88	Ngumba	0.17934	+
Quintana-Murci, 2008	Centre Afrique	Eviya	38	Evy	0.18711	+
Quintana-Murci, 2008	Centre Afrique	Orungu	20	Oru	0.19370	+
Tiskoff,2007	Est Afrique	Turu	29	Tur	0.19731	+
Tiskoff,2007	Est Afrique	Hadzall	79	Hazb	0.19963	+
Quintana-Murci, 2008	Centre Afrique	Shake	51	Shake	0.20765	+
Quintana-Murci, 2008	Centre Afrique	Kota	56	Kota	0.20851	+
Knight,2003	Est Afrique	Hadzal	49	Hazl	0.20860	+
Quintana-Murci, 2008	Centre Afrique	Eshira	40	Esh	0.21138	+
Quintana-Murci, 2008	Centre ouest Afrique	Fang	39	Fang	0.21837	+
Quintana-Murci, 2008	Centre Afrique	Benga	50	Beg	0.22442	+
Tiskoff,2007	Est Afrique	Sandawe	82	San	0.22599	+
Tiskoff,2007	Est Afrique	Burunge	38	Bur	0.22808	+
Quintana-Murci, 2008	Centre ouest Afrique	Ewodo	25	Ewo	0.23944	+
Quintana-Murci, 2008	Centre Afrique	Makina	45	Makl	0.24354	+
Vigilant 1991	Afrique du sud	Misc.	54	Bot	0.24411	+
Tiskoff,2007	Est Afrique	Datoga	39	Dat	0.25787	+
Chen, 2000	Afrique du sud	Khwe	15	Kwe	0.26157	+
Coia, 2005	Centre ouest Afrique	Daba	21	Dab	0.27905	+
Coelho, 2009	Est Afrique	Kuyale	54	Kuy	0.28511	+
Chen, 2000	Afrique du sud	Kung	59	Kug	0.29387	+
Quintana-Murci, 2008	Est Afrique	Mbuti	39	Mbu	0.29903	+
Tiskoff,2007	Afrique du sud	!xun/Kwe	18	Xun	0.39008	+
Quintana-Murci, 2008	Pygmées Ouest	Babongo	45	Bab	0.41115	+
Quintana-Murci, 2008	Pygmées Ouest	Biaka	81	Biaka	0.45565	+
Quintana-Murci, 2008	Pygmées Ouest	Baka	88	Baka	0.50338	+
Quintana-Murci, 2008	Pygmées Ouest	Baka-GB	38	Bgb	0.53729	+
Quintana-Murci, 2008	Centre ouest Afrique	Bakola	88	Bakola	0.59356	+
Quintana-Murci, 2008	Pygmées Ouest	Tikar	35	Tikar	0.59936	+
Quintana-Murci, 2008	Pygmées Nord Ouest	Bakoya	31	Bay	0.62366	+

ANNEXE VIb : Statistique Fst des comparaisons par paires des haplotypes HV1 de l'ADNmt des lignées Africaines des populations malgaches avec les différentes populations Africaines de comparaison.

		Fst	p			Fst	p			Fst	p			Fst	p			Fst	p				
Mada	HT	0		Mada	Mikea	0		Mada	VEZOS	0		Mada	VEZON	0		Mada	TANS	0	0	Mada	TAND	0	
WA	Cve	0.08067	+	WA	Fon	0.04753	+	CA	Bud	0.04120	+	CA	Hide	0.02577	-	SEA	Moz	0.00893	-	WA	Fon	0.01880	+
CA	Kar	0.08459	+	WA	Mak	0.05011	+	WA	Fon	0.04161	+	CA	Tal	0.02590	-	CA	Hide	0.01277	-	CA	Hide	0.02557	-
WCA	Gab	0.08597	+	WA	Ser	0.05536	+	CA	Tal	0.04398	-	WA	Fon	0.02873	+	WCA	Bak	0.01417	-	WCA	Mar	0.03419	+
WA	Lim	0.09605	+	WA	Lim	0.05710	+	CA	Kan	0.04422	+	WA	Mak	0.02967	+	WCA	Uld	0.02037	-	WA	Ser	0.03592	+
CA	Ft	0.09726	+	CA	Hide	0.05988	+	WCA	Mar	0.04541	+	WA	Lim	0.02984	+	SOA	Mi3	0.02114	-	WA	Mak	0.03988	+
EA	Ken	0.09944	+	WA	Cve	0.06201	+	CA	Hide	0.04550	+	WCA	Mar	0.03066	+	WCA	Fal	0.02279	-	WCA	Bak	0.03993	+
WA	Fon	0.10155	+	WCA	Gab	0.06292	+	WCA	Bak	0.04645	+	CA	Bud	0.03296	+	SOA	Ov	0.02557	-	CA	Tal	0.04027	+
CA	Hide	0.10355	+	WCA	Mar	0.06405	+	WA	Mak	0.05280	+	CA	Kan	0.03738	+	WA	Fon	0.02705	+	SOA	Mi3	0.04056	+
WA	Mak	0.10446	+	CA	Bud	0.06771	+	SEA	Moz	0.05296	+	WA	Ser	0.03857	+	WCA	Gab	0.03278	+	WA	Cve	0.04109	+
EA	Eth	0.10808	+	CA	Kan	0.06909	+	WA	Ser	0.05331	+	WCA	Gab	0.03872	+	CA	Fali	0.03390	+	WA	Lim	0.04117	+
WCA	Pod	0.11350	+	CA	Tal	0.07129	+	CA	ArTh	0.05758	+	WA	Cve	0.04004	+	WA	Ser	0.03433	-	WCA	Gab	0.04133	+
WA	Wol	0.11351	+	WA	Tem	0.07753	+	WA	Tem	0.05960	+	CA	Kar	0.04324	+	WCA	Pod	0.03464	+	CA	Kan	0.04244	+
WA	Tem	0.11416	+	WA	Wol	0.07883	+	WA	Wol	0.05977	+	WCA	Uld	0.04673	+	CA	ArTh	0.03479	-	WCA	Uld	0.04297	+
CA	Maf	0.11672	+	WCA	Uld	0.08169	+	WCA	Gab	0.06096	+	WA	Tem	0.04992	+	CA	Kan	0.03509	+	WA	Tem	0.04457	+
WCA	Uld	0.11880	+	WCA	Bak	0.08304	+	WA	Lim	0.06154	+	WCA	Fal	0.05119	+	WA	Tem	0.03644	+	SOA	Ov	0.04550	+
CA	Kok	0.11992	+	WCA	Fal	0.08356	+	WCA	Fal	0.06355	+	WA	Wol	0.05150	+	WCA	Mis	0.03805	-	WCA	Bas	0.05012	+
CA	Shu	0.12275	+	CA	Kar	0.08535	+	SOA	Mi3	0.06578	+	WCA	Bak	0.05374	+	EA	Ken	0.03828	+	WA	Wol	0.05032	+
SOA	Ov	0.12416	+	CA	ArTh	0.08846	+	SOA	Ov	0.06906	+	CA	Shu	0.05721	+	CA	Maf	0.03909	+	CA	Bud	0.05062	+
WA	Men	0.12724	+	CA	Shu	0.08897	+	WCA	Uld	0.06943	+	CA	Mas	0.05839	+	CA	Tal	0.03983	+	SEA	Moz	0.05311	+
CA	Mas	0.12835	+	SEA	Moz	0.09102	+	WCA	Bas	0.07250	+	WA	Bamb	0.05950	+	CA	Kar	0.04066	+	CA	ArTh	0.05331	+
WA	Ser	0.12898	+	SOA	Mi3	0.09405	+	WA	Cve	0.07462	+	WCA	Tup	0.05989	+	WCA	Mar	0.04275	+	CA	Shu	0.05683	+
CA	Bud	0.12935	+	SOA	Ov	0.09664	+	WA	Men	0.07832	+	SOA	Ov	0.05991	+	CA	Mas	0.04340	+	WCA	Mis	0.05683	+
CA	Kan	0.12982	+	WA	Men	0.09685	+	WCA	Tup	0.08132	+	WA	Men	0.06013	+	WA	Wol	0.04883	+	WCA	Fal	0.05691	+
WCA	Mar	0.13020	+	CA	Ft	0.09813	+	WCA	Pod	0.08438	+	CA	ArTh	0.06100	+	CA	Bud	0.05002	+	WA	Men	0.05823	+
WCA	Mis	0.13027	+	CA	Mas	0.10081	+	CA	Mas	0.08468	+	CA	Kok	0.06223	+	WA	Mak	0.05023	+	CA	Kar	0.05886	+
WCA	Tup	0.13298	+	WA	Bamb	0.10363	+	CA	Shu	0.08550	+	WCA	Pod	0.06349	+	WCA	Tup	0.05347	+	WCA	Pod	0.06106	+
SOA	Mi3	0.13461	+	WCA	Pod	0.10479	+	CA	Kar	0.08578	+	WCA	Bas	0.06408	+	WCA	Bas	0.05348	+	WA	Lok	0.06173	+
CA	Fali	0.13510	+	WCA	Bas	0.10518	+	WA	Bamb	0.08754	+	WCA	Mis	0.06465	+	WA	Lim	0.05495	+	EA	Ken	0.06510	+

	Fst	p		Fst	p		Fst	p		Fst	p		Fst	p		Fst	p						
WCA	Bas	0.14576	+	EA	Ken	0.10913	+	WA	Lok	0.08969	+	SOA	Mi3	0.06644	+	WA	Men	0.05664	+	CA	Ft	0.06758	+
WCA	Fal	0.14676	+	WCA	Tup	0.10963	+	WCA	Mis	0.09125	+	CA	Ft	0.06764	+	CA	Shu	0.05877	+	CA	Mas	0.06865	+
CA	Tal	0.15028	+	WA	Lok	0.11073	+	CA	Kok	0.09353	+	EA	Ken	0.06852	+	WA	Cve	0.05915	+	CA	Maf	0.07053	+
SEA	Moz	0.15442	+	CA	Kok	0.11078	+	CA	Fali	0.09867	+	SEA	Moz	0.06877	+	WA	Lok	0.06009	+	WCA	Tup	0.07130	+
WCA	Bak	0.15745	+	CA	Maf	0.11101	+	EA	Ken	0.10237	+	CA	Maf	0.06989	+	EA	Eth	0.06267	+	WA	Bamb	0.07517	+
WA	Bamb	0.16336	+	EA	Eth	0.11462	+	EA	Eth	0.10243	+	CA	Fali	0.07449	+	CA	Ft	0.06337	+	CA	Fali	0.07555	+
WA	Lok	0.17407	+	WCA	Mis	0.11759	+	CA	Maf	0.10391	+	EA	Eth	0.07882	+	CA	Kok	0.06427	+	EA	Eth	0.07837	+
CA	ArTh	0.17906	+	CA	Fali	0.11811	+	CA	Ft	0.11528	+	WA	Lok	0.08730	+	WA	Bamb	0.06646	+	CA	Kok	0.08557	+

WCA	Afrique centre Ouest	HT	Hautes-Terres
CA	Centre-Afrique	VezoS	Vezo Sud
SOA	Afrique du sud	VezoN	Vezo Nord
EA	Afrique de l'Est	Tans	Antanosy
SEA	Sud-est Afrique	Tand	Antandroy

Regroupement géographique des populations				Fst
Sous-composante des populations parentales				
			Mada	0
CA	Cerny 2007	Hide	Hide	0.04093
CA	Coia 2005	Tali	Tal	0.04645
CA	Cerny 2007	Buduma	Bud	0.05263
CA	Cerny 2007	Kanembu	Kan	0.06016
CA	Cerny 2007	Kanuri	Kar	0.06160
CA	Cerny 2007	Arabs Shuwa	Shu	0.06246
CA	Cerny 2007	Arabs Chad	ArTh	0.06748
CA	Cerny 2007	Fulani Tcheboua	Ft	0.07724
CA	Cerny 2007	Mafa	Maf	0.08445
CA	Cerny 2007	Kotoko	Kok	0.08644
CA	Cerny 2007	Fali	Fali	0.08892
CA	Cerny 2007	Masa	Mas	0.07620
EA	Rowold, 2007	Bantu	Ken	0.08464
EA	Kivisild 2004	Amharic	Eth	0.09498
SEA		Misc.	Moz	0.07472
SOA	Coelho 2009	Misc.	Mi3	0.07954
WA	Rowold,2007	BENIN	Fon	0.03242
WA	Ely 2006	Malinke	Mak	0.03924
WA	Jackson 2005	Limba	Lim	0.04200
WA	Brehm 2002	Cabo verde	Cve	0.04562
WA	Rando 1998	Serrer	Ser	0.04674
WA	Jackson 2005	Temne	Tem	0.06149
WA		Wolof	Wol	0.07268
WA	Jackson 2005	Mende	Men	0.08254
WA	Ely 2006	Bambara	Bamb	0.08535
WA	Jackson 2005	Loko	Lok	0.09926
WCA	Rosa 2004	Gabon	Gab	0.04748
WCA	Coia 2005	Mandara	Mar	0.04894
WCA	Coia 2005	Uldeme	Uld	0.05973
WCA	Destro-Bisol 2004	Bamilleke	Bak	0.06597
WCA	Coia 2005	Fali	Fal	0.06858
WCA	Coelho 2009	Ovimbudu	Ov	0.07500
WCA	Coia 2005	Podokwo	Pod	0.07949
WCA	Coia 2005	Tupuri	Tup	0.08408
WCA	Silva, 2006	Misc.	Mis	0.09039
WCA	Coia 2005	Bassa	Bas	0.09214

Référence des populations de comparaison : HV1 AF

Références	Régions	Pays	Code	Nb
(Kivisild et al., 2004)	Est Afrique	Ethiopie	Eth	270
(Pereira et al., 2002) (Salas et al., 2002)	Sud-est Afrique	Mozambique	Moz	416
(Tishkoff et al., 2007)	Est Afrique	Hadza	Hazb	79
(Tishkoff et al., 2007)	Est Afrique	Sandawe	San	82
Knight, 2003	Est Afrique	Hadza	Hazl	49
(Tishkoff et al., 2007)	Est Afrique	Turu	Tur	29
(Knight et al., 2003; Tishkoff et al., 2007)	Est Afrique	Sukuma	Suk	21
(Tishkoff et al., 2007)	Est Afrique	Datoga	Dat	39
(Tishkoff et al., 2007)	Est Afrique	Burunge	Bur	38
(Rowold et al., 2007)	Est Afrique	Kenya	Ken	42
(Rowold et al., 2007)	Est Afrique	Rwanda	Hutll	63
(Brandstatter et al., 2004)	Est Afrique	Swahili	Swa	100
(Cagri et al., 2009)	Est Afrique	Shona	Sho	57
(Cagri et al., 2009)	Est Afrique	Hutu	Hut	43
(Quintana-Murci et al., 2008)	Est Afrique	Mbuti	Mbu	39
(Coelho et al., 2009)	Est Afrique	Kuyale	Kuy	54
(Coelho et al., 2009)	Centre ouest Afrique	Ganguela	Gang	21
(Coelho et al., 2009)	Centre ouest Afrique	Nyaneka-Nhkumbi	Nya	153
(Coelho et al., 2009)	Centre ouest Afrique	Ovimbudu	Ov	92
(Plaza et al., 2004) (Coelho et al., 2009)	Centre ouest Afrique		Mi3	88
(Beleza et al., 2005)	Centre ouest Afrique	Cabinda	Cab	110
(Destro-Bisol et al., 2004)	Centre ouest Afrique	Bamileke	Bak	43
(Coia et al., 2005)	Centre ouest Afrique	Bassa	Bas	45
Destro-Bisol, 2004	Centre ouest Afrique	Ewondo	Ew	53
(Coia et al., 2005)	Centre ouest Afrique	Daba	Dab	21
(Coia et al., 2005)	Centre ouest Afrique	Fali	Fal	41
(Coia et al., 2005)	Centre ouest Afrique	Mandara	Mar	37
(Coia et al., 2005)	Centre ouest Afrique	Podokwo	Pod	39
(Coia et al., 2005)	Centre ouest Afrique	Tupuri	Tup	23
(Coia et al., 2005)	Centre ouest Afrique	Tali	Tal	20
(Coia et al., 2005)	Centre ouest Afrique	Uldeme	Uld	28
(Quintana-Murci et al., 2008)	Pygmées Ouest	Baka	Baka	88
(Quintana-Murci et al., 2008)	Centre ouest Afrique	Bakola	Bakola	88
(Quintana-Murci et al., 2008)	Pygmées Ouest	Biaka	Biaka	81
(Quintana-Murci et al., 2008)	Centre ouest Afrique	Ewodo	Ewo	25
(Quintana-Murci et al., 2008)	Centre ouest Afrique	Fang	Fang	39
(Quintana-Murci et al., 2008)	Centre ouest Afrique	Ngumba	Ngumba	88
(Quintana-Murci et al., 2008)	Pygmées Ouest	Tikar	Tikar	35
(Cerny et al., 2007)	Centre Afrique	Arabs Chad	ArTh	27
(Cerny et al., 2007)	Centre Afrique	Arabs Shuwa	Shu	37
(Cerny et al., 2007)	Centre Afrique	Buduma	Bud	30
(Cerny et al., 2007)	Centre Afrique	Fali	Fali	40
(Cerny et al., 2007)	Centre Afrique	Fulani Borgor	FB	48
(Cerny et al., 2007)	Centre Afrique	Fulani Tcheboua	Ft	40

Références	Régions	Pays	Code	Nb
(Cerny et al., 2007)	Centre Afrique	Hide	Hide	23
(Cerny et al., 2007)	Centre Afrique	Kanembu	Kan	50
(Cerny et al., 2007)	Centre Afrique	Kanuri	Kar	30
(Cerny et al., 2007)	Centre Afrique	Kotoko	Kok	56
(Cerny et al., 2007)	Centre Afrique	Mafa	Maf	32
(Cerny et al., 2007)	Centre Afrique	Masa	Mas	32
(Quintana-Murci et al., 2008)	Centre Afrique	Eviya	Evy	38
(Quintana-Murci et al., 2008)	Centre Afrique	Makina	Makl	45
(Quintana-Murci et al., 2008)	Centre Afrique	Mitsogo	Mits	64
(Quintana-Murci et al., 2008)	Centre Afrique	Duma	Dum	47
(Quintana-Murci et al., 2008)	Centre Afrique	Kota	Kota	56
(Quintana-Murci et al., 2008)	Centre Afrique	Shake	Shake	51
(Quintana-Murci et al., 2008)	Centre Afrique	Fang-GB	Fng	66
(Quintana-Murci et al., 2008)	Pygmées Ouest	Baka-GB	Bgb	38
(Quintana-Murci et al., 2008)	Pygmées Nord Ouest	Bakoya	Bay	31
(Quintana-Murci et al., 2008)	Centre Afrique	Benga	Beg	50
(Quintana-Murci et al., 2008)	Centre Afrique	Ateke	Ate	54
(Quintana-Murci et al., 2008)	Pygmées Ouest	Babongo	Bab	45
(Quintana-Murci et al., 2008)	Centre Afrique	Ndumu	Ndu	38
(Quintana-Murci et al., 2008)	Centre Afrique	Nzebi	Nze	63
(Quintana-Murci et al., 2008)	Centre Afrique	Obama	Oba	47
(Quintana-Murci et al., 2008)	Centre Afrique	Punu	Pun	52
(Quintana-Murci et al., 2008)	Centre Afrique	Akele	Ake	48
(Quintana-Murci et al., 2008)	Centre Afrique	Eshira	Esh	40
(Quintana-Murci et al., 2008)	Centre Afrique	Galoa	Gal	50
(Quintana-Murci et al., 2008)	Centre Afrique	Orungu	Oru	20
(Silva et al., 2006)	Centre Afrique	Misc.	Mis	20
(Brehm et al., 2002)	Ouest Afrique	Cabo verde	Cve	292
(Rosa et al., 2004)	Centre ouest Afrique		Gab	372
(Ely et al., 2006)	Ouest Afrique	Malinke	Mak	61
(Ely et al., 2006)	Ouest Afrique	Bambara	Bamb	19
(Rando et al., 1998)	Ouest Afrique	Mauritanie	Mau	30
(Rando et al., 1998)	Ouest Afrique	Serrer	Ser	23
(Rando et al., 1998)	Ouest Afrique	Wolof	Wol	48
(Jackson et al., 2005)	Ouest Afrique	Mende	Men	55
(Jackson et al., 2005)	Ouest Afrique	Loko	Lok	31
(Jackson et al., 2005)	Ouest Afrique	Limba	Lim	66
(Jackson et al., 2005)	Ouest Afrique	Temne	Tem	119
(Rowold et al., 2007)	Ouest Afrique	BENIN	Fon	87
(Vigilant et al., 1991)	Afrique du sud	Population générale	Bot	54
(Tishkoff et al., 2007)	Afrique du sud	!Xun/Kwe	Xun	18
(Chen et al., 2000)	Afrique du sud	Kung	Kug	59
(Chen et al., 2000)	Afrique du sud	Khwe	Kwe	15

