

Anthropologie physiologique

Hélène PAGEZY, Benoist SCHAAL, Claude-Marcel HLADIK,

L'anthropologie biologique, bien représentée en France par son axe paléontologie humaine et populations du passé, a été marquée dans les années 65-90 par l'apport d'un chercheur d'origine belge, médecin ayant travaillé auparavant au Congo belge, Jean Hiernaux, promoteur en France à travers le Programme Biologique International, de l'anthropologie du vivant et de l'écologie humaine (Weiner & Baker, 1965). Apparemment opposés ces deux axes constituent en fait deux volets d'un même questionnement sur l'histoire évolutive de l'homme : la macro et la microévolution.

Depuis l'aube de l'humanité, l'homme a peuplé une grande diversité de milieux auxquels il s'est adapté avec un tel succès qu'il n'est pas un seul endroit de la planète où il n'ait laissé des traces. Soumis aux contraintes du milieu, physique, biologique, social, il a dû élaborer des réponses à la fois biologiques et sociales (Damon, 1975), ces dernières prenant dans le monde moderne actuel, grâce au développement d'une technologie accessible à tous, une importance prépondérante.

Les recherches de terrain en primatologie, particulièrement nombreuses et détaillées au cours des dernières décennies, nous ont montré par ailleurs de nombreux exemples d'adaptations physiologiques qui résultent de la co-évolution en fonction des caractéristiques des environnements propres à chaque espèce. Dans quelle mesure ces recherches en primatologie permettent-elles une meilleure compréhension des adaptations et des comportements de l'homme, en particulier de son comportement alimentaire ?

Les différences physiologiques entre populations actuelles et leur interprétation en fonction du passé évolutif.

Pour l'espèce humaine et les différentes populations actuelles, la variabilité des adaptations physiologiques constitue un cadre théorique dans lequel nous pouvons situer et interpréter une partie des variations observées sans perdre de vue le contexte culturel et historique des sociétés qui peut considérablement modifier les adaptations biologiques initiales. Car chez l'humain, les comportements, adaptatifs ou non, sont profondément enfouis dans une matrice socioculturelle incluant la symbolique, le religieux et les connaissances accumulées et transmises. Il s'ensuit que la comparaison du comportement alimentaire de l'homme avec celui des autres espèces de primates pourrait permettre de discriminer cette composante " arbitraire " (Millan-Fuertes et al., 2004) de l'ensemble des réactions purement physiologiques que l'anthropologie nutritionnelle prend en compte (voir les considérations de Hubert et al., dans le chapitre qui suit). Cependant, la limite entre les bases biologiques et ce qui dépend de bases culturelles n'est pas nécessairement aussi simple à définir car des éléments de comportement qualifiés de " culturels " peuvent être observés chez des primates non humains, en particulier chez les grands singes anthropoïdes.

Un domaine dans lequel l'anthropologie des populations actuelles a pu considérablement progresser — grâce aux comparaisons homme - primates non humains et aux considérations sur les pressions de sélection au cours de l'évolution — concerne la perception gustative et ses relations avec le comportement alimentaire.

L'empreinte de nos environnements successifs où vécurent nos ancêtres non humains et pré-humains se retrouve actuellement dans le système gustatif qui reste fonctionnellement bipolaire, sur un modèle primate, permettant de différencier les produits nutritifs des produits toxiques (Hladik et al, 2002)). Considérant les radiations évolutives des primates au cours de l'Ere Tertiaire, lorsque les angiospermes (en particulier les plantes dont les fruits ont une pulpe sucrée) se différencièrent en multiples espèces, il s'exerça une pression de sélection sur le système de perception gustative des espèces de primates qui se sont différenciées en parallèle. Dans le cadre des recherches en anthropologie alimentaire on a pu retrouver, par des tests psychosensoriels qui mettent en évidence les corrélations entre les perceptions de différentes substances un modèle analogue à celui des primates non humains, testé, chez ces derniers, en enregistrant directement les signaux sur les fibres isolées du nerf de la gustation.

