

L'adaptabilité biologique de l'homme

Alain FROMENT

L'Homme, animal « culturel par nature et naturel par culture », selon la formule d'Edgar Morin (1973), a conquis l'ensemble de la planète durant la dernière phase du Quaternaire, et cela grâce à sa capacité d'invention. Cependant, en tant que mammifère, il subit aussi les lois de la zoologie, et notamment celles de l'évolution : « Si l'évolution est régie avant tout par l'adaptation, la tâche principale de l'anthropologue est alors de démontrer la nature et les modalités de cette adaptation » remarque Washburn (1952). En matière de climat, résister au froid, à la chaleur ou à l'humidité pourrait ne requérir que des innovations culturelles (seule la haute altitude exige des réponses purement biologiques pour tolérer le manque d'oxygène), et pourtant on peut montrer, dans le domaine de l'environnement, comme dans celui de la nutrition et des maladies, des exemples d'un potentiel adaptatif génétiquement sélectionné, contredisant l'opinion de certains géographes qui nient tout déterminisme du milieu.

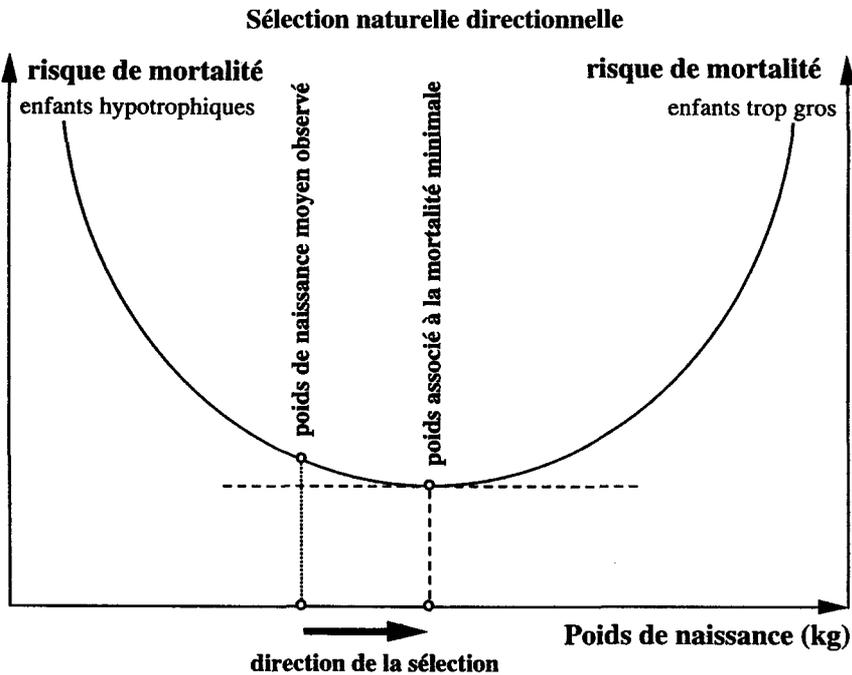
Le concept d'adaptation biologique chez l'homme

Le polymorphisme, ou variabilité de la composition génétique, est une stratégie adaptative qui permet de disposer de plusieurs pics de réponse contrairement au monomorphisme spécialisé : l'équilibre optimal requiert la diversité des individus, c'est l'« éloge de la différence » (Jacquard,

1978). Mais toute adaptation n'est pas d'origine génétique, et le terme lui-même prête à confusion ; avec Lasker (1969), on peut distinguer trois niveaux d'analyse emboîtés :

- les différences héritables acquises par les populations au cours d'une longue période d'existence dans un milieu différencié ;
- la plasticité acquise en cours de croissance telle que la réduction du format de l'organisme en cas de malnutrition ;

Figure 1



- l'acclimation réversible ; le bronzage, qui « imite » la pigmentation des sujets colorés, est une phénotypie qui illustre ce mécanisme.

Pour déterminer ce qui est génétique et ce qui est dû à l'influence post-natale du milieu, Hiernaux (1965) a proposé, à côté des méthodes classiques d'étude des jumeaux, de comparer des populations d'origine différente vivant dans le même milieu, ou au contraire des sous-populations d'origine semblable mais ayant colonisé des milieux différents : c'est la méthode du carré latin, et le principe de base de l'épidémiologie.

L'évolution proprement darwinienne est régie par plusieurs mécanismes évolutifs agissant sur les communautés vivantes : la migration et le

métissage ; la dérive génique ; l'effet de fondateur ; les mutations, dont beaucoup sont « neutres ».