ANNEXE VII

Statistique Fst des comparaisons par paires des haplotypes HV1 de l'ADNmt : les lignées ISAE de l'ensemble des populations malgaches versus populations des îles de l'Asie du Sud-est de comparaison	48-52
--	-------

Statistique Fst des comparaisons par paires des haplotypes HV1 de l'ADNmt : lignées ISAE de l'ensemble des populations malgaches vs populations des îles de l'Asie du sud est de comparaison

Références	Région/ Pays	Pays	Code	Nb	Fst
Cette étude, Tofanelli, 2009, Hurles, 2005		Madagascar	Mada		0.00000
Hill, 2007	Sulawesi Sud	Ujung Padang	Ujp	46	0.05317
Hill, 2007	Sulawesi sud	Toraja	Tor	64	0.05788
Hill, 2007	Les Molluques	Ambon	Amb	43	0.05876
Hill, 2007	Bornéo sud-est (Kalimantan)	Banjarmasin	Bj	89	0.06013
Hill, 2007	Philippines	Filipinos	Fil	120	0.06125
Hill, 2007	Sulawesi Nord	Manado	Mnd	90	0.08062
Hill, 2007	Malaisie (Bornéo Nord)	Kota kinabalu	Kt	68	0.08114
Wen, 2005; Mien	Asie de l'Est	Hmong	Hmg	165	0.08139
Wen, 2005; Mien	Asie de l'Est	Mien	Min	371	0.08149
Trejaut, 2005 ; Hill, 2007	Taiwan (Aborigènes)	AMI	Ami	119	0.08325
Tajima, 2004	Malaisie	Malais	Mal	52	0.08421
Tajima, 2004	Indonésie Ouest	Indonésie Ouest	Inw	54	0.08673
Hill, 2006	Sumatra	Pekambaru	Pek	56	0.08850
Kivisild	Chine	Han	Han	74	0.08935
Wen, 2004b	cChine	Zhe	Zhe	61	0.09364
Trejaut, 2005 ; Hill, 2007	Taiwan (Aborigènes)	Paiwan	Pai	76	0.09853
Mona, 2009	Indonésie Est	Flores	Flo	75	0.10061
Betty, 1995	Canton	Can	Can	20	0.10073
Hill, 2006	Sumatra	Medan	Med	45	0.10075
Hill, 2007	Bali	BALI	Bal	65	0.10408
Wen, 2004b	Chine	Shishuan	Shi	70	0.10882
Hill, 2007	Lombok	Mataram	Mtr	44	0.10942
Hill, 2006	Sumatra	Padang	Pad	24	0.11060
Wen, 2004b	Chine	Hun	Hun	16	0.11377
Redd, 1995	Indonésie Est	Indonésie Est	Ind	38	0.11416
Hill, 2006	Sumatra	Palembang	Pib	29	0.11452
Wen, 2004b	Chine	Yun	Yun	58	0.11553
Hill, 2007	Sulawesi Centre	Palu	Pal	38	0.11563

Références	Région/ Pays	Pays	Code	Nb	Fst
Trejaut, 2005	Taiwan (Aborigènes)	Puyu	Puy	52	0.11605
Hill, 2006	Indonésie Ouest	Bangka	Bgk	34	0.11628
Wen, 2004b	Chine	Nie	Nie	45	0.11901
Wen, 2004b	Chine	Shanxi	Shx	53	0.11943
Wen, 2004b	chine	Liao	Liao	51	0.11945
Wen, 2004b	chine	Anhui	Anh	42	0.12135
Wen, 2004b	Chine	Fujian	Fuj	54	0.12316
Trejaut, 2005 ; Hill, 2007	Taiwan (Aborigènes)	BUNUN	Bun	107	0.12441
Wen, 2004b	Chine	Shangai	Shg	56	0.12621
Wen, 2004b	Chine	Qinh	Qh	44	0.12709
Hill, 2007	Indoésie Est	Waingapu	Wai	50	0.13025
Mona, 2009	Indonésie est	Alor	Alo	72	0.13082
Wen, 2004b	chine	Jiang	Jn	90	0.13383
Trejaut, 2005	Taiwan Aborigènes	Rukai	Rul	50	0.13423
Trejaut, 2005	Taiwan Aborigènes	Saisat	Sai	63	0.13842
Mona, 2009	Indonésie Est	Solor	Sol	41	0.13903
Mona, 2010	Timor	Timor Est	Eti	38	0.14019
Wen, 2004b	China	Ganju	gj	26	0.14082
Mona, 2009	Indonésie Est	Lembata	Lem	34	0.14409
Trejaut, 2005	Taiwan Aborigènes	Tsou	Tso	60	0.14867
Hill, 2006	Malayise aborigènes	Malais	AbM	96	0.15668
Mona, 2009	Indonésie Est	Adonara	Ado	75	0.15720
Wen, 2004	Chine	Gansu	gs	45	0.16111
Trejaut, 2005	Taiwan Aborigènes	Yami	Yam	63	0.17449
Hill, 2006	Java	Tengger	Tgr	36	0.17986
Trejaut, 2005 ; Hill, 2007	Taiwan Aborigènes	Atayal	Ata	127	0.20378
Hill, 2006	Malaisie	Orang asli	Org	112	0.22047
Hill, 2006	Malaisie	Senoi	Sen	52	0.29939

Références des bases de données de séquences HV1 ADNmt des populations ISAE

Références	Région/ Pays	Pays	Code	Nb
Hill et al. 2007	Sulawesi Sud	Ujung Padang	Ujp	46
Hill et al. 2007	Sulawesi sud	Toraja	Tor	64
Hill et al. 2007	Les Moluques	Ambon	Amb	43
Hill et al. 2007	Bornéo sud-est	Banjarmasin	Bj	89
Hill et al. 2007	Philippines	Filipino	Fil	120
Hill et al. 2007	Sulawesi Nord	Manado	Mnd	90
Hill et al. 2007	Malaisie (Bornéo Nord)	Kota Kinabalu	Kt	68
(Wen et al. 2004)	Asie continental Est	Hmong	Hmg	165
(Wen et al. 2004)	Asie continental Est	Mien	Min	371
Trejaut et al. 2005 ; Hill et al. 2007	Taiwan (Aborigènes)	AMI	Ami	119
(Tajima et al. 2004)	Malaisie	Malais	Mal	52
(Tajima et al. 2004)	Indonésie Ouest	Indonésie Ouest	Inw	54
Hill, 2006	Sumatra	Pekambaru	Pek	56
(Kivisild et al. 2002)	Chine	Han	Han	74
Wen, 2004b	Chine	Zhe	Zhe	61
Trejaut et al., 2005 ; Hill et al., 2007	Taiwan (Aborigènes)	Paiwan	Pai	76
Mona et al. 2009	Indonésie Est	Flores	Flo	75
(Betty et al. 1996)	Canton	Cantonais	Can	20
Hill, 2006	Sumatra	Medan	Med	45
Hill et al., 2007	Bali	Bali	Bal	65
Wen, 2004b	Chine	Shishuan	Shi	70
Hill et al. 2007	Lombok	Mataram	Mtr	44
Hill, 2006	Sumatra	Padang	Pad	24
Wen, 2004b	Chine	Hun	Hun	16
Redd, 1995	Indonésie Est	Indonésie Est	Ind	38
Hill, 2006	Sumatra	Palembang	Plb	29
Wen, 2004b	Chine	Yun	Yun	58
Hill et al., 2007	Sulawesi Centre	Palu	Pal	38
Trejaut et al. 2005	Taiwan Aborigènes	Puyu	Puy	52
Hill et al. 2006	Indonésie Ouest	Bangka	Bgk	34
Wen, 2004b	Chine	Nie	Nie	45
Wen, 2004b	Chine	Shanxi	Shx	53
Wen, 2004b	chine	Liao	Liao	51
Wen, 2004b	chine	Anhui	Anh	42
Wen, 2004b	Chine	Fujian	Fuj	54
Trejaut et al. 2005 ; Hill et al. 2007	Taiwan Aborigènes	Bunun	Bun	107
Wen, 2004b	Chine	Shanghai	Shg	56
Wen, 2004b	Chine	Qinh	Qh	44
Hill et al. 2007	Indonésie Est	Waingapu	Wai	50
Mona et al., 2009	Indonésie est	Alor	Alo	72
Wen et al. 2004	Chine	Jiang	Jn	90
Trejaut et al. 2005	Taiwan Aborigènes	Rukai	Rul	50
Trejaut et al. 2005	Taiwan Aborigènes	Saisat	Sai	63
Mona et al. 2009	Indonésie Est	Solor	Sol	41

Références	Région/ Pays	Pays	Code	Nb
Mona et al. 2009	Timor	Timor Est	Eti	38
Wen, 2004b	China	Ganju	gj	26
Mona et al. 2009	Indonésie Est	Lembata	Lem	34
Trejaut et al. 2005	Taiwan Aborigènes	Tsou	Tso	60
(Hill et al. 2006)	Malaise aborigènes	Malais	AbM	96
(Mona et al. 2009)	Indonésie Est	Adonara	Ado	75
(Wen et al. 2004)	Chine	Gansu	gs	45
Trejaut et al. 2005	Taiwan Aborigènes	YAMI	Yam	63
(Hill et al. 2006)	Java	Tengger	Tgr	36
(Trejaut et al. 2005), (Hill et al. 2007)	Taiwan Aborigènes	Atayal	Ata	127
Hill, 2006	Malaisie	Orang asli	Org	112
Hill, 2006	Malaisie	Senoi	Sen	52

Betty DJ, Chin-Atkins AN, Croft L, Sraml M, and Eastal S (1996) Multiple independent origins of the COII/tRNA(Lys) intergenic 9-bp mtDNA deletion in aboriginal Australians. *Am J Hum Genet* 58:428-33.

Hill C, Soares P, Mormina M, Macaulay V, Clarke D, Blumbach PB, Vizueté-Forster M, Forster P, Bulbeck D, Oppenheimer S, and Richards M (2007) A mitochondrial stratigraphy for island southeast Asia. *Am J Hum Genet* 80:29-43.

Hill C, Soares P, Mormina M, Macaulay V, Meehan W, Blackburn J, Clarke D, Raja JM, Ismail P, Bulbeck D, Oppenheimer S, and Richards M (2006) Phylogeography and ethnogenesis of aboriginal Southeast Asians. *Mol Biol Evol* 23:2480-91.

Kivisild T, Tolk HV, Parik J, Wang Y, Papiha SS, Bandelt HJ, and Villems R (2002) The emerging limbs and twigs of the East Asian mtDNA tree. *Mol Biol Evol* 19:1737-51.

Mona S, Grunz KE, Brauer S, Pakendorf B, Castri L, Sudoyo H, Marzuki S, Barnes RH, Schmidtke J, Stoneking M, and Kayser M (2009) Genetic admixture history of Eastern Indonesia as revealed by Y-chromosome and mitochondrial DNA analysis. *Mol Biol Evol* 26:1865-77.

Tajima A, Hayami M, Tokunaga K, Juji T, Matsuo M, Marzuki S, Omoto K, and Horai S (2004) Genetic origins of the Ainu inferred from combined DNA analyses of maternal and paternal lineages. *J Hum Genet* 49:187-93.

Trejaut JA, Kivisild T, Loo JH, Lee CL, He CL, Hsu CJ, Lee ZY, and Lin M (2005) Traces of archaic mitochondrial lineages persist in Austronesian-speaking Formosan populations. *PLoS Biol* 3:e247.

Wen B, Li H, Lu D, Song X, Zhang F, He Y, Li F, Gao Y, Mao X, Zhang L, Qian J, Tan J, Jin J, Huang W, Deka R, Su B, Chakraborty R, and Jin L (2004) Genetic evidence supports demic diffusion of Han culture. *Nature* 431:302-5.

ANNEXE VIII

ANNEXE VIII a : Statistique F_{st} des comparaisons par paires des haplotypes STR Y des populations malgaches avec les populations ISAE et les concordances d'haplotypes..... 53-55

ANNEXE VIII b : Statistique F_{st} des comparaisons par paires des haplotypes STR Y des populations malgaches avec les populations africaines et les concordances d'haplotypes 55-57

ANNEXE VIIIa : Statistique Fst des comparaisons par paires des haplotypes STR Y des populations malgaches avec les populations ISAE et les concordances d'haplotypes. * (Fst pour l'ensemble des populations malgaches)

12 STR Y	Malais	Indonésie Est	Malais	Taiwan	Chinois	Malais	Malais	Malais
	Malay	Timor	Iban	Taiwan	Singapore-Chinois	Melanau	Singapore-Malais	Bidayuh
Nb indiv	333	113	105	192	189	104	175	113
Antandroy	0	0	0	0	0	0	0	0
Merina	0	0	0	0	0	0	0	0
Antanosy	0	1	0	0	1	1	0	0
Mikea	2	0	1	1	0	1	0	0
VezoS	0	0	0	0	0	0	0	0
Tsimahafotsy	1	0	0	1	0	0	0	0
Total	3	1	1	2	1	2	0	0
N concordance/ N indiv	0,009	0,0088	0,0095	0,0104	0,005	0,0192	0	0
Mada*	3	1	1	2	1	2	0	0
Fst*	0.03869	0.04054	0.04753	0.05559	0.05702	0.05799	0.08088	0.22922

Références des populations de comparaison

Références	Pays/ Populations	Code	Nb
(Chang et al., 2009)	Iban	Iban	105
(Chang et al., 2009)	Bidayuh	Bidayu	113
(Chang et al., 2009)	Melanau	Melanau	104
(Chang et al., 2007)	Malay	Malay	333
(Yong et al., 2006)	Singapoore Malais	SingMalay	175
(Souto et al., 2006)	Timor	Timor	113
(Huang et al., 2008)	Taiwan	Taiwan	192
(Yong et al., 2006)	Singapore Chinois	SingChin	189

- Chang YM, Perumal R, Keat PY, and Kuehn DL (2007) Haplotype diversity of 16 Y-chromosomal STRs in three main ethnic populations (Malays, Chinese and Indians) in Malaysia. *Forensic Sci Int* 167:70-6.
- Chang YM, Swaran Y, Phoon YK, Sothirasan K, Sim HT, Lim KB, and Kuehn D (2009) Haplotype diversity of 17 Y-chromosomal STRs in three native Sarawak populations (Iban, Bidayuh and Melanau) in East Malaysia. *Forensic Sci Int Genet* 3:e77-80.
- Huang TY, Hsu YT, Li JM, Chung JH, and Shun CT (2008) Polymorphism of 17 Y-STR loci in Taiwan population. *Forensic Sci Int* 174:249-54.
- Souto L, Gusmao L, Ferreira E, Amorim A, Corte-Real F, and Vieira DN (2006) Y-chromosome STR haplotypes in East Timor: forensic evaluation and population data. *Forensic Sci Int* 156:261-5.
- Yong RY, Lee LK, and Yap EP (2006) Y-chromosome STR haplotype diversity in three ethnic populations in Singapore. *Forensic Sci Int* 159:244-57.

ANNEXE VIII b : Statistique Fst des comparaisons par paires des haplotypes STR Y des populations malgaches avec les populations africaines et les concordances d'haplotypes.
* (Fst pour l'ensemble des populations malgaches)

12 YSTR	Mozambique				Gabon				Namibie	Gabon	Angola	Gabon	
	Moz	Nzebi	Teke	Duma	Obama	Makina	Akele	Ndumu	Punu	Ovam	Kota	Guan	Orun
Nb indiv	112	57	48	46	47	43	50	36	58	54	53	11	21
Mikea	4	1	0	0	1	0	0	1	1	1	2	1	0
VN	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
VS	3	1	1	2	0	0	0	2	1	1	1	0	1
Tand	6	1	3	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0
Tans	6	2	1	3	2	0	0	1	3	1	2	1	0
AND	0	1	1	0	0	1	2	1	0	0	0	0	2
Total	21	6	7	6	3	1	2	5	6	4	5	2	3
N concordance / N indiv	0,19	0,11	0,15	0,13	0,06	0,02	0,04	0,14	0,1	0,07	0,09	0,18	0,14
Mada*	21	6	7	6	3	1	2	5	6	4	5	2	3
Fst*	0.01560	0.01838	0.01843	0.01886	0.02205	0.02236	0.02291	0.02403	0.02466	0.02526	0.02692	0.03052	0.03146
12 YSTR	Guinée Equatorial	Gabon	Angola	Angola	Gabon	Angola	Angola	Gabon	Gabon	Cameroun	Gabon		
	EGU	Galoa	Mis	Vim	Tsogoi	Kuv	Nya	Eshi	Eviya	Benga	Baka	Fang	SOMME
Nb indiv	101	47	27	78	60	24	61	42	24	48	24	60	
Mikea	0	1	2	2	1	1	1	0	0	1	0	1	22
VN	0	0	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0	7
VS	1	0	1	0	2	1	2	2	1	1	0	1	25
Tand	0	0	1	1	1	0	2	0	0	1	0	0	19
Tans	0	1	1	4	1	2	4	1	0	2	1	1	40
AND	3	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	18
Total	4	2	6	10	7	4	11	3	1	6	2	4	131
N concordance / N indiv	0,04	0,04	0,21	0,1	0,12	0,15	0,15	0,07	0,04	0,13	0,08	0,07	
Mada*	4	2	6	10	7	4	11	3	1	6	2	4	131
Fst*	0.03148	0.03295	0.03419	0.03751	0.03808	0.04373	0.04863	0.05297	0.05940	0.06137	0.06349	0.07774	

Références des populations de comparaison

Références	Pays / populations	Code	Nb
(Alves et al., 2003)	Mozambique	Moz	112
(Fujihara et al., 2009)	Namibie Ovambo	Vam	54
(Hallenberg et al., 2005)	Somalie.Danemark	Som	96
(Arroyo-Pardo et al., 2005)	Guinée Equatorial	Egu	101
(Berniell-Lee et al., 2009)	Akele	Ake	50
(Berniell-Lee et al., 2009)	Benga	bng	48
(Berniell-Lee et al., 2009)	Duma	dum	46
(Berniell-Lee et al., 2009)	Eshira	Esh	42
(Berniell-Lee et al., 2009)	Eviya	Evy	24
(Berniell-Lee et al., 2009)	Fang	Fan	60
(Berniell-Lee et al., 2009)	Galoa	Gal	47
(Berniell-Lee et al., 2009)	Kota	Kot	53
(Berniell-Lee et al., 2009)	Makina	Mak	43
(Berniell-Lee et al., 2009)	Ndumu	Ndu	36
(Berniell-Lee et al., 2009)	Ngumba Cameroun	Ngum	24
(Berniell-Lee et al., 2009)	Nzebi	Nze	57
(Berniell-Lee et al., 2009)	Obamba	Oba	47
(Berniell-Lee et al., 2009)	Okande	Okn	6
(Berniell-Lee et al., 2009)	Orungu	Oru	21
(Berniell-Lee et al., 2009)	Punu	Pun	58
(Berniell-Lee et al., 2009)	Shake	Sha	43
(Berniell-Lee et al., 2009)	Teke	Tek	48
(Berniell-Lee et al., 2009)	Tsogo	Tso	60
(Berniell-Lee et al., 2009)	Baka pygmées Gabon	pyGb	33
(Berniell-Lee et al., 2009)	Baka pygmees Cameroun	PyCm	5
(Berniell-Lee et al., 2009)	Bakola Pygmées Cameroun	pyGc	22
(Coelho et al., 2009)	Angola Kuvale	Anh	24
(Coelho et al., 2009)	Angola Guanguela	Ang	11
(Coelho et al., 2009)	Angola nyaneka-nkhumbi	Nya	61
(Coelho et al., 2009)	Angola Ovimbudu	vim	78
(Coelho et al., 2009)	Angola	Mi	27

Alves C, Gusmao L, Barbosa J, and Amorim A (2003) Evaluating the informative power of Y-STRs: a comparative study using European and new African haplotype data. *Forensic Sci Int* 134:126-33.

Arroyo-Pardo E, Gusmao L, Lopez-Parra AM, Baeza C, Mesa MS, and Amorim A (2005) Genetic variability of 16 Y-chromosome STRs in a sample from Equatorial Guinea (Central Africa). *Forensic Sci Int* 149:109-13.

Berniell-Lee G, Calafell F, Bosch E, Heyer E, Sica L, Mouguiama-Daouda P, van der Veen L, Hombert JM, Quintana-Murci L, and Comas D (2009) Genetic and demographic implications of the Bantu expansion: insights from human paternal lineages. *Mol Biol Evol* 26:1581-9.

Coelho M, Sequeira F, Luiselli D, Beleza S, and Rocha J (2009) On the edge of Bantu expansions: mtDNA, Y chromosome and lactase persistence genetic variation in southwestern Angola. *BMC Evol Biol* 9:80.

Fujihara J, Yuasa I, Muro T, Iida R, Tsubota E, Nakamura H, Imamura S, Yasuda T, and Takeshita H (2009) Allele frequencies and haplotypes for 28 Y-STRs in Ovambo population. *Leg Med (Tokyo)* 11:205-8.

Hallenberg C, Simonsen B, Sanchez J, and Morling N (2005) Y-chromosome STR haplotypes in Somalis. *Forensic Sci Int* 151:317-21.

ANNEXE IX

ANNEXE IXa : Statistique de comparaison des paires des fréquences des haplogroupes Y des populations malgaches avec les populations ISAE de comparaison 59-62

ANNEXE IXb :

- 1. Statistique Fst des comparaisons par paires des fréquences des haplogroupes Y des différentes populations malgaches avec les populations africaines de comparaison 63-65

- 2. Statistique Fst des comparaisons par paires des fréquences des haplogroupes Y des l'ensemble des populations malgaches versus les populations africaines 64-70

ANNEXE IXa : Statistique Fst des comparaisons par paires des fréquences des haplogroupes SNP Y de l'ensemble des populations malgaches vs populations ISAE de comparaison

Références	Pays	Code	Nb	Fst	p
Cette étude, Tofanelli, 2009;					
Hurles, 2005	HT, SE, SO,	Mada		0	
Karafet et al., 2010	Sulawesi	Slw	54	0,27966	+
Karafet et al., 2010	Ouest Indonésie	Win	960	0,28082	+
Karafet et al., 2010	Borneo	Bor	86	0,29203	+
Karafet et al., 2010	Est Indonésie	Ein	957	0,29983	+
Karafet et al., 2010	Flores	Flo	394	0,31291	+
Karafet et al., 2010	Malaysia	Mal	32	0,33106	+
Karafet et al., 2010	Bali	Bli	641	0,34107	+
Karafet et al., 2010	Java	Jav	61	0,34195	+
Karafet et al., 2010	Lembata	Lem	92	0,37731	+
Karafet et al., 2010	Philippines	Phi	48	0,39589	+
Karafet et al., 2010	Moluccas	Mol	30	0,39821	+
Mona et al., 2009	Flores	Flo1	71	0,40368	+
Mona et al., 2009	Solor	Sol	43	0,40683	+
li et al., 2009	Dayak	Day	15	0,41109	+
Mona et al., 2009	Eastern Timor	Eti	34	0,41438	+
Karafet et al., 2010	Sumba	Sum	350	0,41641	+
li et al., 2009	Minangkabau	Min	15	0,42188	+
li et al., 2009	Batak	Bat	13	0,42389	+
li et al., 2009	Sasak	Sas	15	0,42433	+
li et al., 2009	Torajan	Tor	15	0,42573	+
Mona et al., 2009	Lembata	Lem1	31	0,43614	+
li et al., 2009	Balinese	Bal	14	0,43695	+
li et al., 2009	Javanese	Jav1	15	0,43715	+
li et al., 2009	Bangka	Ban	13	0,43936	+
li et al., 2009	Makassar	Mas	13	0,44272	+
li et al., 2009	Banjar	Baj	15	0,44331	+
Mona et al., 2009	Pantar	Pan	10	0,44382	+
li et al., 2009	Malay	Mal1	13	0,44506	+
li et al., 2009	Amis	Ami	28	0,44639	+
li et al., 2009	Bugis	Bug	15	0,44836	+
Karafet et al., 2010	Sumatra	Smt	38	0,45748	+
li et al., 2009	Tengger	Ten	12	0,45794	+
li et al., 2009	Bunun	Sai	17	0,46368	+
Karafet et al., 2010	Alor	Alo	28	0,46429	+
li et al., 2009	Alor	Alo2	13	0,47	+
li et al., 2009	Minahasa	Mih	14	0,48242	+
Karafet et al., 2010	Timor	Tim	9	0,4869	+
Karafet et al., 2010	Taiwan aborigènes	Tab	48	0,48978	+
li et al., 2009	Saisiyat	Bun	11	0,49045	+
li et al., 2009	Irian	Iri	11	0,49735	+
li et al., 2009	Palembang	Pal	11	0,5296	+
li et al., 2009	Paiwan	Pai	22	0,54037	+
li et al., 2009	Makatao	Mao	37	0,55054	+
li et al., 2009	Pyuma	Puy	11	0,56281	+
Mona et al., 2009	Alor	Alo1	4	0,56773	+
Mona et al., 2009	Adonara	Ado	96	0,58553	+
li et al., 2009	Sumba	Sum1	14	0,59305	+
li et al., 2009	Rukai	Ruk	11	0,60737	+

Références	Pays	Code	Nb	Fst	p
li et al., 2009	Thao	Tho	22	0,61217	+
li et al., 2009	Sumbawa	Suw	18	0,62222	+
li et al., 2009	Nias	Nia	12	0,64237	+
li et al., 2009	Tsou	Tso	18	0,6457	+
li et al., 2009	Atayal	Ata	22	0,68948	+

Références de la base de données SNP Y ISAE

Références	Pays	Code	Nb
(Karafet et al., 2010)	Taiwan aborigènes	Tab	48
(Karafet et al., 2010)	Philippines	Phi	48
(Karafet et al., 2010)	Malaysia	Mal	32
(Karafet et al., 2010)	Ouest Indonésie	Win	960
(Karafet et al., 2010)	Bali	Bli	641
(Karafet et al., 2010)	Java	Jav	61
(Karafet et al., 2010)	Sumatra	Smt	38
(Karafet et al., 2010)	Bornéo	Bor	86
(Karafet et al., 2010)	Est Indonésie	Ein	957
(Karafet et al., 2010)	Flores	Flo	394
(Karafet et al., 2010)	Sulawesi	Slw	54
(Karafet et al., 2010)	Sumba	Sum	350
(Karafet et al., 2010)	Lembata	Lem	92
(Karafet et al., 2010)	Alor	Alo	28
(Karafet et al., 2010)	Timor	Tim	9
(Karafet et al., 2010)	Moluccas	Mol	30
(Li et al., 2008)	Amis	Ami	28
(Li et al., 2008)	Paiwan	Pai	22
(Li et al., 2008)	Atayal	Ata	22
(Li et al., 2008)	Rukai	Ruk	11
(Li et al., 2008)	Pyuma	Puy	11
(Li et al., 2008)	Tsou	Tso	18
(Li et al., 2008)	Bunun	Sai	17
(Li et al., 2008)	Saisiyat	Bun	11
(Li et al., 2008)	Batak	Bat	13
(Li et al., 2008)	Bangka	Ban	13
(Li et al., 2008)	Malay	Mal1	13
(Li et al., 2008)	Palembang	Pal	11
(Li et al., 2008)	Dayak	Day	15
(Li et al., 2008)	Banjar	Baj	15
(Li et al., 2008)	Javanese	Jav1	15
(Li et al., 2008)	Tengger	Ten	12
(Li et al., 2008)	Balinese	Bal	14
(Li et al., 2008)	Bugis	Bug	15
(Li et al., 2008)	Torajan	Tor	15
(Li et al., 2008)	Minahasa	Mih	14
(Li et al., 2008)	Makassar	Mas	13
(Li et al., 2008)	Sasak	Sas	15

Références	Pays	Code	Nb
(Li et al., 2008)	Sumbawa	Suw	18
(Li et al., 2008)	Sumba	Sum1	14
(Li et al., 2008)	Alor	Alo2	13
(Li et al., 2008)	Irian	Iri	11
(Mona et al., 2009)	Adonara	Ado	96
(Mona et al., 2009)	Alor	Alo1	4
(Mona et al., 2009)	Eastern Timor	Eti	34
(Mona et al., 2009)	Flores	Flo1	71
(Mona et al., 2009)	Lembata	Lem1	31
(Mona et al., 2009)	Pantar	Pan	10
(Mona et al., 2009)	Solor	Sol	43
(Li et al., 2008)	Makatao	Mao	37
(Li et al., 2008)	Thao	Tho	22
(Li et al., 2008)	Minangkabau	Min	15
(Li et al., 2008)	Nias	Nia	12

Karafet TM, Hallmark B, Cox MP, Sudoyo H, Downey S, Lansing JS, and Hammer MF (2010) Major east-west division underlies Y chromosome stratification across Indonesia. *Mol Biol Evol* 27:1833-44.

Li H, Wen B, Chen SJ, Su B, Pramoongjago P, Liu Y, Pan S, Qin Z, Liu W, Cheng X, Yang N, Li X, Tran D, Lu D, Hsu MT, Deka R, Marzuki S, Tan CC, and Jin L (2008) Paternal genetic affinity between Western Austronesians and Daic populations. *BMC Evol Biol* 8:146.

Mona S, Grunz KE, Brauer S, Pakendorf B, Castri L, Sudoyo H, Marzuki S, Barnes RH, Schmidtke J, Stoneking M, and Kayser M (2009) Genetic admixture history of Eastern Indonesia as revealed by Y-chromosome and mitochondrial DNA analysis. *Mol Biol Evol* 26:1865-77.

ANNEXE IXb 1. : Statistique Fst des comparaisons par paires des fréquences des haplogroupes Y des différentes populations malgaches vs populations africaines de comparaison

Tand	0	p	Tano	0	p	Mikea	0	p	Vn	0	p	HT	0	p	Vs	0	p
Nalu	0.00496	-	Wol	0.00311	-	Nalu	0.00763	-	Mi	0.00055	-	Wol	0.01064	-	GbFul	0.00205	-
Mi	0.01630	-	Nalu	0.00361	-	Guan	0.00821	-	Kuv	0.00188	-	Nalu	0.01362	-	Sen	0.00264	-
Kuv	0.01870	-	Suk	0.00614	-	Gb	0.00974	-	Gam	0.00323	-	Suk	0.01540	-	Mand	0.00431	-
Gam	0.01905	-	Gb	0.00854	-	Kuv	0.01075	-	Gb	0.00379	-	Gb	0.02916	-	Kuv	0.00534	-
Guan	0.02074	-	Bij	0.01112	-	Bij	0.01247	-	Nalu	0.00384	-	Guan	0.03642	-	Mi	0.00701	-
Gb	0.02195	-	Guan	0.01466	-	Mi	0.01312	-	Guan	0.00476	-	Bij	0.04001	-	Ov	0.00772	-
Mand	0.02247	-	GbFul	0.01573	-	Wol	0.01563	-	Sen	0.00591	-	GbFul	0.04201	+	Nya	0.00810	-
Sen	0.02291	-	Kuv	0.02241	-	Gam	0.01586	-	Mand	0.00604	-	Turu	0.04438	-	Gb	0.00875	-
Bij	0.02382	-	Pap	0.04278	+	GbFul	0.01727	-	Bij	0.00628	-	Kuv	0.05664	+	Nalu	0.00995	-
GbFul	0.02765	-	Ewe	0.04333	+	Mand	0.01733	-	Wol	0.00838	-	Pap	0.05729	+	Guan	0.01431	-
Nya	0.03471	+	Mand	0.04653	+	Sen	0.01877	-	GbFul	0.01045	-	Ewe	0.05846	+	Bij	0.01568	-
Ov	0.03538	+	Mi	0.04683	+	Ov	0.03459	+	Ov	0.01977	-	Soa	0.05957	+	Gam	0.02061	-
Wol	0.03921	+	Gam	0.04884	+	Suk	0.03521	-	Nya	0.02400	-	Soa2	0.06915	+	Fulb	0.02860	-
Suk	0.05643	+	Sen	0.05339	+	Nya	0.03821	+	Suk	0.03108	-	Rim	0.07736	+	Wol	0.04057	+
Fulb	0.06277	+	Turu	0.05603	+	Pap	0.05285	+	Pap	0.04883	-	Mand	0.08222	+	Suk	0.06209	+
Pap	0.06617	+	Rim	0.06778	+	Ewe	0.05443	+	Ewe	0.05181	-	Sand	0.08323	+	Pap	0.06383	+
Ewe	0.06974	+	Soa	0.07075	+	Fulb	0.06450	+	Fulb	0.05250	-	Cab	0.08517	+	Ewe	0.06869	+
Rim	0.10067	+	Ov	0.08175	+	Rim	0.08652	+	Rim	0.08421	+	Mi	0.08668	+	Rim	0.10083	+
Soa	0.13173	+	Nya	0.08295	+	Soa	0.10234	+	Soa	0.09794	+	Ga	0.08905	+	Soa	0.13972	+
Turu	0.14855	+	Ga	0.08657	+	Turu	0.11049	+	Turu	0.10600	+	Ambo	0.08934	+	Fel	0.15406	+
Ga	0.14885	+	Fel	0.08988	+	Ga	0.12650	+	Ga	0.12764	+	Fel	0.08973	+	Ga	0.15623	+
Fel	0.14929	+	Soa2	0.09147	+	Fel	0.12941	+	Fel	0.12810	+	Gam	0.09129	+	Turu	0.16118	+
Cab	0.17108	+	Cab	0.09161	+	Sand	0.14068	+	Sand	0.13452	+	Sen	0.09442	+	Cab	0.17667	+
Soa2	0.17675	+	Sand	0.09789	+	Cab	0.15112	+	Soa2	0.14097	+	Shon	0.10568	+	Soa2	0.18712	+
Sand	0.17838	+	Ambo	0.10501	+	Soa2	0.15152	+	Cab	0.14862	+	Fan	0.11411	+	Sand	0.18823	+
Shon	0.18709	+	Shon	0.10936	+	Shon	0.16500	+	Shon	0.16303	+	Mbug	0.11850	+	Shon	0.19347	+
Ambo	0.20816	+	Fulb	0.13062	+	Ambo	0.17650	+	Ambo	0.17185	+	Cve	0.13072	+	Ambo	0.22144	+

Tand	0	p	Tano	0	p	Mikea	0	p	Vn	0	p	HT	0	p	Vs	0	p
Fan	0.22909	+	Fan	0.13155	+	Fan	0.20045	+	Fan	0.19500	+	Ov	0.13913	+	Fan	0.23732	+
Cve	0.25141	+	Mbug	0.14286	+	Cve	0.22196	+	Mbug	0.22498	+	Nya	0.14053	+	Cve	0.25515	+
Dog	0.26042	+	Dog	0.16724	+	Mbug	0.23027	+	Cve	0.22622	+	Dog	0.15176	+	Dog	0.26809	+
Mbug	0.28038	+	Cve	0.16801	+	Dog	0.23600	+	Dog	0.23209	+	Ugan	0.15647	+	Mbug	0.29851	+
Tuts	0.29311	+	Ugan	0.18606	+	Ugan	0.26827	+	Ugan	0.25658	+	Tuts	0.18126	+	Tuts	0.30444	+
Ugan	0.30571	+	Tuts	0.20406	+	Tuts	0.27421	+	Tuts	0.27261	+	Fulb	0.19534	+	Ugan	0.31453	+
Fon	0.34424	+	Haus	0.23951	+	Hutu	0.32300	+	Hutu	0.32117	+	Haus	0.21070	+	Fon	0.35402	+
Hutu	0.34593	+	Kung	0.24617	+	Fon	0.32374	+	Kung	0.32632	+	Kung	0.21293	+	Hutu	0.35470	+
Hadza	0.36582	+	Hadza	0.25396	+	Kung	0.33644	+	Fon	0.32842	+	Hadza	0.21692	+	Kung	0.37943	+
Kung	0.36991	+	Masai	0.25403	+	Masai	0.34748	+	Masai	0.33273	+	Masai	0.22206	+	Haus	0.39048	+
Haus	0.37057	+	Hutu	0.25475	+	Hadza	0.35346	+	Haus	0.34270	+	Hutu	0.23111	+	Masai	0.39362	+
Wair	0.39268	+	Fon	0.26394	+	Haus	0.35449	+	Kiku	0.34798	+	Nubi	0.24381	+	Hadza	0.39366	+
Masai	0.39296	+	Kiku	0.28203	+	Kiku	0.35785	+	Hadza	0.35009	+	Copt	0.24524	+	Wair	0.40077	+
Kiku	0.39871	+	Her	0.28442	+	Wair	0.36178	+	Wair	0.35155	+	Her	0.24648	+	Eth	0.40122	+
Eth	0.40907	+	Wair	0.28710	+	Eth	0.38702	+	Eth	0.38202	+	Fon	0.25032	+	Kiku	0.40564	+
Her	0.42226	+	Copt	0.30007	+	Her	0.38838	+	Her	0.38318	+	Kiku	0.25157	+	Nubi	0.42096	+
Nubi	0.42468	+	Nubi	0.30009	+	Nubi	0.39580	+	Nubi	0.38981	+	Wair	0.25170	+	Copt	0.43126	+
Copt	0.42834	+	Eth	0.30158	+	Dtg	0.40036	+	Dtg	0.39326	+	Bur	0.26498	+	Her	0.43427	+
Dtg	0.44934	+	Bur	0.30929	+	Copt	0.40365	+	Copt	0.39659	+	Sem	0.27010	+	Gaal	0.44364	+
Bur	0.45630	+	Sem	0.31672	+	Bur	0.41562	+	Bur	0.40378	+	Nam	0.27447	+	Dtg	0.46182	+
Gaal	0.45801	+	Nam	0.31753	+	Gaal	0.42549	+	Gaal	0.42207	+	Mes	0.27463	+	Mes	0.46612	+
Mes	0.47129	+	Dtg	0.32137	+	Mes	0.43379	+	Mes	0.42967	+	Eth	0.27514	+	Bur	0.47152	+
Nub	0.47905	+	Gaal	0.32953	+	Nam	0.44051	+	Sem	0.43333	+	Gaal	0.28224	+	Sem	0.47269	+
HadB	0.47944	+	Mes	0.33498	+	Sem	0.44094	+	Nam	0.44129	+	Dtg	0.28809	+	Borg	0.48934	+
Sem	0.48073	+	Borg	0.34128	+	Borg	0.45277	+	Borg	0.44385	+	Borg	0.30615	+	Nub	0.48968	+
Nam	0.48450	+	Nub	0.35084	+	Nub	0.45764	+	Nub	0.44981	+	Nub	0.31726	+	HadB	0.49563	+
Borg	0.48455	+	Tsum	0.36494	+	HadB	0.46186	+	HadB	0.46365	+	Tsum	0.32274	+	Nam	0.50956	+
Tsum	0.50425	+	HadB	0.37457	+	Tsum	0.47809	+	Tsum	0.47390	+	Shil	0.33791	+	Tsum	0.52100	+
Nuer	0.51102	+	Shil	0.37716	+	Sukl	0.49402	+	Sukl	0.49878	+	Nuer	0.33810	+	Sukl	0.52679	+
Sukl	0.51514	+	Nuer	0.37839	+	Dtg2	0.49735	+	Shil	0.49898	+	HadB	0.33847	+	Ful	0.54480	+
Shil	0.51747	+	Ful	0.38150	+	Shil	0.49791	+	Dtg2	0.50146	+	Ful	0.35746	+	Dtg2	0.54483	+
Dtg2	0.53308	+	fur	0.41429	+	Nuer	0.50539	+	Nuer	0.51031	+	Amh	0.36711	+	fur	0.54528	+
Ful	0.54057	+	Dink	0.41913	+	Ful	0.50920	+	Ful	0.51111	+	Dink	0.38769	+	Shil	0.55103	+