La sélection peut être diversifiante, stabilisante ou directionnelle. Pour l'illustrer, on empruntera un exemple à Penrose (1950) : celui du décalage entre le poids de naissance de la majorité des nouveau-nés et le poids optimal, un peu supérieur, pour lequel la mortalité néonatale est la plus faible (fig. 1) ; la sélection, si elle était univoque, devrait tendre à confondre ces deux valeurs et cependant, malgré le désavantage, les nouveau-nés persistent à naître au-dessous de l'optimum. C'est que d'autres facteurs interviennent, et notamment la survie de la mère, qui diminue lorsque le poids de l'enfant augmente. La mise en évidence de la sélection biologique chez l'homme est difficile : Boyd (*in* Blumberg 1961) fait remarquer que pour mettre en évidence un avantage sélectif de 2 %, il faut examiner plus de 100 000 personnes. Toutefois, à l'échelle de l'humanité et sur des milliers de générations, son effet est énorme.

Ainsi, bien que la sélection darwinienne ne soit pas le seul moteur de l'évolution, elle y joue un grand rôle, et l'équilibre génétique n'a probablement jamais existé dans aucune population humaine parce que les conditions de sélection changent constamment. Il faut s'attendre pour l'avenir à un léger accroissement du fardeau génétique car, comme le prévoit l'écogénétique du futur (Lerner & Libby, 1976), le risque mutagène augmente. De plus des gènes considérés comme avantageux dans un certain contexte, tels ceux du diabète ou de l'obésité, peuvent devenir nuisibles avec l'amélioration des conditions de vie.

La variabilité humaine

Toute l'histoire de l'anthropologie physique est dominée par le souci de décrire et de classer la variabilité humaine en catégories ayant même, pour les anciens auteurs, valeur de sous-espèce (le terme *race* viendrait de *ratio* = ordre). Le nombre de races a beaucoup varié avec les auteurs, car aucune définition claire n'a pu être avancée et si toutes les formulations proposées en reviennent à parler d'un « certain nombre de traits communs » entre les individus d'un groupe, on comprend ce que ce terme a de vague lorsqu'on se penche sur le polymorphisme de l'espèce, et selon les caractères choisis on obtient des classifications très différentes. Pourquoi s'en tenir à la pigmentation cutanée, critère le plus traditionnel parce que

Laissant de côté les adaptations culturelles, dont le recensement représente à lui seul le champ total de l'ethnographie et celui de l'anthropologie écologique (Hardesty 1977, Orlove 1980), nous discuterons successivement de l'influence du milieu climatique, du régime alimentaire et de la *pathocénose* (ou ensemble des maladies en interaction), sans insister sur le fait que, comme le montre le schéma, tous ces facteurs interagissent les uns avec les autres (le climat conditionne la nourriture et les maladies, lesquelles influent sur l'état nutritionnel, et donc la capacité à transformer le milieu etc.).

L'adaptation somatique au climat

On admet que l'espèce humaine a pour origine la savane sèche, caractéristique du climat tropical, comme le suggèrent les découvertes paléontologiques. La zone de thermoneutralité de l'homme, définie par l'absence d'augmentation du métabolisme basal qui n'est sollicité ni pour rafraîchir ni pour réchauffer, et par l'absence de sudation, se situe entre 27 et 29° C. On peut aussi remarquer que, même en milieu hostile, l'homme reconstitue autour de lui un climat chaud : il peut faire 38° C dans un igloo chauffé, où les gens vivent nus, et 27 à 32° sous la fourrure du chasseur. De plus, alors que tous les mammifères arctiques possèdent des shunts vasculaires, dans les extrémités, leur permettant de limiter la dissipation périphérique de chaleur, l'Inuit (Eskimo) n'en a pas, ce qui constitue une perte très coûteuse en énergie. Un tel système de shunt a cependant été décrit chez l'Aborigène australien, qui peut dormir nu par 0° C (Scholander et al. 1958). La tolérance au froid paraît en partie due à l'acclimatation : les pêcheurs nordiques perdent progressivement la tolérance de leurs mains à l'eau froide quand ils ne pratiquent plus. Mais le polymorphisme de l'espèce humaine est surtout évident dans l'apparence physique (les groupes sanguins ne se voient pas...), et ce sont en général ces caractères extérieurs qui guident le choix du conjoint, et orientent par conséquent la structure génétique, et en retour, les ressemblances des individus dans un même groupe.

La morphologie corporelle

Le problème physiologique posé par la vie en climat chaud est celui de la thermorégulation, en l'occurrence la thermolyse ou élimination de la