Tand	0	p	Tano	0	p	Mikea	0	p	Vn	0	p	HT	0	p	Vs	0	p
Dink	0.54221	+	Sukl	0.42045	+	Moz	0.52017	+	fur	0.52604	+	fur	0.38879	+	Nuer	0.56352	+
Moz	0.54750	+	Amh	0.42961	+	fur	0.52064	+	Dink	0.52992	+	Sukl	0.39552	+	Moz	0.56746	+
fur	0.54896	+	Moz	0.43186	+	Dink	0.52447	+	Moz	0.53561	+	Moz	0.40894	+	Dink	0.56874	+
Amh	0.57129	+	Dtg2	0.44197	+	Amh	0.53129	+	Amh	0.54887	+	Dtg2	0.41761	+	Amh	0.57566	+
as	0.59842	+	Mas	0.46406	+	Mas	0.57036	+	Mas	0.58772	+	Mas	0.44446	+	Mas	0.59921	+

ANNEXE IXb 2. : Statistique Fst des comparaisons par paires des fréquences des haplogroupes Y de l'ensemble des populations malgaches vs les populations africaines

Références	Régions	Pays/ Population	code	Nb	Mada	0	
Rosa 2007	Afrique de l'Ouest	Guinea-Bissau Nalu	Nalu	17	Nalu	0.00041	-
Coelho 2009	Afrique centre ouest	Angola Guanguela	Guan	10	Guan	0.00720	-
Rosa 2007	Afrique de l'Ouest	Guinea-Bissau Bijagos	Bij	21	Bij	0.00740	-
Rosa 2007	Afrique de l'Ouest	Guinea-Bissau Balanta	Gb	26	Gb	0.00842	-
Coelho 2009	Afrique centre ouest	Angola Kuvale	Kuv	25	Kuv	0.01094	-
Rosa 2007	Afrique de l'Ouest	Guinea-Bissau Fulbe	GbFul	59	GbFul	0.01452	-
Coelho 2009	Afrique centre ouest	Misc	Mi	28	Mi	0.01556	-
Wood 2005	Afrique de l'Ouest	Senegambia Mandenka	Gam	34	Gam	0.01617	-
Wood 2005	Afrique de l'Ouest	Senegambia Wolof	Wol	34	Wol	0.01822	-
Rosa 2007	Afrique de l'Ouest	Guinea-Bissau Mandenka	Mand	45	Mand	0.01934	-
Semino 2002	Afrique de l'Ouest	Senegal Misc.	Sen	139	Sen	0.02154	+
Coelho 2009	Afrique centre ouest	Angola NYANEKA-NKHUMBI	Nya	75	Nya	0.03254	+
Coelho 2009	Afrique centre ouest	Angola Ovimbudu	Ov	96	Ov	0.03306	+
Tishkoff 2007	Afrique de l'Est	Tanzania Sukuma	Suk	30	Suk	0.03308	+
Wood 2005	Afrique de l'Ouest	Ewe	Ewe	31	Ewe	0.05106	+
Rosa 2007	Afrique de l'Ouest	Guinea-Bissau Papel	Pap	64	Pap	0.05182	+
Cruciani 2002	Afrique de l'Ouest	Fulbe	Fulb	100	Fulb	0.05374	+
Cruciani 2002	Afrique de l'Ouest	Burkina Faso Rimaibe	Rim	99	Rim	0.08586	+
Tishkoff 2007	Afrique de l'Est	Tanzania Turu	Turu	20	Turu	0.11452	+
Cruciani 2002	Afrique du sud	South africa	Soa	201	Soa	0.11527	+
Wood 2005	Afrique de l'Ouest	Ghana Ga	Ga	29	Ga	0.12021	+
Rosa 2007	Afrique de l'Ouest	Guinea-Bissau Felupe-Ejamat	Fel	50	Fel	0.12877	+

Références	Régions	Pays/ Population	code	Nb	Mada	0	
Beleza 2005	Afrique centre ouest	Cabinda	Cab	74	Cab	0.15807	+
Tishkoff 2007	Afrique de l'Est	Tanzania Sandawe	Sand	67	Sand	0.15919	+
Wood 2005	Afrique du sud	South africa	Soa2	136	Soa2	0.16376	+
Wood 2005	Afrique sud est	Zimbabwe Shona	Shon	49	Shon	0.16718	+
Wood 2005	Afrique du sud	Namibia Ambo	Ambo	21	Ambo	0.17400	+
Wood 2005	Afrique de l'Ouest	Ghana Fante	Fan	34	Fan	0.20904	+
Tishkoff 2007	Afrique de l'Est	Tanzania Mbugwe	Mbug	14	Mbug	0.23564	+
Wood 2005	Afrique de l'Ouest	Mali Dogon	Dog	54	Dog	0.24561	+
Goncalves 2003	Afrique de l'Ouest	CVE	Cve	190	Cve	0.24750	+
Luis 2004	Afrique de l'Est	Rwanda Tutsi	Tuts	100	Tuts	0.28427	+
Wood 2005	Afrique de l'Est	Uganda Ganda	Ugan	30	Ugan	0.28713	+
Luis 2004	Afrique de l'Ouest	Fon	Fon	100	Fon	0.32331	+
Luis 2004	Afrique de l'Est	hutu	hutu	98	Hutu	0.34058	+
Wood 2005	Afrique du sud	Namibia !Kung Sekele	Kung	33	Kung	0.35515	+
Tishkoff 2007	Afrique de l'Est	Tanzania Hadza	Hadza	54	Hadza	0.35526	+
Hassan 2008	Afrique de l'Est	Sudan Hausa	Haus	32	Haus	0.36626	+
Wood 2005	Afrique de l'Est	Kenya Masai	Masai	26	Masai	0.37209	+
Wood 2005	Afrique de l'Est	Kenya Kikuyu Kamba	Kiku	44	Kiku	0.38517	+
Wood 2005	Afrique du sud	Namibia Herero	Her	24	Her	0.39341	+
Luis 2004	Afrique de l'Est	Tanzania Wairak	Wair	100	Wair	0.39509	+
Semino 2002	Afrique de l'Est	Ethiopia Oromo	Eth	78	Eth	0.41394	+
Tishkoff 2007	Afrique de l'Est	Tanzania Datog	Dtg	31	Dtg	0.41940	+
Hassan 2008	Afrique de l'Est	Sudan Nubian	Nubi	39	Nubi	0.41966	+
Hassan 2008	Afrique de l'Est	Sudan Copte	Copt	33	Copt	0.42237	+
Tishkoff 2007	Afrique de l'Est	Tanzania Burunge	Bur	23	Bur	0.43002	+
Wood 2005	Afrique du sud	Namibia Nama	Nam	11	Nam	0.43407	+
Wood 2005	Afrique de l'Est	Ethiopia South Semitic	Sem	16	Sem	0.44339	+
Hassan 2008	Afrique de l'Est	Sudan Gaalien	Gaal	50	Gaal	0.44350	+
Hassan 2008	Afrique de l'Est	Sudan Meseria	Mes	28	Mes	0.44896	+
Hassan 2008	Afrique de l'Est	Sudan Borgu	Borg	26	Borg	0.46220	+
Hassan 2008	Afrique de l'Est	Sudan Nuba	Nub	28	Nub	0.46460	+
Knight 2003	Afrique de l'Est	Tanzania Hadzabe	HadB	99	HadB	0.46924	+
Wood 2005	Afrique du sud	Namibia Tsumkwe San	Tsum	29	Tsum	0.47938	+
Hassan 2008	Afrique de l'Est	Sudan Nuer	Nuer	12	Nuer	0.48502	+

Références	Régions	Pays/ Population	code	Nb	Mada	0	
Hassan 2008	Afrique de l'Est	Sudan Shilluk	Shil	15	Shil	0.48624	+
Hassan 2008	Afrique de l'Est	Sudan Fulani	Ful	26	Ful	0.49814	+
Pereira et al., 2002	Afrique sud est	Mozambique	Moz	43	Moz	0.49855	+
Knight 2003	Afrique de l'Est	Tanzania Sukuma	Sukl	100	Sukl	0.49901	+
Knight 2003	Afrique de l'Est	Tanzania Datoga	Dtg2	101	Dtg2	0.50808	+
Hassan 2008	Afrique de l'Est	Sudan Fur	fur	32	fur	0.50975	+
Hassan 2008	Afrique de l'Est	Sudan Dinka	Dink	26	Dink	0.51194	+
Semino 2002	Afrique de l'Est	Ethiopia Amhara	Amh	48	Amh	0.51675	+
Hassan 2008	Afrique de l'Est	Sudan Masalit	Mas	32	Mas	0.54211	+

Références	Régions	Pays/ Population	code	Nb
(Tishkoff et al., 2007)	Afrique de l'Est	Tanzania Datog	Dtg	31
Tishkoff 2007	Afrique de l'Est	Tanzania Burunge	Bur	23
(Tishkoff et al., 2007)	Afrique de l'Est	Tanzania Mbugwe	Mbug	14
(Tishkoff et al., 2007)	Afrique de l'Est	Tanzania Turu	Turu	20
(Tishkoff et al., 2007)	Afrique de l'Est	Tanzania Hadza	Hadza	54
(Tishkoff et al., 2007)	Afrique de l'Est	Tanzania Sandawe	Sand	67
(Tishkoff et al., 2007)	Afrique de l'Est	Tanzania Sukuma	Suk	30
(Semino et al., 2002)	Afrique de l'Est	Ethiopia Oromo	Eth	78
(Hassan et al., 2008)	Afrique de l'Est	Sudan Dinka	Dink	26
(Hassan et al., 2008)	Afrique de l'Est	Sudan Shilluk	Shil	15
(Hassan et al., 2008)	Afrique de l'Est	Sudan Nuer	Nuer	12
(Hassan et al., 2008)	Afrique de l'Est	Sudan Borgu	Borg	26
(Hassan et al., 2008)	Afrique de l'Est	Sudan Nuba	Nub	28
(Hassan et al., 2008)	Afrique de l'Est	Sudan Masalit	Mas	32
(Hassan et al., 2008)	Afrique de l'Est	Sudan Fur	fur	32
(Hassan et al., 2008)	Afrique de l'Est	Sudan Nubian	Nubi	39
(Hassan et al., 2008)	Afrique de l'Est	Sudan Fulani	Ful	26
(Hassan et al., 2008)	Afrique de l'Est	Sudan Hausa	Haus	32
(Hassan et al., 2008)	Afrique de l'Est	Sudan Copte	Copt	33
(Hassan et al., 2008)	Afrique de l'Est	Sudan Beja	Bej	42
(Hassan et al., 2008)	Afrique de l'Est	Sudan Gaalien	Gaal	50
(Hassan et al., 2008)	Afrique de l'Est	Sudan Meseria	Mes	28
(Hassan et al., 2008)	Afrique de l'Est	Sudan Arakien	Arak	24
(Semino et al., 2002)	Afrique de l'Est	Ethiopia Amhara	Amh	48
(Luis et al., 2004)	Afrique de l'Est	Kenya Bantu	Ken	81
(Luis et al., 2004)	Afrique de l'Est	Tanzania Wairak	Wair	100
(Luis et al., 2004)	Afrique de l'Est	hutu	hutu	98
(Luis et al., 2004)	Afrique de l'Est	Rwanda Tutsi	Tuts	100
(Wood et al., 2005)	Afrique de l'Est	Tanzania Iraqwi	Iraw	9
(Wood et al., 2005)	Afrique de l'Est	Kenya Masai	Masai	26
(Wood et al., 2005)	Afrique de l'Est	Kenya Luo	Luo	9
(Wood et al., 2005)	Afrique de l'Est	Kenya Kikuyu Kamba	Kiku	44
(Wood et al., 2005)	Afrique de l'Est	Uganda Ganda	Ugan	30
(Wood et al., 2005)	Afrique de l'Est	Ethiopia South Semitic	Sem	16
(Knight et al., 2003)	Afrique de l'Est	Tanzania Hadzabe	HadB	99
(Knight et al., 2003)	Afrique de l'Est	Tanzania Sukuma	SukI	100
(Knight et al., 2003)	Afrique de l'Est	Tanzania Datoga	Dtg2	101
(Pereira et al., 2002)	Afrique sud est	Mozambique	Moz	43
(Wood et al., 2005)	Afrique sud est	Zimbabwe Shona	Shon	49
(Cruciani et al., 2002)	Afrique du sud	South africa	Soa	201
(Wood et al., 2005)	Afrique du sud	Namibia !Kung Sekele	Kung	33
(Wood et al., 2005)	Afrique du sud	Namibia Tsumkwe San	Tsum	29
(Wood et al., 2005)	Afrique du sud	Namibia Dama	Dama	18
(Wood et al., 2005)	Afrique du sud	Namibia Nama	Nam	11
(Wood et al., 2005)	Afrique du sud	Namibia Herero	Her	24
(Wood et al., 2005)	Afrique du sud	Namibia Ambo	Ambo	21
(Wood et al., 2005)	Afrique du sud	South africa	Soa2	136

Références	Régions	Pays/ Population	code	Nb
(Cruciani et al., 2002)	Afrique de l'Ouest	Burkina Faso Rimaibe	Rim	99
(Cruciani et al., 2002)	Afrique de l'Ouest	Fulbe	Fulb	100
(Luis et al., 2004)	Afrique de l'Ouest	Fon	Fon	100
(Wood et al., 2005)	Afrique de l'Ouest	Ewe	Ewe	31
(Wood et al., 2005)	Afrique de l'Ouest	Ghana Ga	Ga	29
(Wood et al., 2005)	Afrique de l'Ouest	Ghana Fante	Fan	34
(Coelho et al., 2009)	Afrique centre ouest	Angola Kuvale	Kuv	25
(Coelho et al., 2009)	Afrique centre ouest	Angola Guanguela	Guan	10
(Coelho et al., 2009)	Afrique centre ouest	Angola NYANEKA-NKHUMBI	Nya	75
(Coelho et al., 2009)	Afrique centre ouest	Angola Ovimbudu	Ov	96
(Coelho et al., 2009)	Afrique centre ouest	Misc	Mi	28
(Beleza et al., 2005)	Afrique centre ouest	Cabinda	Cab	74
(Semino et al., 2002)	Afrique de l'Ouest	Senegal Misc.	Sen	139
(Rosa et al., 2007)	Afrique de l'Ouest	Guinea-Bissau Balanta	Gb	26
(Rosa et al., 2007)	Afrique de l'Ouest	Guinea-Bissau Bijagos	Bij	21
(Rosa et al., 2007)	Afrique de l'Ouest	Guinea-Bissau Felupe-Ejamat	Fel	50
(Rosa et al., 2007)	Afrique de l'Ouest	Guinea-Bissau Fulbe	GbFul	59
(Rosa et al., 2007)	Afrique de l'Ouest	Guinea-Bissau Mandenka	Mand	45
(Rosa et al., 2007)	Afrique de l'Ouest	Guinea-Bissau Nalu	Nalu	17
(Rosa et al., 2007)	Afrique de l'Ouest	Guinea-Bissau Papel	Pap	64
(Wood et al., 2005)	Afrique de l'Ouest	Senegambia Wolof	Wol	34
(Wood et al., 2005)	Afrique de l'Ouest	Senegambia Mandenka	Gam	34
(Wood et al., 2005)	Afrique de l'Ouest	Mali Dogon	Dog	54
(Goncalves et al., 2003)	Afrique de l'Ouest	Cve	Cve	190

Beleza S, Gusmao L, Amorim A, Carracedo A, and Salas A (2005) The genetic legacy of western Bantu migrations. *Hum Genet* 117:366-75.

Coelho M, Sequeira F, Luiselli D, Beleza S, and Rocha J (2009) On the edge of Bantu expansions: mtDNA, Y chromosome and lactase persistence genetic variation in southwestern Angola. *BMC Evol Biol* 9:80.

Cruciani F, Santolamazza P, Shen P, Macaulay V, Moral P, Olckers A, Modiano D, Holmes S, Destro-Bisol G, Coia V, Wallace DC, Oefner PJ, Torroni A, Cavalli-Sforza LL, Scozzari R, and Underhill PA (2002) A back migration from Asia to sub-Saharan Africa is supported by high-resolution analysis of human Y-chromosome haplotypes. *Am J Hum Genet* 70:1197-214.

Goncalves R, Rosa A, Freitas A, Fernandes A, Kivisild T, Villems R, and Brehm A (2003) Y-chromosome lineages in Cabo Verde Islands witness the diverse geographic origin of its first male settlers. *Hum Genet* 113:467-72.

Hassan HY, Underhill PA, Cavalli-Sforza LL, and Ibrahim ME (2008) Y-chromosome variation among Sudanese: restricted gene flow, concordance with language, geography, and history. *Am J Phys Anthropol* 137:316-23.

- Knight A, Underhill PA, Mortensen HM, Zhivotovsky LA, Lin AA, Henn BM, Louis D, Ruhlen M, and Mountain JL (2003) African Y chromosome and mtDNA divergence provides insight into the history of click languages. *Curr Biol* 13:464-73.
- Luis JR, Rowold DJ, Regueiro M, Caeiro B, Cinnioglu C, Roseman C, Underhill PA, Cavalli-Sforza LL, and Herrera RJ (2004) The Levant versus the Horn of Africa: evidence for bidirectional corridors of human migrations. *Am J Hum Genet* 74:532-44.
- Pereira L, Gusmao L, Alves C, Amorim A, and Prata MJ (2002) Bantu and European Y-lineages in Sub-Saharan Africa. *Ann Hum Genet* 66:369-78.
- Rosa A, Ornelas C, Jobling MA, Brehm A, and Villems R (2007) Y-chromosomal diversity in the population of Guinea-Bissau: a multiethnic perspective. *BMC Evol Biol* 7:124.
- Semino O, Santachiara-Benerecetti AS, Falaschi F, Cavalli-Sforza LL, and Underhill PA (2002) Ethiopians and Khoisan share the deepest clades of the human Y-chromosome phylogeny. *Am J Hum Genet* 70:265-8.
- Tishkoff SA, Gonder MK, Henn BM, Mortensen H, Knight A, Gignoux C, Fernandopulle N, Lema G, Nyambo TB, Ramakrishnan U, Reed FA, and Mountain JL (2007) History of click-speaking populations of Africa inferred from mtDNA and Y chromosome genetic variation. *Mol Biol Evol* 24:2180-95.
- Wood ET, Stover DA, Ehret C, Destro-Bisol G, Spedini G, McLeod H, Louie L, Bamshad M, Strassmann BI, Soodyall H, and Hammer MF (2005) Contrasting patterns of Y chromosome and mtDNA variation in Africa: evidence for sex-biased demographic processes. *Eur J Hum Genet* 13:867-76.

ANNEXE X

ANNEXE Xa : Concordances d'haplotypes HV1 des lignées africaines des populations malgaches avec les lignées des populations du continent Africain..... 71-76

- Regroupement géographique des populations Sous composante des populations parentales 77

ANNEXE Xb : Concordances d'haplotypes HV1 des lignées africaines des populations malgaches avec les lignées des populations des îles du sud-est Asiatique..... 78-79

ANNEXE Xa : Concordances d'haplotypes HV1 des lignées africaines des populations malgaches avec les lignées des populations du continent Africain

Haplogroupes	L3e1a	L3e1	L3f	L3d1	L3b1	L3b1	L1c3a	L1c3b	L2a1a	L2a1a	L2a1b	L3	L3d1	L1b	L2a1a	L2a1b	L3f1a	L4b2	L3e	L3e3	L4b1	L0a2	L0a2	L3b1
Haplotypes	16185,16223,16327,	16223,16265T,	16209,16223,16311,	16185,16223,16311,16327	16093,16223,16278,16362,	16223,16278,16362,	16117,16129,16172,167173,16188A,16189,16223,16256,16278,16291,16293,16294,16311,16360,16368	1612916189,16215,16223,16278,16294,16311,16360	16223,16234,16249,16278,16294,16295,16390	16189,16192,16223,16278,16290,16294,16309,16390	16189,16223,16278,16290,16294,16309,16390	16093,16223,16355	16124,16223,16319	16111,16126,16187,16189,16223,16239,16270,16278,16293,16311	16223,16278,16286,16294,16309,16390	16189,16223,16278,16294,16309,16390	16129,16209,16223,16292,16295,16311	16075,16223,16274,16293T,16311,16355,16362,16399	16176,16223,16327	16176,16223,16234,16287,16291,16327	1617916189,16223,16239,16311,16320,16362	16148,16172,16187,16188G,16189,16223,16230,16311,16320	16093,16148,16172,16187,16188G,16189,16223,16230,16311,16320	1617216189,16223,16320
Mada Total	181	7	2	10	1	32	4	1	1	1	5	21	3	2	1	2	3	3	1	1	2	2	1	1
HT*	21	2	1	1	4	2																		
Mikea	71	1		6	18		1	1	5	8	2	1												
VEZON	31	4		3	6					6				1	2	1	2	3						
VEZOS	16		1			1				7		1					1		1	1	2			
TANS	18				3	1																2	1	1
Madagascar	24				2							1												
WA Fon	87														2	2								1
WA Bamb	19														1									
CA Hide	23														1									
WA Lim	69					2										1								
WA Cve	292															2								2
WA Dab	45					1																		4
WA Tal	20																							2
WCA Gab	375				6	2						2			2	4								4
WCA Mar	37															1								1
CA Bud	30																							1
WCA Uld	28															1								
WA Tem	120													1		2								4

Haplogroupes		L3e1a	L3e1	L3f	L3d1	L3b1	L3b1	L1c3a	L1c3b	L2a1a	L2a1a	L2a1b	L3	L3d1	L1b	L2a1a	L2a1b	L3f1a	L4b2	L3e	L3e3	L4b1	L0a2	L0a2	L3b1
CA	Kar	31	1																						
CA	Shu	38					2							1			1								3
WCA	Bak	48	1	2	1					1		1						1					2		1
CA	ArTh	27															1								
WCA	Fal	41																							1
WA	Wol	48															1								1
SEA	Moz	416	7	10	3	2		1	4	2	14	41		12		34	3	1		3			52	4	3
CA	Ov	98	1	3	2	1			1			1				2		1					3	1	6
CA	Mas	32							1																1
CA	Ft	40					4																		
WCA	Pod	39																							2
CA	Mi3	88			2				1	1				2	1	1							1		2
WA	Men	55							1						2	1	1	1							1
CA	Maf	32																							
EA	Ken	42		1										2					1				2		1
WA	Mak	61							1																
CA	Kok	56			4																				
CA	Fali	40															1	1							
CA	Mis	20																							
WCA	Bas	46		1	2																1				
EA	Eth	270																							
WA	Lok	32															1								
CA	FB	49					11																		
CA	Pun	52				3																			1
CA	Oba	47	2		2								1	1							1				2
CA	Nya	144		4	8	1								4		2		1					2	3	12
EA	Swa	100		2		1				1							1	2					1	1	2
WA	Mau	30															1								
EA	Sho	58				2					1	1		4		2	1						4	4	1
CA	Cab	114	1	2	6	1										1		2		2			3		5
EA	Hut	43												1			1								2
CA	Fng	66	1		1										3				2		3				4
EA	HutII	63												1					1						2
CA	Mits	64																							

Haplogroupes		L3e1a	L3e1	L3f	L3d1	L3b1	L3b1	L1c3a	L1c3b	L2a1a	L2a1a	L2a1b	L3	L3d1	L1b	L2a1a	L2a1b	L3f1a	L4b2	L3e	L3e3	L4b1	L0a2	L0a2	L3b1
WA	Ew	53		1					1	1							1								1
CA	Ate	54		1																					5
CA	Gal	51			1									2											
EA	Suk	32					1							1						1					
CA	Ndu	39																					4	2	1
CA	Gang	21	1						1																1
CA	Dum	47			5																				
CA	Nze	63	1	3										2	1										2
CA	Ake	48	1	1											2										2
WA	Ngumba	88		1														7							2
CA	Evy	38													1					1					
CA	Oru	20																							1
EA	Tur	29												1											
CA	Shake	51																1							5
CA	Kota	56		6																					1
EA	Hazl	79															3								
CA	Esh	40	1	1																					
WA	Fang	39		3																					
CA	Beg	50																							1
EA	San	82																			3				
CA	Makl	45				1																			1
SOA	Bot	54			1																				
EA	Dat	39															1								
CA	Kuy	54		3																1				10	
SOA	Kug	59																							5
CA	Bab	45		5																					
CA	Bgb	39												1											
CA	Bay	31																							
Total		16	26	57	19	19	10	1	10	6	15	44	1	37	11	49	31	22	1	13	3	1	74	25	100

Haplogroupes		L2*	L3e1b	L2a1b	L2a1a	L1c1	Fst				
Haplotypes		6223,16234,16265C,16278,16286G,16294,16311,16360	16223,16325del,16327	16124,16223,16278,16311,16362	16092,16223,16278,16286,16294,16309,16390	16129,16172,16173,16188A,16189,16223,16256,16278,16293,16294,16311,16360,16368	Nb haplotypes		% Concordance		Fst
Mada Total		181	1	4	1	1	1	181			
	HT*	21						21	9	0,4	
	Mikea	71						71	21	0,56	
	VEZON	31						31	10	0,6	
	VEZOS	16						16	9	0,33	
	TANS	18						18	15	0,33	
Madagascar	TAND	24	1	4	1	1	1	24	16	0,41	
WA	Fon	87		1				6	4	0,07	0.03242
WA	Bamb	19						1	1	0,05	0.03924
CA	Hide	23		1				2	2	0,09	0.04093
WA	Lim	69						3	2	0,04	0.04200
WA	Cve	292						4	2	0,01	0.04562
WA	Dab	45						5	2	0,11	0.04645
WA	Tal	20						2	1	0,1	0.04645
WCA	Gab	375			1			21	8	0,06	0.04748
WCA	Mar	37			1			3	3	0,08	0.04894
CA	Bud	30			1			2	2	0,07	0.05263
WCA	Uld	28			1			2	2	0,07	0.05973
WA	Tem	120						7	3	0,06	0.06149
CA	Kar	31						1	1	0,03	0.06160
CA	Shu	38			1			8	5	0,21	0.06246
WCA	Bak	48						10	8	0,21	0.06597
CA	ArTh	27						1	1	0,04	0.06748
WCA	Fal	41			2			3	2	0,07	0.06858
WA	Wol	48						3	3	0,06	0.07268
SEA	Moz	416		14	3	1	1	215	21	0,52	0.07472
CA	Ov	98		4	2	2		30	14	0,31	0.07500
CA	Mas	32			2			4	3	0,13	0.07620
CA	Ft	40						4	1	0,1	0.07724
WCA	Pod	39						2	1	0,05	0.07949
CA	Mi3	88		4				15	9	0,17	0.07954
WA	Men	55						7	6	0,13	0.08254
CA	Maf	32		1				1	1	0,03	0.08445
EA	Ken	42		1				8	6	0,19	0.08464
WA	Mak	61						2	2	0,03	0.08535
CA	Kok	56		1	2			7	3	0,13	0.08644
CA	Fali	40						2	2	0,05	0.08892
CA	Mis	20		1				1	1	0,05	0.09039
WCA	Bas	46						5	4	0,11	0.09214
EA	Eth	270						1	1	0	0.09498
WA	Lok	32						1	1	0,03	0.09926

Haplogroupes			L2*	L3e1b	L2a1b	L2a1a	L1c1	Fst	
CA	FB	49					11	1	0,22 0.10050
CA	Pun	52			3		7	3	0,13 0.10175
CA	Oba	47		1			10	7	0,21 0.10400
CA	Nya	144		4	1		42	11	0,29 0.10665
EA	Swa	100		3			14	9	0,14 0.10733
WA	Mau	30					1	1	0,03 0.10929
EA	Sho	58		3	1		24	11	0,41 0.11808
CA	Cab	114	1	3	1		28	12	0,25 0.11918
EA	Hut	43			1		5	4	0,12 0.13097
CA	Fng	66					14	6	0,21 0.13426
EA	Hutll	63		3	2		9	5	0,14 0.13452
CA	Mits	64		1			1	1	0,02 0.13715
WA	Ew	53			1		6	6	0,11 0.14154
CA	Ate	54					6	2	0,11 0.14205
CA	Gal	51			1		4	3	0,08 0.14344
EA	Suk	32					3	3	0,09 0.15238
CA	Ndu	39		2	2		5	3	0,13 0.15324
CA	Gang	21		1			10	6	0,48 0.15539
CA	Dum	47					5	1	0,11 0.15929
CA	Nze	63					9	5	0,14 0.16205
CA	Ake	48		4			10	5	0,21 0.17664
WA	Ngumba	88		2	1		14	6	0,16 0.17934
CA	Evy	38					2	2	0,05 0.18711
CA	Oru	20					1	1	0,05 0.19370
EA	Tur	29					1	1	0,03 0.19731
CA	Shake	51		1			7	3	0,14 0.20765
CA	Kota	56					7	2	0,13 0.20851
EA	Hazl	79					3	1	0,04 0.20860
CA	Esh	40					2	2	0,05 0.21138
WA	Fang	39			4		7	2	0,18 0.21837
CA	Beg	50		3			4	2	0,08 0.22442
EA	San	82		4			7	2	0,09 0.22599
CA	Makl	45					2	2	0,04 0.24354
SOA	Bot	54					1	1	0,02 0.24411
EA	Dat	39					1	1	0,03 0.25787
CA	Kuy	54		1			15	4	0,28 0.28511
SOA	Kug	59					5	1	0,08 0.29387
CA	Bab	45					5	1	0,11 0.41115
CA	Bgb	39					1	1	0,03 0.53729
CA	Bay	31		1			1	1	0,03 0.62366
Total			1	65	34	3	1	699	

Regroupement géographique des populations
Sous composante des populations parentales

				Fst
				Mada
				0
CA	Cerny 2007	Hide	Hide	0.04093
CA	Coia 2005	Tali	Tal	0.04645
CA	Cerny 2007	Buduma	Bud	0.05263
CA	Cerny 2007	Kanembu	Kan	0.06016
CA	Cerny 2007	Kanuri	Kar	0.06160
CA	Cerny 2007	Arabs Shuwa	Shu	0.06246
CA	Cerny 2007	Arabs Chad	ArTh	0.06748
CA	Cerny 2007	Fulani Tcheboua	Ft	0.07724
CA	Cerny 2007	Mafa	Maf	0.08445
CA	Cerny 2007	Kotoko	Kok	0.08644
CA	Cerny 2007	Fali	Fali	0.08892
CA	Cerny 2007	Masa	Mas	0.07620
EA	Rowold, 2007	Bantu	Ken	0.08464
EA	Kivisild 2004	Amharic	Eth	0.09498
SEA		Misc.	Moz	0.07472
SOA	Coelho 2009	Misc.	Mi3	0.07954
WA	Rowold,2007	BENIN	Fon	0.03242
WA	Ely 2006	Malinke	Mak	0.03924
WA	Jackson 2005	Limba	Lim	0.04200
WA	Brehm 2002	cve	Cve	0.04562
WA	Rando 1998	Serrer	Ser	0.04674
WA	Jackson 2005	Temne	Tem	0.06149
WA		Wolof	Wol	0.07268
WA	Jackson 2005	Mende	Men	0.08254
WA	Ely 2006	Bambara	Bamb	0.08535
WA	Jackson 2005	Loko	Lok	0.09926
WCA	Rosa 2004	Gabon	Gab	0.04748
WCA	Coia 2005	Mandara	Mar	0.04894
WCA	Coia 2005	Uldeme	Uld	0.05973
WCA	Destro-Bisol 2004	Bamilleke	Bak	0.06597
WCA	Coia 2005	Fali	Fal	0.06858
WCA	Coelho 2009	Ovimbudu	Ov	0.07500
WCA	Coia 2005	Podokwo	Pod	0.07949
WCA	Coia 2005	Tupuri	Tup	0.08408
WCA	Silva, 2006	Misc.	Mis	0.09039
WCA	Coia 2005	Bassa	Bas	0.09214

ANNEXE Xb : Concordances d'haplotypes HV1 des lignées africaines des populations malgaches avec les lignées des populations des îles du sud-est Asiatique

				B4a1a1a	B4a1a1a	M7c3c	M7c3c	M7c3c	E1a1	F3b	M32c	M*	N Concordance	% Concordance	Fst
NB				16189,16217,16261	16189, 16217, 16247, 16261	16223,16295,16362	16223,16362,16519	16129,16223,16295,16362	16223,16291,16362,16390,16519	16220C,16295,16362	16086,16148,16223,16259,16278,16319,16399,16526	16223,16278,16362			Fst
Sulawesi Sud	Hill, 2007	Ulung Padang	46	4	3	1			5				13	0,28	0.05317
Sulawesi sud	Hill, 2007	Toraja	64	3	5	4			4				16	0,25	0.05788
Les Molluques	Hill, 2007	Ambon	43	2	6	1	1		2				12	0,28	0.05876
Bornéo sud-est (Kalimantan)	Hill, 2007	Banjarmasin	89	5	2	1			1		1		10	0,11	0.06013
Philippines	Hill, 2007	Filipinos	120	2		1	1	1	6	1			12	0,1	0.06125
Sulawesi Nord	Hill, 2007	Manado	90	1	1	8	1		9				20	0,22	0.08062
Malaisie (Bornéo Nord)	Hill, 2007	Kota kinabalu	68	3		3			2	1			9	0,13	0.08114
Asie continental Est	Wen, 2005; Mien	Hmong	165				5						5	0,03	0.08139
Asie continental Est	Wen, 2005; Mien	Mien	371				8					6	14	0,04	0.08149
Taiwan (Aborigènes)	Trejaut, 2005 ; Hill, 2007	AMI	119	19			1	1					21	0,18	0.08325
Malaisie	Tajima, 2004	Malais	52			1			4				5	0,1	0.08421
Indonésie Ouest	Tajima, 2004	Indonésie Ouest	54			3	2		4				9	0,17	0.08673
Sumatra	Hill, 2006	Pekambaru	56	7		3							10	0,18	0.08850
Chine	Kivisild	Han	74				2						2	0,03	0.08935
Taiwan (Aborigènes)	Trejaut, 2005 ; Hill, 2007	Paiwan	76			4	1		1				6	0,08	0.09853
Indonésie Est	Mona, 2009	Flores	75			7							7	0,09	0.10061
Sumatra	Hill, 2006	Medan	45			1	4						5	0,11	0.10075
Bali	Hill, 2007	Bali	65			1			1				2	0,03	0.10408
Lombok	Hill, 2007	Mataram	44	2	1	1							4	0,09	0.10942
Sumatra	Hill, 2006	Padang	24	2			2		1				5	0,21	0.11060

				B4a1a1a	B4a1a1a	M7c3c	M7c3c	M7c3c	E1a1	F3b	M32c	M*			Fst
Indonésie Est	Redd, 1995	Indonésie Est	38						1				1	0,03	0.11416
Sumatra	Hill, 2006	Palembang	29			6							6	0,21	0.11452
Sulawesi Centre	Hill, 2007	Palu	38			6	4		1				11	0,29	0.11563
Taiwan (Aborigènes)	Trejaut, 2005	Puyu	52			13			3				16	0,31	0.11605
Indonésie Ouest	Hill, 2006	Bangka	34			1			2				3	0,09	0.11628
Taiwan (Aborigènes)	Trejaut, 2005 ; Hill, 2007	Bunun	107						16				16	0,15	0.12441
Indonésie Est	Hill, 2007	Waingapu	50			3			1				4	0,08	0.13025
Indonésie est	Mona, 2009	Alor	72			1			2				3	0,04	0.13082
Taiwan Aborigènes	Trejaut, 2005	Rukai	50	1		3							4	0,08	0.13423
Taiwan Aborigènes	Trejaut, 2005	Saisat	63						1				1	0,02	0.13842
Indonésie Est	Mona, 2009	Solor	41			1							1	0,02	0.13903
Timor	Mona, 2010	Timor Est	38				1						1	0,03	0.14019
	Mona, 2009	Lembata	34				1						1	0,03	0.14409
Taiwan Aborigènes	Trejaut, 2005	Tsou	60	6					2				8	0,13	0.14867
Malayise	Hill, 2006	Malais aborigènes	96			8							8	0,08	0.15668
Indonésie Est	Mona, 2009	Adonara	75			5	6						11	0,15	0.15720
Java	Hill, 2006	Tengger	36			3					2		5	0,14	0.17986
Taiwan Aborigènes	Trejaut, 2005 ; Hill, 2007	Atayal	127						1				1	0,01	0.20378
		Total		57	18	90	40	2	70	2	3	6	288		

ANNEXE XI

ANNEXE XI a : Les variations des haplotypes HV1 des populations malgaches	80-89
ANNEXE XI b : Les haplotypes SNP du chromosome Y.....	90-93
ANNEXE XI c : Les haplotypes STR du chromosome Y	94-96

ANNEXE XI a : Les variations des haplotypes HVI et HVII des Andriana, Mikea, Vezo-Nord et Vezo-Sud