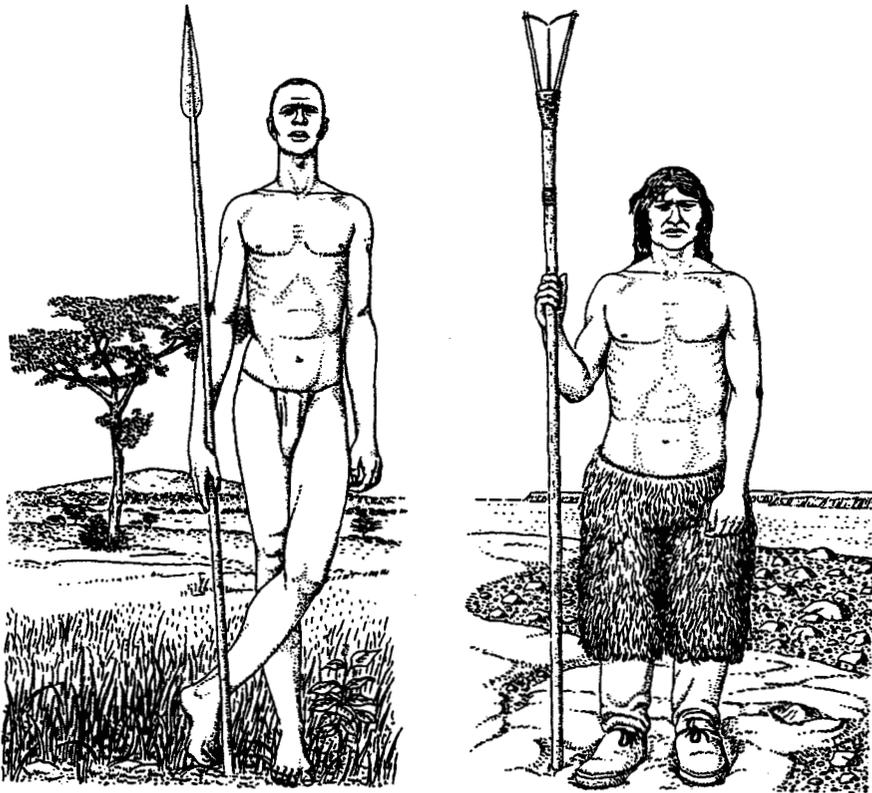
chaleur produite par le corps, pour le maintenir à 37° même s'il fait plus chaud à l'extérieur ; la radiation thermique et la transpiration en sont les mécanismes principaux, et se passent au niveau de la peau. Il faut cependant distinguer deux biotopes bien différents en climat chaud : la savane, milieu découvert, ensoleillé, ventilé et sec, et la forêt, milieu abrité et humide. Deux célèbres lois de la biologie animale ont décrit le type d'adaptation morphologique adaptatif au climat :

– règle de Bergmann (énoncée en 1847) : la taille (format) de l'organisme est d'autant plus petite que la température de l'habitat est plus élevée ;

– règle d'Allen (énoncée en 1877) : les membres et parties protubérantes (forme) sont d'autant plus allongés que la température est chaude.

Figure 3

Morphologies humaines comparées



D'où l'application à l'homme, tirée par Schreider (1975) : « La valeur relative de la surface du corps, rapportée au volume ou à la masse, augmente dans les climats qui, au moins pendant une partie de l'année, forcent les mécanismes thermolytiques » ; il l'illustre d'une carte de l'Afrique montrant les gradients de valeur du rapport Poids/Surface. Ainsi le Pygmée obéit à la règle de Bergmann tandis que le Sahélien longiligne développe une surface d'évaporation maximale (Froment & Hiernaux, 1984). On remarque ainsi une convergence morphologique entre le Pygmée et l'Inuit, la transpiration n'étant pas efficace en milieu équatorial saturé d'humidité, à l'inverse de la silhouette du Nilotique (voir fig. 3).

Toutefois ce déterminisme n'est pas absolu, car de nombreux facteurs, notamment culturels, interfèrent. Huizinga (1968) à partir de constatations anthropométriques, qualifie la femme, en milieu de savane, de « mâle harmonieusement réduit » à cause de ses épaules larges et de son bassin étroit, c'est-à-dire de type masculin, avec des dimensions plus petites. L'auteur l'interprète comme le résultat d'une pression de sélection très forte qui tend à modeler les deux sexes dans le même sens vers une meilleure adaptation au climat aride.

Outre le poids, la stature et les dimensions transversales, d'autres chercheurs ont tenté de corréliser les paramètres anthropométriques avec le climat (Beals et al., 1984). La morphologie faciale, chez l'homme, est liée à deux axes orthogonaux, la largeur du visage, qui rétrécit d'est en ouest, et la largeur du nez, qui augmente du nord au sud (Froment 1992). Dans le cas de l'Afrique, où s'observent les variations anatomiques de plus grande amplitude chez l'homme, nous empruntons à Hiernaux et Froment (1976), les corrélations les plus significatives, présentées dans le tableau suivant (tableau 1).