Groupe	Sujets	HVI	HVII	Sites RFLP			HG
Andriana Merina N=32							
Andriana	T 22	16223 16278 16362 16519	73 152 263	-10871z	-3592h	+10084i	L3b1
Andriana	T 2	16093 16223 16278 16362 16519	73 263	-10871z	-3592h	+10084i	L3b1
Andriana	T 3	16093 16223 16278 16362 16519	73 263	-10871z	-3592h	+10084i	L3b1
Andriana	T 15	16093 16223 16278 16362 16519	73 263	-10871z	-3592h	+10084i	L3b1
Andriana	T 25	16093 16223 16278 16362 16519	73 263	-10871z	-3592h	+10084i	L3b1
Andriana	T 26	16093 16223 16278 16362 16519	73 263	-10871z	-3592h	+10084i	L3b1
Andriana	T 27	16093 16223 16278 16362 16519	73 263	-10871z	-3592h	+10084i	L3b1
Andriana	T33	16093 16223 16278 16362 16519	73 263	-10871z	-3592h	+10084i	L3b1
Andriana	T 34	16093 16223 16278 16362 16519	73 263	-10871z	-3592h	+10084i	L3b1
Andriana	T 37	16093 16223 16278 16362 16519	73 263	-10871z	-3592h	+10084i	L3b1
Andriana	T 5	16124 16223 16291	73 152 263	-10871z	-3592h	+10084i - 2349j	L3d
Andriana	T11	16221 16223 16291 16362 16390 16519	73 263	-10871z	+10397a	-7598f +10834u	E1a
Andriana	T24	16221 16223 16291 16362 16390 16519	73 263	-10871z	+10397a	-7598f +10834u	E1a
Andriana	T28	16221 16291 16362 16390 16519	73 263	-10871z	+10397a	-7598f +10834u	E1a
Andriana	T31	16221 16223 16291 16362 16390 16519	73 152 200 263	-10871z	+10397a	-7598f +10834u	E1a
Andriana	T23	16086 16148 16223 16259 16278 16319 16399 16526	73150 200 263	-10871z	+10397a		M32c
Andriana	T1	16182C 16183C 16189C 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp	+6719q	- 1473f - 3423w	B4a1a1
Andriana	T4	16182C 16183C 16189C 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp	+6719q	- 1473f - 3423w	B4a1a1
Andriana	T6	16182C 16183C 16189C 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp	+6719q	- 1473f - 3423w	B4a1a1
Andriana	T7	16182C 16183C 16189C 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp	+6719q	- 1473f - 3423w	B4a1a1
Andriana	T8	16182C 16183C 16189C 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp	+6719q	- 1473f - 3423w	B4a1a1
Andriana	T9	16182C 16183C 16189C 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp	+6719q	- 1473f - 3423w	B4a1a1
Andriana	T10	16182C 16183C 16189C 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp	+6719q	- 1473f - 3423w	B4a1a1
Andriana	T12	16182C 16183C 16189C 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp	+6719q	- 1473f - 3423w	B4a1a1
Andriana	T14	16182C 16183C 16189C 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp	+6719q	- 1473f - 3423w	B4a1a1
Andriana	T16	16182C 16183C 16189C 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp	+6719q	- 1473f - 3423w	B4a1a1
Andriana	T17	16182C 16183C 16189C 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp	+6719q	- 1473f - 3423w	B4a1a1
Andriana	T18	16182C 16183C 16189C 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp	+6719q	- 1473f - 3423w	B4a1a1
Andriana	T19	16182C 16183C 16189C 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp	+6719q	- 1473f - 3423w	B4a1a1
Andriana	T20	16182C 16183C 16189C 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp	+6719q	- 1473f - 3423w	B4a1a1
Andriana	T21	16182C 16183C 16189C 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp	+6719q	- 1473f - 3423w	B4a1a1
Andriana	T32	16182C 16183C 16189C 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp	+6719q	- 1473f - 3423w	B4a1a1

Groupe	Sujets	HVI	HVII	Sites RFLP	HG
Tsimahafotsy Merina N=6					
Tsimahafotsy	Amb2	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16357 16519	73 146 263 9bp	+6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Tsimahafotsy	Amb5	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16357 16519	73 146 263 9bp	+6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Tsimahafotsy	Amb6	16093 16223 16278 16362 16519	73 263	-10871z -3592h +10084l	L3b1
Tsimahafotsy	Amb4	16093 16223 16278 16362 16519	73 263	-10871z -3592h +10084l	L3b1
Tsimahafotsy	Amb3	16185 16223 16327 16519	73 150 189 200 263	-10871z -3592h + 2349j	L3e1a
Tsimahafotsy	Amb 1	16086 16148 16223 16259 16278 16319 16399 16526	73 152 200 263	-10871z +10397a	M32c
Mikea N=127					
Mikea	M229	16129 16183C 16189 16215 16223 16278 16294 16311 16360 16519	73 151 152 182 186A 189C 247 263	+3592h 7022C 7028T 7146G	L1c3a
Mikea	M73	16117 16129 16172 167173 16188A 16189 16223 16256 16278 16291 16293 16294 16311 16360 16368 16519	73 151 152 182 186A 189 195 198 247 263	+3592h 7028T 7055G 7146G	L1c3b
Mikea	M76	16172 16223 16278 16286 16294 16309 16390 16519	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1a
Mikea	M85	16172 16223 16278 16286 16294 16309 16390 16519	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1a
Mikea	M151	16172 16223 16278 16286 16294 16309 16390 16519	73 142 152 195 263	+ 13803e	L2a1a
Mikea	M152	16172 16223 16278 16286 16294 16309 16390 16519	73 142 152 195 263	+ 13803e	L2a1a
Mikea	M251	16223 16234 16249 16278 16294 16295 16390	73 143 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1a
Mikea	M198	16189 16278 16294 16309 16390 16519	73,146,152,195,263	+ 13803e	L2a1b
Mikea	M244	16189 16278 16294 16309 16390 16519	73,146,15,2195,263	+ 13803e	L2a1b
Mikea	M204	16058C 16223 16278 16294 16309 16390 16519	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1b
Mikea	M205	16058C 16223 16278 16294 16309 16390 16519	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1b
Mikea	M248	16111 16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309 16390	73 146 195 263	+ 13803e	L2a1b
Mikea	M212	16182C 16183C 16189 16192 16223 16278 16286 16290 16294 16309 16390	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1b
Mikea	M171	16182C 16183C 16189 16192 16223 16278 16290 16294 16309 16390	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1b
Mikea	M184	16182C 16183C 16189 16192 16223 16278 16290 16294 16309 16390	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1b
Mikea	M190	16182C 16183C 16189 16192 16223 16278 16290 16294 16309 16390	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1b
Mikea	M214	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16295 16309 16390	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1b
Mikea	M234	16182C 16183C 16189 16223 16192 16278 16290 16294 16309 16390	73 146 152 195 204 263	+ 13803e	L2a1b
Mikea	M246	16182C 16183C 16189 16192 16223 16278 16290 16294 16309 16390 16519	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1b

Groupe	Sujets	HVI	HVII	Sites RFLP	HG
Mikea	M247	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309	73 146 152 195 263 + 13803e		L2a1b
Mikea	M208	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309	73 146 152 195 263 + 13803e		L2a1b
Mikea	M230	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309	73,146,152,195,263 + 13803e		L2a1b
Mikea	M154	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309	73 146 152 195 263 + 13803e		L2a1b
Mikea	M173A	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309	73 146 152 195 263 + 13803e		L2a1b
Mikea	M78	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309 16390	73,146,152,195,263 + 13803e		L2a1b
Mikea	M71	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309 16390	73 146 152 195 263 + 13803e		L2a1b
Mikea	M207	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309 16390	73,146,152,195,263 + 13803e		L2a1b
Mikea	M243	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309 16390	73,146,152,195,263 + 13803e		L2a1b
Mikea	M225	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309 16390	73 146 152 195 263 + 13803e		L2a1b
Mikea	M201	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309 16390	73 146 152 195 263 + 13803e		L2a1b
Mikea	M223	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309 16390	73 146 152 195 263 + 13803e		L2a1b
Mikea	M250	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309 16390	73 146 152 195 263 + 13803e		L2a1b
Mikea	M203	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309 16390	73 146 152 195 263 + 13803e		L2a1b
Mikea	M163	16093 16223 16355	73 150 152 235 263 -3592h		L3'4'7
Mikea	M148	16093 16223 16355	73 150 152 235 263 -3592h		L3'4'7
Mikea	M162	16223 16224 16519	73 152 200 263 -10871z -3592h		L3*
Mikea	M172	16223 16224 16519	73 152 200 263 -10871z -3592h		L3*
Mikea	M253	16223 16224 16519	73 152 200 263 -10871z -3592h		L3*
Mikea	M65	16169 16213 16223 16240C 16254 16316 16335	73 152 263 -10871z -3592h	12816C	L3a
Mikea	M145	16169 16213 16223 16240C 16254 16316 16335	73 152 263 -10871z -3592h	12816C	L3a
Mikea	M194	16169 16213 16223 16240C 16254 16316 16335	73 152 263 -10871z -3592h	12816C	L3a
Mikea	M195	16169 16213 16223 16240C 16254 16316 16335	73 152 263 -10871z -3592h	12816C	L3a
Mikea	M239	16169 16213 16223 16240C 16254 16316 16335	73 152 263 -10871z -3592h	12816C	L3a
Mikea	M216	16093 16124 16217 16223 16278 16362 16519	73 263 -10871z -3592h	+10084i	L3b
Mikea	M54	16093 16223 16278 16362 16519	73 263 -10871z -3592h	+10084i	L3b1
Mikea	M153	16093 16223 16278 16362 16519	73 263 -10871z -3592h	+10084i	L3b1
Mikea	M156	16093 16223 16278 16362 16519	73 263 -10871z -3592h	+10084i	L3b1
Mikea	M157	16093 16223 16278 16362 16519	73 263 -10871z -3592h	+10084i	L3b1
Mikea	M159	16093 16223 16278 16362 16519	73 263 -10871z -3592h	+10084i	L3b1
Mikea	M166	16093 16223 16278 12362 16519	73 263 -10871z -3592h	+10084i	L3b1
Mikea	M167	16093 16223 16278 12362 16519	73 263 -10871z -3592h	+10084i	L3b1
Mikea	M177	16093 16223 16278 12362 16519	73 263 -10871z -3592h	+10084i	L3b1
Mikea	M178	16093 16223 16278 12362 16519	73 263 -10871z -3592h	+10084i	L3b1
Mikea	M181	16093 16223 16278 12362 16519	73 263 -10871z -3592h	+10084i	L3b1
Mikea	M182	16093 16223 16278 12362 16519	73 263 -10871z -3592h	+10084i	L3b1
Mikea	M189	16093 16223 16278 12362 16519	73 263 -10871z -3592h	+10084i	L3b1

Groupe	Sujets	HVI	HVII	Sites RFLP	HG
Mikea	M252	16093 16223 16278 16362 16519	73 263	-10871z -3592h +10084i	L3b1
Mikea	M210	16093 16223 16278 16362 16519	73 263	-10871z -3592h +10084i	L3b1
Mikea	M213	16093 16223 16278 16362 16519	73 263	-10871z -3592h +10084i	L3b1
Mikea	M218	16093 16223 16278 16362 16519	73 263	-10871z -3592h +10084i	L3b1
Mikea	M228	16093 16223 16278 16362 16519	73 263	-10871z -3592h +10084i	L3b1
Mikea	M232	16093 16223 16278 16362 16519	73 263	-10871z -3592h +10084i	L3b1
Mikea	M62	16124 16223 16319	73150152263	-10871z -3592h -2349j	L3d1
Mikea	M147	16185 16223 16327 16519	73 150 189 200 263	-10871z -3592h +2349j	L3e1a
Mikea	M67	16209 16223 16311 16519	73 146 150 189 263	-10871z -3592h 4218A	L3f
Mikea	M70	16209 16223 16311 16519	73 146 150 189 263	-10871z -3592h 4218A	L3f
Mikea	M56	16209 16223 16311 16519	73 146 150 189 200 263	-10871z -3592h 4218A	L3f
Mikea	M57	16209 16223 16311 16519	73 146 150 189 200 263	-10871z -3592h 4218A	L3f
Mikea	M242	16209 16223 16311 16519	73 146 150 189 200 263	-10871z -3592h 4218A	L3f
Mikea	M245	16209 16223 16311 16519	73 146 150 189 200 263	-10871z -3592h 4218A	L3f
Mikea	M68	16169 162223 16256 16278 16305 16311 16320 16519	73,150,152,200,263	-10871z -3592h 6401G	L3x1
Mikea	M 197B	16223 16291 16362 16390 16519	73 263	-10871z +10397a -7598f +10834u	E1a
Mikea	M 155	16221 16223 16291 16362 16390 16519	73 263	-10871z +10397a -7598f +10834u	E1a
Mikea	M 165	16221 16223 16291 16362 16390 16519	73 263	-10871z +10397a -7598f +10834u	E1a
Mikea	M 169	16221 16223 16291 16362 16390 16519	73 263	-10871z +10397a -7598f +10834u	E1a
Mikea	M 176	16221 16223 16291 16362 16390 16519	73 263	-10871z +10397a -7598f +10834u	E1a
Mikea	M 185	16221 16223 16291 16362 16390 16519	73 263	-10871z +10397a -7598f +10834u	E1a
Mikea	M 193	16221 16223 16291 16362 16390 16519	73 263	-10871z +10397a -7598f +10834u	E1a
Mikea	M 249	16221 16223 16291 16362 16390 16519	73 263	-10871z +10397a -7598f +10834u	E1a
Mikea	M 227	16221 16223 16291 16362 16390 16519	73 263	-10871z +10397a -7598f +10834u	E1a
Mikea	M 173A	16221 16223 16291 16362 16390 16519	73 263	-10871z +10397a -7598f +10834u	E1a
Mikea	M80	16221 16223 16291 16362 16390 16519	73 263	-10871z +10397a -7598f +10834u	E1a
Mikea	M79	16221 16223 16291 16362 16390 16519	73 263	-10871z +10397a -7598f +10834u	E1a
Mikea	M84	16221 16223 16291 16362 16390 16519	73 263	-10871z +10397a -7598f +10834u	E1a
Mikea	M 221	16220C 16265 16298 16362	73 150 152 249d 263	+10306c +10320d	F3b
Mikea	M 215	16220C 16265 16298 16362	73 150 152 249d 263	+10306c +10320d	F3b
Mikea	M 231	16220C 16265 16298 16362	73 150 152 249d 263	+10306c +10320d	F3b

Groupe	Sujets	HVI	HVII	Sites RFLP	HG
Mikea	M 237	16220C 16265 16298 16362	73 150 152 249d 263	+10306c + 10320d	F3b
Mikea	M 217	16220C 16265 16298 16362	73 150 152 249d 263	+10306c + 10320d	F3b
Mikea	M 222	16086 16148 16223 16259 16278 16319 16399 16526	73 150 263	-10871z +10397a	M32c
Mikea	M 233	16086 16148 16223 16259 16278 16319 16399 16526	73 150 200 263	-10871z +10397a	M32c
Mikea	M 238	16086 16148 16223 16259 16278 16319 16399 16526	73 150 200 263	-10871z +10397a	M32c
Mikea	M 209	16223 16362 16519	73 146 199 263	-10871z +10397a + 9820g +3606l	M7c3c
Mikea	M 220	16223 16362 16519	73 146 199 263	-10871z +10397a + 9820g +3606l	M7c3c
Mikea	M 146	16223 16295 16362 16519	73 146 199 263	-10871z +10397a + 9820g +3606l	M7c3c
Mikea	M 161	16223 16295 16362 16519	73 146 199 263	-10871z +10397a + 9820g +3606l	M7c3c
Mikea	M 211	16223 16295 16362 16519	73 146 199 263	-10871z +10397a + 9820g +3606l	M7c3c
Mikea	M 224	16223 16295 16362 16519	73 146 199 263	-10871z +10397a + 9820g +3606l	M7c3c
Mikea	M 236	16223 16295 16362 16519	73 146 199 263	-10871z +10397a + 9820g +3606l	M7c3c
Mikea	M75	16223 16295 16362 16519	73 146 199 263	-10871z +10397a + 9820g +3606l	M7c3c
Mikea	M53	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Mikea	M55	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Mikea	M77	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Mikea	M82	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Mikea	M81	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Mikea	M158	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Mikea	M164	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Mikea	M168	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Mikea	M180	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Mikea	M197A	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Mikea	M186	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Mikea	M69	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 195 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Mikea	M149	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Mikea	M206	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Mikea	M235	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Mikea	M240	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Mikea	M241	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Mikea	M 192	16223 16263 16311 16519	73 152 195 204 263	-10871z +10397a	M23
Mikea	M 226	16223 16263 16311 16519	73 152 195 204 263	-10871z +10397a	M23b
Mikea	M63	16223 16263 16311 16519	73 152 195 204 263	-10871z +10397a	M23
Mikea	M66	16223 16263 16311 16519	73 152 195 204 263	-10871z +10397a	M23
Mikea	M74	16223 16263 16311 16519	73 152 195 204 263	-10871z +10397a	M23
Mikea	M58	16223 16263 16311 16519	73 152 195 204 263	-10871z +10397a	M23

Groupe	Sujets	HVI	HVII	Sites RFLP	HG
Mikea	M59	16223 16263 16311 16519	73 152 195 204 263	-10871z +10397a	M23
Mikea	M60	16223 16263 16311 16519	73 152 195 204 263	-10871z +10397a	M23
Mikea	M61	16223 16263 16311 16519	73 152 195 204 263	-10871z +10397a	M23
Mikea	M 196	16223 16263 16311 16519	73 153 195 204 263	-10871z +10397a	M23
Vezo-Sud N=49					
Vezo Sud	M 15	16172 16223 16278 16286 16294 16309 16390 16519	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1a
Vezo Sud	M 7	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309 16390	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1b
Vezo Sud	M 12	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309 16390	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1b
Vezo Sud	M 19	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309 16390	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1b
Vezo Sud	M 33B	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309 16390	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1b
Vezo Sud	M 41	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309 16390	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1b
Vezo Sud	M 42	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309 16390	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1b
Vezo Sud	M 51	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309 16390	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1b
Vezo Sud	M 50	16093 16223 16355	73 150 152 235 263	-10871z -3592h	L3,4
Vezo Sud	M 14	16223 16278 16362 16519	73 263	-10871z -3592h +10084l	L3b1
Vezo Sud	M 8	16176 16223 16327	73 150 152 189 263	-10871z -3592h + 2349j	L3e1
Vezo Sud	M 34	16176 16223 16234 16287 16291 16327 16519	73 150 152 189 200 263	-10871z -3592h + 2349j	L3e1
Vezo Sud	M 11	16223 16265T 16519	73 150 195 263	-10871z -3592h + 2349j	L3e3
Vezo Sud	M 6	16129 16209 16223 16292 16295 16311 16519	73 189 200 263	-10871z -3592h 4218A	L3f1a
Vezo Sud	M 24	16179 16183C 16189 16223 16239 16311 16320 16362 16519	73 150 199 204 263	-3592h 13497G	L4b1
Vezo Sud	M 40	16179 16183C 16189 16223 16239 16311 16320 16362 16519	73 150 199 204 263	-3592h 13497G	L4b1
Vezo Sud	M32	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Vezo Sud	M4	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Vezo Sud	M5	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Vezo Sud	M13	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Vezo Sud	M18	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Vezo Sud	M20	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Vezo Sud	M25	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Vezo Sud	M27	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Vezo Sud	M29	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Vezo Sud	M31	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Vezo Sud	M44	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Vezo Sud	M45	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Vezo Sud	M47	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Vezo Sud	M48	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1

Groupe	Sujets	HVI	HVII	Sites RFLP	HG
Vezo Sud	M49	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Vezo Sud	M26	16182C 16183C 16189 16217 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w 14022G	B4a1a1
Vezo Sud	M3	16221 16223 16291 16362 16390 16519	73 263	-10871z +10397a -7598f +10834u	E1a
Vezo Sud	M17	16221 16223 16291 16362 16390 16519	73 263	-10871z +10397a -7598f +10834u	E1a
Vezo Sud	M21	16221 16223 16291 16362 16390 16519	73 263	-10871z +10397a -7598f +10834u	E1a
Vezo Sud	M43	16221 16223 16291 16362 16390 16519	73 263	-10871z +10397a -7598f +10834u	E1a
Vezo Sud	M36	16220C 16265 16298 16362	73 150 152 249d 263	+10306c +10320d	F3b
Vezo Sud	M1	16148 16223 16259 16278 16319 16342 16399 16519	73 150 263	-10871z +10397a	M32c
Vezo Sud	M9	16086 16148 16223 16259 16278 16319 16399 16526	73 150 200 263	-10871z +10397a	M32c
Vezo Sud	M23	16209 16362 16519	73 146 199 263	-10871z +10397a + 9820g +3606l	M7c3c
Vezo Sud	M22	16223 16295 16362 16519	73 146 152 263	-10871z +10397a + 9820g +3606l	M7c3c
Vezo Sud	M10	16223 16295 16362 16519	73 146 199 263	-10871z +10397a + 9820g +3606l	M7c3c
Vezo Sud	M35	16223 16295 16362 16519	73 146 199 263	-10871z +10397a + 9820g +3606l	M7c3c
Vezo Sud	M30	16223 16295 16362 16519	73 146 199 263	-10871z +10397a + 9820g +3606l	M7c3c
Vezo Sud	M46	16223 16295 16362 16519	73 146 199 263	-10871z +10397a + 9820g +3606l	M7c3c
Vezo Sud	M16	16223 16295 16362 16365 16519	73 146 199 263	-10871z +10397a + 9820g +3606l	M7c3c
Vezo Sud	M2	16223 16263 16311 16519	73 152 195 204 263	-10871z +10397a	M23
Vezo Sud	M33A	16172 16223 16263 16311 16519	73 152 195 204 263	-10871z +10397a	M23b
Vezo Sud	M28	16223 16263 16269 16311 16519	73 152 195 204 263	-10871z +10397a	M23b
Vezo-Nord N=49					
Vezo Nord	M 133	16111 16126 16187 16189 16223 16239 16270 16278 16293 16311 16519	73 146 151 152 182 185T 189 247 263	+3592h + 2349j - 3693k	L1b
Vezo Nord	M 88	16223 16278 16286 16294 16309 16390 16519	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1a
Vezo Nord	M 115	16223 16278 16286 16294 16309 16390 16519	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1a
Vezo Nord	M 110	16172 16223 16278 16286 16294 16309 16390 161519	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1a
Vezo Nord	M 108	16172 16223 16278 16286 16294 16309 16390 16519	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1a
Vezo Nord	M 127	16172 16223 16278 16286 16294 16309 16390 16519	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1a
Vezo Nord	M 94	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309 16390	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1b
Vezo Nord	M 103	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309 16390	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1b
Vezo Nord	M 105	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309 16390	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1b
Vezo Nord	M 113	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309 16390	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1b
Vezo Nord	M 128	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309 16390	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1b
Vezo Nord	M 142	16182C 16183C 16189 16223 16278 16290 16294 16309 16390	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1b
Vezo Nord	M 102	16189 16223 16278 16294 16309 16390 16519	73 146 152 195 263	+ 13803e	L2a1b
Vezo Nord	M 95	16093 16223 16278 16362 16519	73 263	-10871z -3592h +10084i	L3b1
Vezo Nord	M 97	16093 16223 16278 16362 16519	73 263	-10871z -3592h +10084i	L3b1

Groupe	Sujets	HVI	HVII	Sites RFLP	HG
Vezo Nord	M 98	16093 16223 16278 16362 16519	73 263	-10871z -3592h +10084i	L3b1
Vezo Nord	M 100	16093 16223 16278 16362 16519	73 263	-10871z -3592h +10084i	L3b1
Vezo Nord	M 106	16093 16223 16278 16362 16519	73 263	-10871z -3592h +10084i	L3b1
Vezo Nord	M 114	16093 16223 16278 16362 16519	73 263	-10871z -3592h +10084i	L3b1
Vezo Nord	M 86	16185 16223 16327 16519	73 150 189 200 263	-10871z -3592h + 2349j	L3e1a
Vezo Nord	M 112	16185 16223 16327 16519	73 150 189 200 263	-10871z -3592h + 2349j	L3e1a
Vezo Nord	M 117	16185 16223 16327 16519	73 150 189 200 263	-10871z -3592h + 2349j	L3e1a
Vezo Nord	M 125	16185 16223 16327 16519	73 150 189 200 263	-10871z -3592h + 2349j	L3e1a
Vezo Nord	M 135	16209 16223 16311 16519	73 146 150 189 200 263	-10871z -3592h 4218A	L3f
Vezo Nord	M 139	16209 16223 16311 16519	73 146 150 189 200 263	-10871z -3592h 4218A	L3f
Vezo Nord	M 91	16209 16223 16311 16519	73 146 150 189 263	-10871z -3592h 4218A	L3f
Vezo Nord	M 122	16129 16209 16223 16292 16295 16311 16519	73 189 200 263	-10871z -3592h 4218A	L3f1a
Vezo Nord	M 134	16129 16209 16223 16292 16295 16311 16519	73 189 200 263	-10871z -3592h 4218A	L3f1a
Vezo Nord	M 92	16075 16223 16274 16293T 16311 16355 16362 16399	73 146 150 195 244 263	-3592h 13470G	L4b2
Vezo Nord	M 96	16075 16223 16274 16293T 16311 16355 16362 16399	73 146 150 195 244 263	-3592h 13470G	L4b2
Vezo Nord	M 120	16075 16223 16274 16293T 16311 16355 16362 16399	73 146 150 195 244 263	-3592h 13470G	L4b2
Vezo Nord	M118	16221 16223 16291 16362 16390 16519	73 263	-10871z +10397a -7598f +10834u	E1a
Vezo Nord	M101	16220C 16265 16298 16362	73 150 152 249d 263	+10306c +10320d	F3b
Vezo Nord	M116	16220C 16265 16298 16362	73 150 152 249d 263	+10306c +10320d	F3b
Vezo Nord	M119	16220C 16265 16298 16362	73 150 152 249d 263	+10306c +10320d	F3b
Vezo Nord	M131	16220C 16265 16298 16362	73 150 152 249d 263	+10306c +10320d	F3b
Vezo Nord	M137	16220C 16265 16298 16362	73 150 152 249d 263	+10306c +10320d	F3b
Vezo Nord	M126	16086 16148 16223 16259 16278 16319 16399 16526	73 150 200 263	-10871z +10397a	M32c
Vezo Nord	M141	16086 16148 16223 16259 16278 16319 16399 16526	73 150 200 263	-10871z +10397a	M32c
Vezo Nord	M129	16086 16148 16223 16259 16278 16319 16399 16526	73 150 200 263	-10871z +10397a	M32c
Vezo Nord	M140	16223 16295 16362 16519	73 146 199 263	-10871z +10397a + 9820g +3606l	M7c3c
Vezo Nord	M89	16223 16295 16362 16519	73 146 199 263	-10871z +10397a + 9820g +3606l	M7c3c
Vezo Nord	M132	16182C 16183C 16189 16217 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w 14022G	B4a1a1
Vezo Nord	M136	16182C 16183C 16189 16217 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w 14022G	B4a1a1

Groupe	Sujets	HVI	HVII	Sites RFLP	HG
Vezo Nord	M90	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Vezo Nord	M93	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Vezo Nord	M123	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Vezo Nord	M138	16182C 16183C 16189 16217 16247 16261 16368 16519	73 146 263	9bp +6719q - 1473f - 3423w	B4a1a1
Vezo Nord	M109	16223 16263 16311 16519	73 152 195 204 263	-10871z +10397a	M23
Vezo Nord	M111	16223 16263 16311 16519	73 152 195 204 263	-10871z +10397a	M23b
Vezo Nord	M124	16051 16176 16223 16263 16311 16519	73 152 195 204 263	-10871z +10397a	M23a
Vezo Nord	M130	16051 16176 16223 16263 16311 16519	73 152 195 204 263	-10871z +10397a	M23

Les marqueurs de l'ADNmt testés par RFLP pour la confirmation de la classification de l'haplogroupe

Haplogroupe	Site de restriction	Code enzyme	Position nucléotidique
B	8291 - 8298del		
B4a1a	6719 Nla III	q	6719 C
E	10834 Mse I	u	10834 T
E1	7598 Hha I	f	7598A
F	10306 Bspm I	c	10310
F3	10319 Tsp509 I	d	10320 A
M	10397 Alu I	a	10400T
M7	9820 HinfI	g	9824 C
M7c3	3606 Sau96 I	l	3606G
L3-M-N	10871 Mnl I	z	10873C
L0-L1-L2-L5/L3-L4-L7	3592 Hpa I	h	3594T
L3b	10084 Taq I	i	10086G
L1b-L3e/L3d	2349 Mbo I	j	2352C
L2a	13803 Hae III	e	13803G
L1b	3693 Mbo I	k	3693C

ANNEXE XIb : Les haplotypes SNP du chromosome Y des groupes Andriana, Tsimahafotsy, les Mikea, Vezo-Nord, Vezo-Sud

		M96	M35	M78	M81	M123	M34	M41	M33	M44	M75	M54	M2	P2	M22	SRY10831a	P25	92R7	M173	Tat	M70	M213	M9	SRY10831b	M175	M122	M50	T P31 C	M101	M134	M119	SRY465	47Z	M88	M95	RPS4Y	M38G	M208	P33	YAP	HG			
Andriana	T1	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	CA	T	C	A	T	G	G	A																			R1a	
Andriana	T4	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G	T	A	A	T	G	C	T	G	C	A	C	T	T	C	T	-	C	O1a2		
Andriana	T20	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	G	G	G	A	A	G	T	G	C	T	G	C	A	C									+ J2
Andriana	T24	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	G	C	G	T	A	A	T	G	C	T	G	C	A	C									+ E1b1a
Andriana	T13	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G																			+ E1b1a	
Andriana	T19	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G																			+ E1b1a	
Andriana	T22	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G																			+ E1b1a	
Andriana	T30	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G																			+ E1b1a	
Andriana	T8	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G																			+ E1b1a	
Andriana	T31	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G																			+ E1b1a	
Andriana	T29	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G																			+ E1b1a	
Andriana	T3	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G																			+ E1b1a	
Andriana	T6	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G																			+ E1b1a	
Andriana	T11	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G																			+ E1b1a	
Andriana	T14	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G																			+ E1b1a	
Andriana	T15	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G																			+ E1b1a	
Andriana	T17	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G																			+ E1b1a	
Andriana	T23	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G																			+ E1b1a	
Andriana	T33	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G																			+ E1b1a	
Andriana	T34	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G																			+ E1b1a	
Andriana	T10	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G																			+ E1b1a	
Tsim	Amb1	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	A	C	C	A	T	A	C	G																				+ R1b
Tsim	Amb3	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G	A	A	G	T	G	C	G	G	C	A	C									- O1a2
Tsim	Amb5	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G	A	A	G	T	G	C	G	G	C	A	C									- O1a2
Tsim	Amb6	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G	T	A	A	T	G	C	T	G	C	A	C									+ E1b1a
Mikea	M253	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G	T	A	A	T	G	C	T	G	C	A	C	C	T	C	T	-		D		
Mikea	M163	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	A	C	C	A	T	A	C	G																			+ R1b	
Mikea	M166	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	A	C	C	A	T	A	C	G																			+ R1b	
Mikea	M228	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	A	C	C	A	T	A	C	G																			+ R1b	
Mikea	M145	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G	A	A	G	T	G	C	G	G	C	A	C									- O1a2
Mikea	M155	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G	A	A	G	T	G	C	G	G	C	A	C									- O1a2
Mikea	M167	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G	A	A	G	T	G	C	G	G	C	A	C									- O1a2
Mikea	M168	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G	A	A	G	T	G	C	G	G	C	A	C									- O1a2
Mikea	M181	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G	A	A	G	T	G	C	G	G	C	A	C									- O1a2
Mikea	M194	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G	A	A	G	T	G	C	G	G	C	A	C									- O1a2
Mikea	M219	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G	A	A	G	T	G	C	G	G	C	A	C									- O1a2
Mikea	M246	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G	A	A	G	T	G	C	G	G	C	A	C									- O1a2
Mikea	M173A	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G	A	A	G	T	G	C	G	G	C	A	C									- O1a2
Mikea	M197B	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G	A	A	G	T	G	C	G	G	C	A	C									- O1a2
Mikea	M248	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G	A	A	G	T	G	C	G	G	C	A	C									- O1a2
Mikea	M148	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G	A	A	G	T	G	C	G	G	C	A	C									- O1a2

		M96	M35	M78	M81	M123	M34	M41	M33	M44	M75	M54	M2	P2	M22	SRY10831a	P25	92R7	M173	Tat	M70	M213	M9	SRY10831b	M175	M122	M50	T P31 C	M101	M134	M119	SRY465	47Z	M88	M95	RPS4Y	M38G	M208	P33	YAP	HG		
	Sujets																																										
Mikea	M164	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	G	G	G	A	A	G	T	G	C	G	G	C	A	C							-	O1a2
Mikea	M171	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	G	G	G	A	A	G	T	G	C	C	C	A	C							-	O1a2	
Mikea	M184	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	G	G	G	A	A	G	T	G	C	C	C	A	C							-	O1a2	
Mikea	M240	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	G	G	G	A	A	G	T	G	C	C	C	A	C							+	E1b1a	
Mikea	MM142	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	MM150	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	MM151	C	G	C	C	C	C	G	A	C	A	A	T	G	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E2b
Mikea	MM175	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	MM180	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	MM182	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	MM189	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	MM190	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	MM193	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	MM200	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	MM206	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	MM215	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	MM218	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	MM220	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	MM221	C	G	C	C	C	C	G	A	C	A	A	T	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1b1
Mikea	MM224	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	MM229	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	MM235	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	MM238	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	MM241	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	MM242	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	MM244	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	MM245	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	MM249	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	MM250	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	M75	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	G	G	G	A	A	G	T	G	C	G	G	C	A	C							-	O1a2
Mikea	M53	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	G	G	G	A	A	G	T	G	C	G	G	C	A	C							-	O1a2
Mikea	M60	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	G	G	G	A	A	G	T	G	C	G	G	C	A	C							-	O1a2
Mikea	M78	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	G	G	G	A	A	G	T	G	C	G	G	C	A	C							-	O1a2
Mikea	M66	G	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	T	G	A	G	C	C	A	A	T	G	C	G	A	A	G	T	G	C	G	G	C	A	C							+	J2
Mikea	M64	C	C	C	C	C	C	G	A	C	A	A	T	G	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G	T	A	A	T	G	C	T	G	C	A	C							+	E2b
Mikea	M67	C	C	C	C	C	C	G	A	C	A	A	T	G	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G	T	A	A	T	G	C	T	G	C	A	C							+	E2b
Mikea	M58	C	G	C	C	C	C	G	A	C	A	A	T	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1b1	
Mikea	M63	C	C	C	C	C	C	G	A	C	A	A	T	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a	
Mikea	M74	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	M55	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	M57	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	M68	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Mikea	M85	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a
Vezo-Nord	MVN134	C	C	C	C	C	C	G	A	C	G	G	C	A	A	G	C	C	A	A	T	A	C	C	G	A	A	G	T	A	C	C	C	A	C							+	E1b1a

ANNEXE XI c : Les haplotypes STR Y du groupe Andriana, Tsimahafotsy, des populations Mikea, Vezo-Nord, et Vezo-Sud

		DYS456	DYS389I	DYS390	DYS389II	DYS458	DYS19	DYS385	DYS393	DYS391	DYS439	DYS635	DYS392	GATAH4	DYS437	DYS438	DYS448
Andriana	T24	13	12	24	28	17	15	14;16	12	10	11	21	11	11	16	9	19
Andriana	T13	15	13	21	30	16	15	16;17	13	11	12	21	11	12	14	11	21
Andriana	T19	15	13	21	31	16	15	16;17	13	10	12	21	11	12	14	11	22
Andriana	T22	15	13	21	30	16	15	16;17	13	10	12	21	11	11	14	11	21
Andriana	T30	15	13	21	30	16	15	16;17	13	10	12	21	11	11	14	11	21
Andriana	T8	15	13	21	30	16	17	16;18	15	10	12	22	11	11	14	11	21
Andriana	T31	15	13	21	30	16	17	16;18	15	10	12	22	11	11	14	11	21
Andriana	T29	15	13	21	30	16	15	17;17	13	10	12	21	11	11	14	11	21
Andriana	T3	16	12	21	29	16	16	17;18	14	10	12	21	11	11	14	11	21
Andriana	T6	16	12	21	29	16	16	17;18	14	10	12	21	11	11	14	11	21
Andriana	T11	16	12	21	29	16	16	17;18	14	10	12	21	11	11	14	11	21
Andriana	T14	17	12	21	29	16	16	17;18	14	10	12	21	11	11	14	11	21
Andriana	T15	16	12	21	29	16	16	17;18	14	10	12	21	11	11	14	11	21
Andriana	T17	16	12	21	29	16	16	17;18	14	10	11	21	11	11	14	11	21
Andriana	T23	16	12	21	29	16	16	17;18	14	10	12	21	11	11	14	11	21
Andriana	T33	16	12	21	29	16	16	17;18	14	10	12	21	11	11	15	11	21
Andriana	T34	16	12	21	29	16	16	17;18	14	10	12	21	11	11	14	11	21
Andriana	T10	16	12	21	29	16	16	17;18	14	10	12	21	11	11	14	11	21
Andriana	T1	16	13	23	30	17	17	12;15	13	11	10	23	11	13	14	11	20
Andriana	T4	15	12	21	28	18	14	11;15	12	11	13	24	11	11	14	10	21
Andriana	T20	16	12	23	29	19	17	13;14	13	10	11	22	14	12	14	10	16
Tsimahafotsy	Amb1	15	13	24	31	17	17	12;15	13	11	10	23	11	13	14	11	20
Tsimahafotsy	Amb3	16	12	23	28	19	16	13;14	13	10	11	21	14	12	14	10	16
Tsimahafotsy	Amb5	16	12	23	28	19	16	13;14	13	10	11	21	14	12	14	10	16
Tsimahafotsy	Amb6	15	13	21	30	16	15	16;17	13	11	12	21	11	11	15	11	21
Mikea	MM142	15	13	21	31	17	15	17;17	13	10	13	21	11	13	14	11	21
Mikea	MM145	18	12	24	28	17	16	13;14	13	10	11	21	14	11	14	11	16
Mikea	MM148	16	12	23	28	19	16	14;14	13	10	11	22	14	11	14	10	16
Mikea	MM150	16	12	21	29	15	16	17;18	14	10	13	21	11	11	14	11	21
Mikea	MM151	15	12	25	28	17	14	14;18	13	11	11	24	11	11	14	11	19
Mikea	MM155	18	12	24	28	17	16	13;14	13	10	11	21	14	12	14	11	16
Mikea	MM163	17	14	23	30	16	14	11;15	12	11	12	23	13	13	14	12	19
Mikea	MM164	16	12	23	28	19	16	14;14	13	10	11	23	14	11	14	10	16
Mikea	MM166	17	14	23	30	16	14	11;15	12	11	12	23	13	13	14	12	19
Mikea	MM168	18	12	24	28	17	16	13;14	13	10	11	22	14	12	14	11	16
Mikea	MM171	16	12	23	28	19	16	14;14	13	10	11	22	14	11	14	10	16
Mikea	MM173A	15	12	23	29	20	17	13;15	13	10	11	22	14	12	14	10	16
Mikea	MM175	16	12	21	29	15	15	17;18	14	10	12	21	11	11	14	11	22
Mikea	MM180	16	12	21	29	15	15	16;18	14	10	12	21	11	11	14	11	22
Mikea	MM181	18	12	24	28	17	16	13;14	13	10	11	21	14	12	14	11	16
Mikea	MM182	15	13	21	30	15	15	18;18	13	10	12	21	11	12	14	11	21
Mikea	MM184	16	12	23	28	19	16	14;14	13	10	11	22	14	11	14	10	16