On y voit que la largeur des épaules augmente et celle du bassin diminue lorsque la pluviosité augmente. La pluviométrie est également corrélée positivement avec la largeur de la face, de la tête et du nez ; en climat aride le nez est étroit et haut, peut-être pour accroître la surface de contact avec la muqueuse et humidifier l'air inspiré. Mais nous concluons avec prudence sur la signification physiologique des proportions corporelles et des rapports Masse/Surface de l'adulte ; en effet la sélection par mortalité différentielle s'exerce bien davantage sur les jeunes enfants ; or, comme le remarque R. Newman (1975), au cours de la croissance ces deux termes ne varient pas à la même vitesse : la masse corporelle est multipliée par 20 et la surface cutanée par 7 seulement, de sorte que la valeur du rapport triple : de l'âge de deux ans à l'âge adulte sa valeur varie dans le même éventail chez le même individu que dans l'échelle de toutes les populations mondiales.

Tableau 1
Corrélations morphologie/climat

Caractère	n	Pluviosité	Humid. max.	Humid. min.	Temp. max.	Temp. min.
Poids	78	ns	ns	ns	+ 0,25*	ns
Taille	330	- 0,26**	+ 0,13*	- 0,35**	+ 0,44**	ns
Taille assis	107	ns	+ 0,35**	- 0,32**	+ 0,50**	+ 0,31**
Long. membre sup.	67	ns	ns	- 0,41**	+ 0,38*	ns
Largeur des épaules	126	+ 0,45**	ns	ns	ns	+ 0,31**
Largeur du bassin	81	- 0,43**	ns	ns	ns	ns
Longueur de la tête	213	ns	ns	ns	ns	ns
Largeur de la tête	213	+ 0,22**	ns	+ 0,26**	- 0,31**	ns
Hauteur de la face	112	ns	ns	ns	- 0,21*	ns
Largeur de la face	185	+ 0,34**	+ 0,19**	+ 0,27**	- 0,15*	+ 0,24**
Hauteur du nez	131	- 0,22**	- 0,32**	- 0,20*	- 0,18*	- 0,27**
Largeur du nez	203	+ 0,42**	ns	ns	- 0,35**	ns

ns : non significatif * : significatif à 5 % ** : significatif à 1 %

La physiologie

D'une façon générale, le métabolisme basal diminue lorsque la température moyenne augmente. Il convient toutefois de tenir compte des facteurs culturels tels que l'alimentation. L'Inuit, à métabolisme de repos élevé, a un régime alimentaire exclusivement lipido-protidique, alors que l'africain de zone tropicale est quasi-végétarien. Cependant, les Amérindiens de la forêt tropicale ont un métabolisme élevé, alors que leurs « cou-

sins » asiatiques ont des chiffres bas. Les études de migrants transplantés ont montré que l'acclimatation est efficace et rapide, quoique n'atteignant pas les valeurs des autochtones, et n'étant pas de même amplitude chez tous les sujets (Mason & Jacob, 1972). Dans des conditions climatiques désertiques identiques, on peut trouver des variations importantes dans les réponses physiologiques (Briggs, 1975), ce qui peut sous-entendre une capacité génétique différente certes ; mais comme des hommes à pigmentation très claire et très foncée cohabitent sans maladaptation (exemple : Touareg et Bellah du Sahara), on peut conclure que le mode de vie, et notamment le vêtement, est plus efficace que la réaction organique.

Outre l'importance de la surface cutanée dans les phénomènes de thermolyse, la peau est en elle-même un organe adaptatif. Le nombre et la distribution ainsi que l'activité fonctionnelle des glandes sudoripares et sébacées peuvent varier selon les zones géographiques, ainsi que la résistance électrique du tissu. Le réseau vasculaire, par sa distribution, sa faculté de vaso-dilatation et ses possibles systèmes de shunts, a également un énorme rôle régulateur. Enfin la densité de pigment mélanique intervient puisqu'une peau très sombre absorbe 34 % d'énergie de plus qu'une peau claire ; en fait, pour des raisons encore mal comprises, ce n'est pas un handicap pour les sujets vivant en climat chaud puisque si la peau s'échauffe plus vite elle se refroidit également plus vite, par un meilleur potentiel de dissipation ; la densité des mélanocytes porteurs de pigment est du reste identique chez les Suédois et chez les Congolais, mais la peau blanche résiste mieux aux engelures.

Le volume pulmonaire est élevé dans les populations de haute altitude, par adaptation à la raréfaction de l'oxygène, mais celui des peuples tropicaux est inférieur à celui des habitants des pays tempérés froids, tout spécialement en milieu de savane ; il est vrai qu'à stature égale le thorax est nettement moins développé chez les Sahéliens ; il est possible également qu'en raison des pertes d'eau expiratoires cette réduction constitue un mécanisme adaptatif (Huizinga, 1968). Les performances à l'effort ne semblent cependant pas affectées (Wyndham et al., 1963). Quant aux pasteurs masaï, qui depuis l'adolescence consomment un régime exclusivement carné et lacté, avec 66 % de lipides, ils ont un système cardio-vasculaire remarquable et ont des performances meilleures que beaucoup d'athlètes olympiques (Mann et al. 1965).