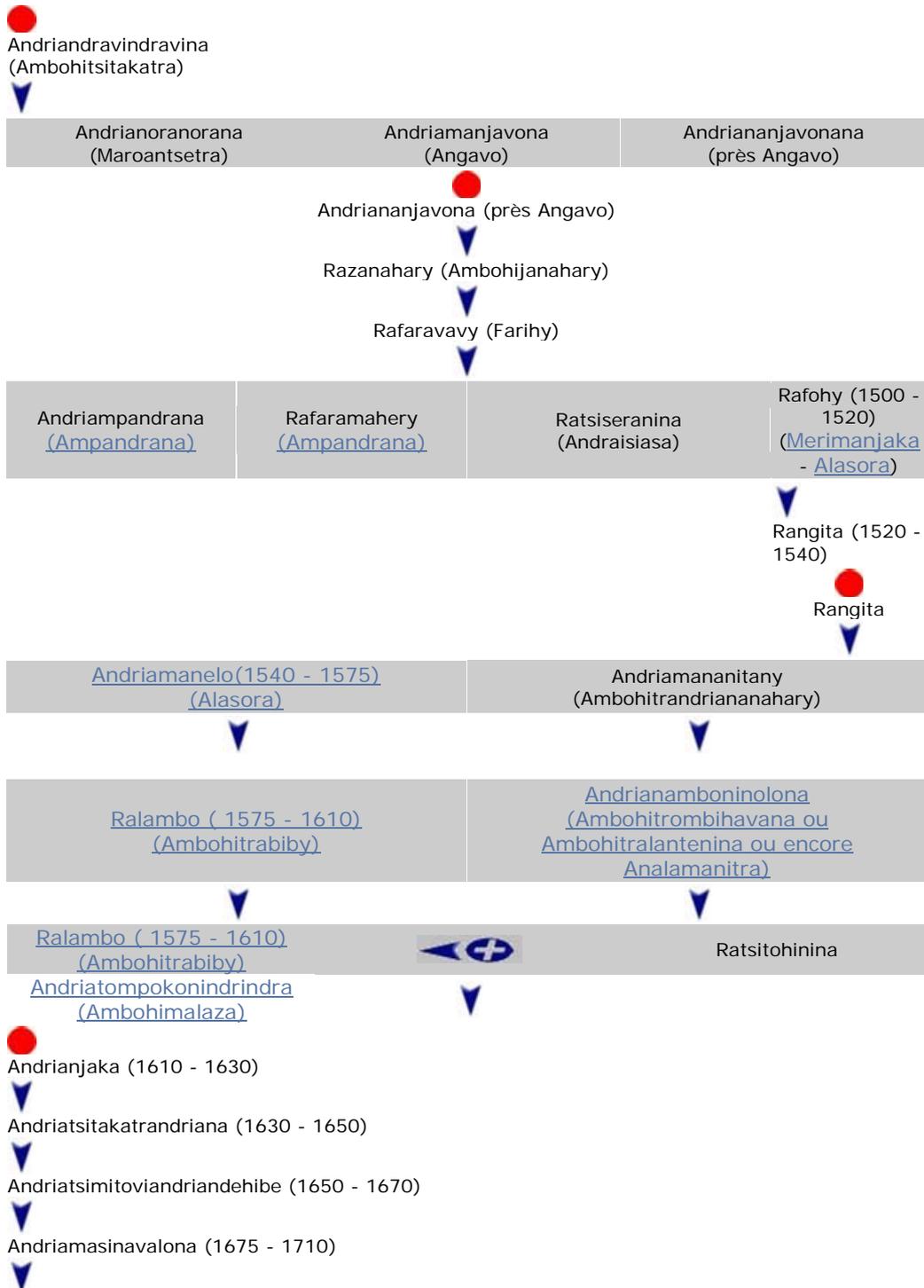
		DYS456	DYS389I	DYS390	DYS389II	DYS458	DYS19	DYS385	DYS393	DYS391	DYS439	DYS635	DYS392	GATAH4	DYS437	DYS438	DYS448
Mikea	MM189	15	13	21	30	16	15	15;19	14	10	12	21	11	12	14	11	21
Mikea	MM190	17	13	21	30	16	17	16;17	14	10	13	21	11	11	14	11	21
Mikea	MM193	15	13	21	31	16	15	14;19	13	10	12	22	11	12	14	11	21
Mikea	MM194	18	12	24	28	17	16	13;14	13	10	11	21	14	12	14	11	16
Mikea	MM197B	15	12	23	29	19	17	13;15	13	10	11	22	14	12	14	10	16
Mikea	MM200	15	14	21	31	16	16	16;17	14	11	12	21	11	11	14	11	21
Mikea	MM206	15	13	21	30	17	15	16;17	15	12	12	22	11	11	14	11	21
Mikea	MM214	15	13	21	30	17	16	16;17	15	10	12	21	11	11	14	11	21
Mikea	MM215	15	13	21	30	16	15	15;18	14	10	13	22	11	11	14	11	21
Mikea	MM218	15	14	21	31	16	15	15;21	13	10	13	21	11	12	14	11	21
Mikea	MM219	18	12	24	28	17	16	13;14	13	10	11	21	14	12	14	11	16
Mikea	MM220	16	14	21	32	17	15	15;18	13	10	13	21	11	12	14	11	21
Mikea	MM221	14	14	24	32	16	16	15;17	13	10	11	23	11	9	14	11	19
Mikea	MM224	17	13	21	30	16	16	17;17	14	10	12	21	11	11	14	11	21
Mikea	MM228	17	13	23	29	16	14	11;16	12	11	12	23	13	13	14	12	19
Mikea	MM229	15	13	21	31	15	15	18;18	13	10	12	21	11	13	14	11	21
Mikea	MM235	15	13	21	31	17	15	16;17	13	10	11	21	11	12	14	11	21
Mikea	MM238	15	14	21	31	16	16	16;17	14	11	12	21	11	11	14	11	21
Mikea	MM240	14	12	23	28	18	15	14;15	13	11	11	23	14	12	14	10	16
Mikea	MM241	15	13	22	30	17	15	17;19	15	10	13	21	11	10	14	11	21
Mikea	MM242	15	14	21	31	16	16	16;17	14	11	12	21	11	11	14	11	21
Mikea	MM244	15	14	21	31	16	16	16;17	14	11	12	22	11	11	14	11	21
Mikea	MM245	15	13	21	31	17	15	17;17	13	10	13	21	11	13	14	11	21
Mikea	MM246	17	12	23	28	18	16	13;14	13	10	11	23	14	12	14	10	16
Mikea	MM248	15	12	23	29	19	17	13;15	13	10	11	22	14	12	14	10	16
Mikea	MM249	15	13	21	30	17	17	18;19	15	10	11	21	10	11	14	11	21
Mikea	MM250	16	12	21	29	15	16	17;18	14	10	13	21	11	11	14	11	21
Mikea	MM253	15	11	23	26	17	13	10;12	13	10	12	20	12	11	14	11	20
Mikea	MV75	18	12	24	29	17	15	12;14	13	10	11	21	14	12	14	11	16
Mikea	MV53	18	12	24	28	16	16	13;14	13	10	11	21	14	12	14	11	16
Mikea	MV60	18	12	24	28	17	16	13;14	13	10	11	21	14	12	14	11	16
Mikea	MV78	18	12	24	29	17	16	13;14	13	10	11	21	14	12	14	11	16
Mikea	MV66	15	13	23	29	16	15	16;17	12	10	13	22	11	12	16	9	22
Mikea	MV64	15	12	25	28	16	14	14;18	13	11	11	24	11	11	14	11	19
Mikea	MV67	15	12	25	28	16	14	14;18	13	11	11	24	11	11	14	11	19
Mikea	MV58	15	14	24	30	17	14	16;17	14	10	13	22	11	11	14	10	20
Mikea	MV63	15	13	22	32	17	15	16;17	13	10	12	21	11	12	14	11	21
Mikea	MV74	16	13	21	30	16	16	16;18	14	10	12	21	11	11	14	11	21
Mikea	MV55	15	13	21	31	16	15	17;17	13	10	13	21	11	13	14	11	21
Mikea	MV57	16	13	21	30	16	16	17;18	15	10	12	21	11	11	14	11	20
Mikea	MV68	16	12	21	29	15	15	17;18	14	10	12	21	11	11	14	11	22
Mikea	MV85	16	12	21	29	15	15	17;18	14	10	12	21	11	11	14	11	22
Vezo-Nord	MVN134	15	13	21	30	17	15	14;16	13	10	12	21	11	11	14	12	21
Vezo-Nord	MVN136	15	13	21	30	17	15	14;16	13	10	12	21	11	11	14	12	21
Vezo-Nord	MVN130	15	12	25	28	17	14	14;18	13	11	11	24	11	11	14	11	19
Vezo-Nord	MVN129	15	13	21	30	16	15	15;18	14	10	13	21	11	12	14	11	21
Vezo-Nord	MVN126	15	13	21	30	19	15	16;16	14	10	13	23	11	11	14	11	21

		DYS456	DYS389I	DYS390	DYS389II	DYS458	DYS19	DYS385	DYS393	DYS391	DYS439	DYS635	DYS392	GATAH4	DYS437	DYS438	DYS448
Vezo-Nord	MVN138	15	13	21	31	17	15	17;17	13	10	13	21	11	13	14	11	21
Vezo-Nord	MVN140	15	13	21	31	17	16	17;17	13	10	13	21	11	13	14	11	21
Vezo-Nord	MVN117	16	12	21	29	15	16	17;18	14	10	13	21	11	11	14	11	21
Vezo-Nord	MVN128	16	12	21	29	15	16	17;18	14	10	13	21	11	11	14	11	21
Vezo-Nord	MVN109	15	12	25	28	18	14	14;18	13	12	11	23	11	11	14	11	19
Vezo-Nord	MVN86	14	14	24	32	16	16	15;17	13	10	11	23	11	9	14	11	19
Vezo-Nord	MVN112	15	13	21	30	16	15	15;19	14	10	13	21	11	12	14	11	21
Vezo-Nord	MVN113	17	13	21	30	16	17	16;17	14	10	12	22	11	11	14	11	21
Vezo-Nord	MVN89	16	12	21	29	15	16	17;18	14	10	13	21	11	11	14	11	21
Vezo-Nord	MVN88	15	13	21	31	15	15	18;18	13	10	12	21	11	12	14	11	21
Vezo-Nord	MVN115	15	13	21	31	15	15	18;18	13	10	12	21	11	12	14	11	21
Vezo-Sud	MVS5	15	12	21	28	18	14	11;15	12	11	12	23	11	11	14	10	21
Vezo-Sud	MVS9	16	12	23	28	19	15	13;14	13	10	11	21	11	12	14	10	16
Vezo-Sud	MVS15	16	12	23	29	19	17	13;14	13	10	11	22	14	12	14	10	16
Vezo-Sud	MVS26	16	12	23	29	18	17	13;14	13	10	11	22	14	12	14	10	16
Vezo-Sud	MVS4	15	13	25	29	15	15	15;21	14	10	12	22	13	12	14	10	18
Vezo-Sud	MVS8	17	14	21	31	16	16	14;16	14	10	14	21	11	11	14	11	21
Vezo-Sud	MVS3	15	13	21	31	17	15	15;16	13	10	11	22	11	12	14	11	21
Vezo-Sud	MVS1	16	13	21	30	16	16	17;18	15	10	12	21	11	11	14	11	20
Vezo-Sud	MVS18	15	13	21	31	15	15	16;17	13	11	11	22	11	12	14	11	21
Vezo-Sud	MVS16	15	12	26	28	18	15	13;18	13	11	11	25	11	11	14	11	18
Vezo-Sud	MVS24	17	14	21	31	16	16	14;16	14	10	14	21	11	11	14	11	21
Vezo-Sud	MVS28	15	13	21	31	17	15	15;16	13	10	11	22	11	11	14	11	21
Vezo-Sud	MVS33B	18	13	24	30	15	13	15;17	13	10	11	24	11	12	14	10	20
Vezo-Sud	MVS22	15	14	24	31	17	13	16;16	14	11	12	21	11	11	14	11	20
Vezo-Sud	MVS36	16	13	21	29	17	15	16;17	14	10	12	21	11	11	14	11	21
Vezo-Sud	MVS12	15	13	21	31	16	15	16;18	13	11	11	21	11	11	14	11	21
Vezo-Sud	MVS20	16	13	21	30	16	17	16;18	14	10	13	21	11	11	14	11	21
Vezo-Sud	MVS23	15	14	21	31	16	15	16;19	14	10	12	21	11	12	14	11	21
Vezo-Sud	MVS41	15	13	21	31	17	15	16;19	14	10	12	20	11	12	14	11	21
Vezo-Sud	MVS21	15	13	21	30	17	16	17;17	15	10	12	18	11	11	14	11	21
Vezo-Sud	MVS19	16	13	21	30	18	15	17;18	15	10	12	21	11	11	14	11	20
Vezo-Sud	MVS32	16	12	21	29	15	15	17;18	14	10	12	21	11	11	14	11	21
Vezo-Sud	MVS35	16	12	21	29	15	15	17;18	14	10	12	21	11	11	14	11	22
Vezo-Sud	MVS14	15	13	21	31	15	15	18;18	13	10	12	21	11	12	14	11	21
Vezo-Sud	MVS51	15	12	22	28	20	16	13;15	13	10	12	22	14	12	14	10	16
Vezo-Sud	MVS44	15	13	21	31	17	15	15;16	13	10	11	22	11	11	14	11	21
Vezo-Sud	MVS47	15	13	21	31	17	15	15;16	13	10	11	22	11	12	14	11	21
Vezo-Sud	MVS43	16	13	21	31	16	15	15;17	13	11	11	21	12	13	14	11	21
Vezo-Sud	MVS49	15	12	21	29	17	15	15;17	14	10	12	21	11	11	14	11	21
Vezo-Sud	MVS50	15	14	21	31	16	15	15;17	14	10	12	21	11	12	14	11	21
Vezo-Sud	MVS42	15	13	21	31	16	15	15;19	13	10	12	21	11	12	14	11	21
Vezo-Sud	MVS48	16	12	21	29	15	15	17;18	14	10	12	21	11	11	14	11	22

ANNEXE XII

Reproduction de la généalogie des Rois Merina de Callet (1912)

GENEALOGIE DES DIFFERENTS SOUVERAINS (d'après "l'Histoire des Rois" du R.P Callet et les chronologies de Malzac et Julien)



Reproduction de la généalogie des Rois Merina de Callet (1912)
Source : <http://madatana.over-blog.com/article-20843456.html>

SUMMARY

THE HUMAN SETTLEMENT OF MADAGASCAR: GENETIC ANTHROPOLOGY OF THREE TRADITIONAL GROUPS

The study of the human settlement of Madagascar raises many questions regarding its origins, its antiquity and the historical context in which it occurred. The main Austronesian-African dual contribution is confirmed by cultural, historical and biological factors, but it is less apparent on assessing the origins of the language, Malagasy, the only language spoken by the island's populations. Indeed, Malagasy is an Austronesian language inherited directly from Austronesian ancestors who incorporated elements of Bantu into their language in locations and time periods that remain unknown. This reveals underlying complexities in the interactions among groups during the early periods of human settlement. We have selected autochthonous Malagasy populations, in order to provide answers regarding the process of initial settlement. This results in a comparison of biological, historical, cultural and paleoenvironmental data.

Materials and methods

We studied 260 individuals divided into three groups: the Mikea (n=127), the last hunter-gatherers of the island; the North Vezo fishermen (n=52), related to the Mikea; the South Vezo fishermen (n=49) and 32 descendants of a royal Andriana Merina lineage (highlanders) of Austronesian origin, whose history and cultural anchorage is well-documented. We studied: (i) Maternal lineages based on the HV1 and HV2 regions of mitochondrial DNA, the complete sequencing of three mitochondrial DNA belonging to a specific haplogroup, and six mitochondrial DNA with undetermined haplogroups. (ii) Paternal lineages through the analyses of Y-chromosome polymorphisms (NRY) (SNP and STR). From these data we made several intra- and inter-group analyses and comparisons with other African, Austronesian, Middle Eastern and Asian populations, as well as phylogeographic analyses.

Results

Intra- and inter-group relationships: the groups are genetically well-differentiated and this is not just reflected in their ways of life, as it has been suggested previously. The demonstration of important interior migrations reveals the complexity in defining Malagasy groups and the relationships among them. The comparison of genetic data from the Mikea and the two Vezo groups showed that the front of neolithisation (the expansion of farmers) had already absorbed the hunter-gatherers as a genetically distinct population. The same process of absorption is found between hunter-gatherers and some fishermen, since the Mikea are distinct from the South Vezo, but similar to the North Vezo with whom they share numerous lineages reflecting significant gene flow. In addition, for both genetic systems studied, bilateral endogamy was confirmed in the descendants of the highlander royal lineage. The hypothesis of an Austronesian vector is revealed through the comparison of maternal lineages with ethnohistoric data.

Origins: A sex-specific bias in the Austronesian component is present, since the contribution of the maternal lineages to the gene pool is greater than that of the paternal lineages. Concerning the African component, it has a greater diversity than the Austronesian component, in the paternal and maternal lineages. The imprints of Middle Eastern ancestors are also detected, and they also show a sex-specific bias.

Phylogeographic approaches: the complete mitochondrial DNA sequencing revealed a new haplogroup, the «Malagasy motif». It owes its name to its relationship to the Polynesian motif, which is present in up to 90% of the Pacific islanders. The «Malagasy motif» is absent in Pacific populations, thus rejecting ancient hypotheses on the Polynesian origins of the Austronesian component of the Malagasy. A new branch, the haplogroup M23, appeared to have an African and/or Eurasian (between the Middle East and India) limited distribution. The estimated age of this haplogroup ($1.7-3.9 \cdot 10^3$; 95% CI $0-8.2 \cdot 10^3$) suggests that this rare lineage could represent a pre-Austronesian presence.

Discussion

Contrary to the conclusions of some ethnographic data in recent years, the ethnic groups are well-defined and precise approaches to sampling populations are required. The endogamous group descending from the royal lineage retains traces of ancient matrilineal structures inherited from the first Austronesian ancestors. Regarding the geographic distribution, the phylogenetic classification and molecular dating of the new M23 branch reveal a more complex history of the island's settlement than has previously been envisaged. The new branch and the Malagasy motif offer future opportunities to gain a better understanding of the geographic distribution of the ancestors of the Malagasy. Regarding the origins of the two main components of the Malagasy gene pool, a major origin is situated in the central region of the Indonesian archipelago, while the African origins are strongly related to the Bantu presence in East Africa. The dominance of paternal haplogroups reflects the expansion of the Bantu, which could be linked to the slave trade.

Keywords: mitochondrial DNA, NYR, Mikea, Vezo, Andriana Merina, M23 haplogroup, Polynesian haplogroup, Malagasy haplogroup.