Les adaptations nutritionnelles

En dépit des normes éditées périodiquement de la FAO, qui se veulent universelles, on peut montrer que des adaptations aux besoins caloriques ou protidiques existent (Haas & Harrison 1977, Blaxter & Waterlow 1985, Froment 1986). Ainsi en Nouvelle-Guinée, on observe une consommation de protéines bien inférieure aux allocations recommandées, et apparemment satisfaisante (Koishi, 1990).

En cas de carence calorique, la réduction du format est adaptative et se traduit par une croissance ralentie et diminuée, conduisant à une réduction du dimorphisme sexuel, et par une plus grande sensibilité du sexe masculin au stress (Tobias, 1972). Dans un milieu particulièrement défavorisé, le bidonville de Cuzco, on a pu montrer (Frisancho et al., 1973) que les femmes de plus petit format ont une fécondité plus grande, parce que la survie de leurs enfants, eux-mêmes petits donc moins exigeants sur le plan nutritionnel, est meilleure. Enfin Lasker et Womack (1979) proposent une interprétation « anatomique » des données démographiques, en faisant remarquer que si la population mexicaine représente numériquement 24 % de celle des États-Unis, la masse grasseuse et la masse maigre de l'ensemble de cette population ne représente respectivement que 15 et 18 % de celle des U.S.A., ce qui permet de nourrir davantage d'individus pour une même disponibilité alimentaire.

La pigmentation foncée est aussi une caractéristique de l'homme originel, et la peau claire des Européens correspond à une mutation de caractère adaptatif, entraînant la perte du dernier enzyme qui conduit à la maturation de la mélanine : le faible ensoleillement des régions nordiques nécessite un accroissement de la transparence cutanée pour assurer la transformation intra-cutanée du cholestérol en vitamine D nécessaire à l'ossification du squelette (Loomis, 1967). Les Inuits présentent une apparente exception, mais en fait leur pigmentation et leur habillement sont compensés par une ingestion massive de vitamine D animale (foies de poissons crus).

L'intolérance au lactose est également un fait révélé d'abord par la pathologie. Le lait humain est, parmi les mammifères, le plus riche en lactose (7,5 %) et un des plus pauvres en graisse. Pour être assimilé, ce lactose nécessite l'intervention d'une enzyme intestinale qui disparaît après la première enfance chez certains individus mais persiste parfois à l'état adulte, ce qui est un trait particulier à l'espèce humaine : 90 % des Européens et plusieurs communautés de pasteurs-éleveurs africains sont

tolérants, les autres ne peuvent l'absorber et présentent une diarrhée réactionnelle. Il a été établi que l'origine du phénomène était génétique (Flatz, 1976). La plupart des peuples africains, sans bétail à cause de la trypanosomiase, sont intolérants à 98 %, alors que les éleveurs nomades depuis 10 000 ans, comme les Peuls, sont tolérants à 80 %, résultat d'une pression sélective orientée vers un avantage nutritionnel. Ces peuples pasteurs (Masai, Peul, Somali) bien que se nourrissant de lait, ont un métabolisme lipidique très efficace les protégeant contre les accidents athéroscléreux (Mann & Spoerry, 1974), et un cholestérol sanguin très bas (1,2 g par litre) : un mécanisme génétique est en cause, portant non sur l'absorption intestinale (Biss et al., 1971) mais sur une réduction de la synthèse endogène.

Mais M. Newman (1975), Katz (1982) et Messer (1984) nous rappellent qu'à côté des adaptations génétiques et de la plasticité ontologique de l'homme, les ripostes culturelles sont les plus importantes et que l'adoption d'aliments étrangers sans les précautions traditionnelles de préparation peut entraîner une pathologie carencielle (exemples du manioc amer, du maïs américain et du soja chinois, importés en Afrique, et provoquant respectivement un déficit en iode, en niacine et en zinc).

Les maladies, facteurs de sélection naturelle

Polgar (1964) a schématisé l'évolution des maladies à travers les stades culturels successifs :

– chez les chasseurs-cueilleurs, assez peu de maladies (nomadisme, faible densité humaine, ressources alimentaires abondantes) ;

– avec l'apparition de l'agriculture : explosion de maladies (accélération démographique, famine, promiscuité avec le bétail, défrichements développant le paludisme...) ;

– à l'âge préindustriel : grandes épidémies (variole, typhus, peste) ;

– à l'âge industriel : endémies (tuberculose), diffusion des maladies avec les conquêtes, toujours en direction des pays colonisés, rarement en sens inverse.

Un groupe humain en équilibre tolère bien ses maladies familiales, les ripostes culturelles permettant de s'en accommoder ; par contre l'irruption brutale (et parfois sciemment organisée) de germes infectieux inconnus, crée des ravages, peut-être pas comme on l'a dit à cause d'une virginité du

terrain immunitaire, mais parce que les réponses socio-culturelles sont paralysées par la rapidité du phénomène ; l'épidémie actuelle du sida, virus ancien, est révélatrice à cet égard. En Amérique du Sud existaient un certain nombre de maladies autochtones : tréponématoses, dysenterie amibienne et bacillaire, pneumopathies virales, salmonelloses, arthrite streptococcique, ascaridiase, bartonellose, leishmaniose et trypanosomiase américaines. La colonisation y a introduit : variole, fièvre jaune, typhoïde, paludisme, rougeole, coqueluche, poliomyélite... On imagine la suite : un génocide presque total, ou effet de « goulot de bouteille » (réduction brutale et importante de l'effectif démographique, suivie d'une reprise de la croissance à partir des survivants).

Les maladies, pas seulement génétiques mais aussi infectieuses, ont un rôle important dans l'évolution humaine. La relation entre le polymorphisme génétique et la géographie médicale réconcilie anthropologues et médecins : « L'étude des variations biochimiques héritables peut fournir quelques réponses aux questions des épidémiologistes ; et à l'inverse l'épidémiologiste peut contribuer à la compréhension des différences biochimiques découvertes par le généticien chez les individus et les populations » (Blumberg, 1961). Malgré la rareté individuelle des mutations (environ 1 cas sur 100 000 individus par génération à un locus considéré) le nombre de porteurs d'un quelconque gène muté est considérable, d'où la notion de « fardeau génétique » car chacun d'entre nous héberge un à deux gènes qui seraient létaux à l'état homozygote.

La démonstration d'un lien entre groupes sanguins ou tissulaires (HLA) et maladies est suspectée en plusieurs cas mais les arguments les plus convaincants concernent la relation entre paludisme et hémoglobines « anormales » (hémoglobinopathies, ou maladies de l'hémoglobine, dont la plus grave est la drépanocytose, anémie à hématies falciformes). De nombreux travaux ont été consacrés à l'interaction malaria-polymorphisme génétique, à cause de la pression sélective énorme que constituent ses 350 millions de cas annuels, grevés d'une mortalité de 1 % (Livingstone, 1983). Luzzatto (1974) a comparé les caractères respectifs du trait drépanocytaire, du déficit en G6PD (Glucose 6 Phosphate-Déshydrogénase) et de la thalassémie (maladie de la régulation de la synthèse d'hémoglobine) dans cette résistance au paludisme, et passe en revue les autres associations possibles. On estime que la valeur reproductive des unions par rapport au trait S drépanocytaire en milieu impaludé est de 0.951 dans les unions AAxAA, 0.203 dans les ASxAS et 1.195 dans les ASxAA. Les enfants AS ont une parasitémie plus faible, les adultes AS inoculés font une forme modérée, la fréquence du gène est parallèle à celle du paludisme à *falciparum*, les hétérozygotes ne meurent pratiquement jamais

d'accès pernicieux et leur fécondité serait plus élevée. Negi (1976) se demande si ce schéma, valable pour l'Afrique, s'applique bien à l'Inde, en particulier parce que des populations partageant des écosystèmes identiques présentent des fréquences du gène hétérogènes. Il est bien clair que les phénomènes migratoires historiques interfèrent avec les mécanismes de sélection darwinienne, mais la diffusion génique est rapide puisqu'il suffit de 35 générations pour que sa fréquence passe de 0,1 à 20 % en milieu d'endémicité palustre. Le rôle d'autres hémoglobinoopathies (HbC, HbE, persistance de l'Hb fœtale) est discuté mais serait protecteur, à un degré moindre que pour S toutefois, de même que le déficit en G6PD. La plus belle démonstration revient à Miller et coll. (1976), qui ont expliqué pourquoi les Noirs résistaient à *Plasmodium vivax* : c'est par l'intermédiaire du groupe érythrocytaire (sur les globules rouges) Duffy négatif, pour lequel le *Plasmodium* n'a pas d'affinité.

*

* *

L'anthropologie, fondée il y a plus d'un siècle par des médecins, se définissait alors comme une histoire naturelle du genre humain. Après s'être diversifiée et orientée dans deux directions qui s'enlisèrent longtemps dans la fausse querelle nature-culture, elle a abouti à deux entités complémentaires dont les frontières restent floues :

- l'anthropologie culturelle, anciennement ethnologie, qui se penche sur les pratiques et les comportements des sociétés humaines ;
- l'anthropologie biologique, seule considérée ici, qui décrit les phénomènes organiques induits par la plasticité adaptative de l'espèce.

L'analyse des contraintes physiques et du fardeau pathologique du milieu éclaire singulièrement l'histoire de l'homme et son long cheminement, qui a donné naissance à de nombreuses populations, en perpétuel remaniement génétique et phénologique, dans la dynamique desquelles il serait illusoire de rechercher des « types » ou des « races » : on pourrait dire que l'espèce humaine est adaptée à l'adaptabilité. L'anthropobiologie peut apporter à la médecine un fil conducteur qui la guide dans la compréhension de la tolérance aux exigences de l'environnement, dans l'évaluation de son amplitude et de ses limites ; avant de considérer l'homme malade, il convient d'apprécier les capacités de réponse aux agressions du groupe dont il est issu. Le paludisme, qui a probablement été, et demeure, la plus grande cause de mortalité de l'humanité, a suscité un grand nombre de tentatives d'adaptation génétique, dont certaines sont

maintenant bien connues et d'autres à peine soupçonnées ; leur incidence sur la santé publique est évidente. Croissance, morphologie corporelle, statut nutritionnel, fécondité, polymorphisme génique : tels sont quelques-uns des champs d'application en lesquels l'anthropologie peut éclairer la médecine. La recherche s'oriente vers une meilleure compréhension de la susceptibilité aux maladies, et si le médecin considère avant tout l'individu, l'anthropologue, lui, considère la population. Le premier demande « comment », et le second « pourquoi » : c'est un point de vue global (holiste), décisif en épidémiologie et, plus généralement, en écologie humaine.

Bibliographie

- BEALS, K.L. ; SMITH, C.L. ; DODD, S.M., 1984, Brain size, cranial morphology, climate and time machines. *Current Anthropol.* 25 : p. 301-330.
- BISS, K. ; KANG-JEY, H. ; MIKKELSON, B. ; LEWIS, L. ; BRUCE TAYLOR, C., 1971, Some unique biologic characteristics of the Masai of East Africa. *New Engl. J. Med.* 284 : p. 694-699.
- BLAXTER, K. ; WATERLOW, J.C. (Eds), 1985, *Nutritional Adaptation in Man*. London : J. Libbey, 244 p.
- BLUMBERG, B.S., Ed. 1961, *Proceedings of the Conference on Genetic Polymorphism and Geographical Variation in Disease*. Grune & Stratton, New York.
- BRACE, C.L., 1964, A non-racial approach towards the understanding of human diversity, in : *The concept of race*, A. Montagu Ed. Free Press, New York.
- BRIGGS, L.C., 1975, Environment and human adaptation in the Sahara, in A. Damon Ed., *Physiological Anthropology*. Oxford Univ. Press, p. 93-129.
- BRUES, A., 1972, Models of race and cline. *Am. J. Phys. Anthr.* 37 : p. 389-400.
- COON, C.S., 1975, *The Origin of Races*. Knopf, New York, 734 p.
- FLATZ, G., 1976, Lactose intolerance : genetics, anthropology and natural selection. *V^e Cong. Hum. Genet. Excerpta Medica*, ICS n° 397.
- FRISANCHO, A.R. ; SANCHEZ, J. ; PALLARDEL, D., ; YANEZ, L., 1973, Adaptive significance of small body size under poor socio-economic conditions in southern Peru. *Am. J. Phys. Anthropol.* 39 : p. 255-262.
- FROMENT, A., 1986, Aspects nutritionnels de l'anthropologie, in : *L'Homme, son évolution, sa diversité, Manuel d'anthropologie physique* ; D. Ferembach, C. Susanne & M.C. Chamla Dir., Doin-CNRS, Paris : p. 347-357.
- FROMENT, A., 1992, La différenciation morphologique de l'Homme moderne : congruence entre forme du crâne et répartition géographique du peuplement. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, t. 315, série III : p. 323-329.

- FROMENT, A. ; HIERNAUX, J., 1984, Climate associated variation between populations of the Niger. *Bend. Ann. Hum. Biol.* 11 : p. 189-200.
- HAAS, J.D. ; HARRISON, G.G., 1977, Nutritional anthropology and biological adaptation. *Ann. Rev. Anthropol.* 6 : p. 69-101.
- HARDESTY, D.L., 1977, *Ecological Anthropology*. New York : J.Wiley, 310 p.
- HIERNAUX, J., 1965, Hérité, milieu et morphologie. *Biotypologie* 25 : p. 1-36.
- HIERNAUX, J. ; FROMENT, A., 1976, The correlations between anthropobiological and climatic variables in Sub-saharan Africa. revised estimates. *Hum. Biol.* 48 : p. 757-767.
- HUIZINGA, J., 1968, Human biological observations on some african populations of the thorn savanna belt., *Proc. Koninkl. Nederland. Akad. van Wetensch., C*, 71 : p. 356-390.
- JACQUARD, A., 1978, *Éloge de la différence*, Le Seuil, Paris.
- KATZ, S.H., 1982, Food, behavior and biocultural evolution, in : Barker L.M. (Ed.), *The Psychobiology of Human Food Selection*. Westpoint, Ct. ; p.171-187.
- KOISHI, H., 1990, Nutritional adaptation of Papua New Guinea highlanders. *Eur. J. Clin. Nutr.* 44 : p. 853-885.
- LANGANEY, A., 1988, *Les Hommes. Passé, Présent, Conditionnel*, Armand Colin, Paris : 247 p.
- LASKER, G.W., 1969, Human biological adaptability, The ecological approach in physical anthropology. *Science* 166 : p. 1480-1486.
- LASKER, G.W. ; WOMACK, H., 1979, An anatomical view of demographic data : biomass, fat mass, and lean body mass of the United States and Mexican human populations, in : *Physiological and morphological adaptation and evolution*, W.A. Stini (ed.), La Haye, Mouton, p. 369-378.
- LERNER, I.M. ; LIBBY, W.J., 1976, *Heredity, Evolution, and Society*, Freeman & C°, San Francisco.
- LIVINGSTONE, F.B., 1983, The malaria hypothesis, in : Bowman J.E. (Ed.), *Distribution and Evolution of Hemoglobin and Globin Loci*. Elsevier, New York : p. 15-44.
- LOOMIS, W.F., 1967, Skin pigment regulation of vitamin D biosynthesis in man. *Science* 157 : 501-506.
- LUZZATTO, L., 1974, Genetic factors in malaria. *Bull. W.H.O.* 50 : p. 195-202.
- MANN, G.V. ; SHAFFER, R.D. ; ALAN-RICH, A.D., 1965, Physical fitness and immunity to heart disease in Massai. *Lancet* 2 : 1308-1309.
- MANN, G.V. ; SPOERRY, A., 1974, Studies of a surfactant and cholesterolemia in the Massai. *Am. J. Clin. Nutr.* 27 : 464-469.
- MASON, E.D. ; JACOB, M., 1972, Variation in basal metabolic rate responses to changes between tropical and temperate climates. *Hum. Biol.* 44 : 141-172.
- MESSER, E., 1984, Anthropological perspectives on diet. *Ann. Rev. Anthropol.* 13 : 205-249.
- MILLER, L.H. ; MASON, S.J. ; CLYDE, D.F., MCGINNISS, M., 1976, The resistance factor to Plasmodium vivax in Blacks : the Duffy blood group genotype FyFy. *New England J. of Med.* 295 : 302-304.

- MORIN, E., 1973, *Le Paradigme Perdu : la Nature Humaine*. Seuil, Paris.
- NEGI, R.S., 1976, Sickle cell gene and malaria. *Indian J. Phys. Anthropol. Hum. Genet.* 2 : 113-121.
- NEWMAN, M.T., 1975, Nutritionnal adaptation in man, in : A. Damon Ed., *Physiological Anthropology*. Oxford Univ.Press, New York & London, p. 210-259.
- NEWMAN, R.W., 1975, Human adaptation to heat, in A. Damon Ed., *Physiological Anthropology*, Oxford Univ. Press, New York & London : p. 80-92.
- ORLOVE, B.S., 1980, Ecological anthropology. *Ann. Rev. Anthropol.* 9 : 235-273.
- PENROSE, L.S., 1950, Propagation of the unfit. *Lancet* 2 : 425-427.
- POLGAR, S., 1964, Evolution and the ills of mankind, in : S.Tax Ed., *Horizons of Anthropology*. Aldine, Chicago, p. 200-211.
- SCHOLANDER, P.F. ; HAMMEL, H.T. ; HART, J.S. ; LE MESSURIER D.H. ; STEEN, J., 1958, Cold adaptation in Australian Aborigines, *J. Appl. Physiol.* 13 : p. 211-218.
- SCHREIDER, E., 1975, Morphological variations and climatic differences, *J. Hum. Evol.* 4 : 529-539.
- TOBIAS, P.V., 1972, Growth and Stature in Southern African Populations, in : D.J.M. Vorster Ed., *Human Biology of the Environmental Change*. IBP, London, p. 96-104.
- WASHBURN, S.C., 1952, The strategy of physical anthropology, in : S.Tax Ed., *Anthropology Today*. Univ. Chicago Press, 1962, p. 1-14.
- WEINER, J.S., 1964, The biology of social man, *J. Anthr. Inst.* 94 : 230-240.
- WYNDHAM, C.H., et al. 1963, Differences between ethnic groups in physical working capacity. *J. Appl. Physiol.* 18 : 361-366.

SOUS LA DIRECTION DE
Francis Gendreau, Patrick Gubry et Jacques Véron

Populations et environnement dans les pays du Sud

Préface de Nahan Keyfitz



KARTHALA-CEPED

SOUS LA DIRECTION DE
Francis Gendreau, Patrick Gubry et Jacques Véron

Populations et environnement dans les pays du Sud

Préface de Nathan Keyfitz

KARTHALA
22-24, boulevard Arago
75013 Paris

CEPED
15, rue de l'École-de-Médecine
75006 Paris