La perception des saveurs salées se situe dans un contexte bien différent de cette co-évolution des primates et des fruits d'angiospermes. Bien que le chlorure de sodium soit consommé dans les préparations culinaires de tous les groupes ethniques et que ce sel, en raison de son usage généralisé ait pu être considéré comme ayant donné lieu à une réponse adaptative aux apports nécessaires en sodium, il ne peut pas s'agir d'une adaptation de la perception gustative des primates. En effet, dans les forêts où vivent les primates actuels — et vraisemblablement dans les milieux naturels où les hominidés se sont différenciés — la teneur des végétaux en chlorure de sodium est nettement inférieure au seuil de reconnaissance de ce sel.

En fait, l'ensemble des récepteurs gustatifs qui répondent aux solutions salines ont persisté depuis l'origine des vertébrés aquatiques (on les trouve encore actuellement dans la peau des poissons). La différenciation des organes de la perception gustative correspond à des associations de plusieurs types de récepteurs qui ont abouti au système caractérisant l'ensemble des primates et leur permettant de distinguer les fruits les plus riches en sucres ainsi que les plantes dont l'amertume ou l'astringence traduit la présence d'alcaloïdes toxiques ou de tannins aux effets également dangereux. Les sels restent perceptibles ; mais ils n'ont pas donné lieu à une réponse adaptative du système gustatif.

Le goût salé peut d'ailleurs être perçu par l'homme soit comme une saveur déplaisante, soit comme extrêmement agréable, dans différentes populations où des recherches en anthropologie alimentaire ont été effectuées — par exemple chez les Inuit et chez les Pygmées qui ont une alimentation hyperprotéique assez comparable mais qui vivent dans des environnements totalement différents. Si la grande sensibilité aux solutions salées des Inuit, lorsqu'on la compare à celle de sous-échantillons de populations européennes, peut s'expliquer en termes de réponse adaptative récente au risque qu'un excès de sel dans l'eau de boisson peut engendrer (Hladik & Pasquet, 1999), l'aversion pour le sel correspond cependant à la transmission culturelle d'habitudes alimentaires qui peuvent également correspondre à réponse physiologiquement pertinente (Robbe & Hladik, 1994 ; Hladik, *ss presse*).

L'utilisation du sel comme un additif améliorant le goût des aliments cuits est un phénomène récent à l'échelle de l'évolution des espèces. Cependant, pour les sociétés humaines, ce fut une découverte majeure remontant à leurs origines ; car la propriété remarquable du sel, améliorant les propriétés organoleptiques de l'aliment cuit, pourrait avoir été découverte par l'une des espèces du genre *Homo* qui a précédé *Homo sapiens* (Hladik et al., 2003).

Nous pourrions citer de nombreux autres exemples de recherches portant sur les primates non humains qui apportent à l'anthropologie des populations actuelles une interprétation nouvelle. Ce sont le cas notamment des recherches sur l'acquisition du comportement alimentaire par le jeune primate dans son environnement naturel, en fonction de la toxicité potentielle des aliments disponibles (Simmen, 2004 ; Tarnaud, 2006). Contrairement à ce que l'on pouvait anticiper, le très jeune primate, par son comportement exploratoire a un régime plus diversifié que celui de ses parents, ce qui permet une rapide flexibilité adaptative aux changements de l'environnement ; et l'on peut se demander, en fonction des observations comparatives de Adnessi et al. (2004), si le bébé humain ne passe pas par un stade comparable totalement inaperçu en fonction des normes culturelles dominantes.

À l'origine des choix alimentaires des divers groupes humains, cette dimension adaptative est également mise en évidence par les études récentes sur les effets préventifs ou curatifs des troubles physiologiques que les substances toxiques à forte doses peuvent procurer en fonction de choix très ciblés de faible doses de végétaux. Cette particularité de choix " thérapeutiques ", observée sur le chimpanzé (Krief et al, 2005) implique d'ailleurs le problème de la cognition et de la transmission possible d'informations de nature " culturelle ".

Concernant les recherches sur l'olfaction qui vient compléter les approches sur les perceptions (Pasquet & Pagezy, 2000), il s'avère que toutes les cultures sont attentives à leur environnement olfactif, et l'organisent en fonction de systèmes de valeurs qui leur sont propres. Notre groupe s'interroge sur le degré de correspondance des points de clivage (entre plaisant et déplaisant) et des normes catégorielles au sein de l'espace olfactif de cultures contrastées, ou pour une même culture, dans différentes catégories d'âge ou de genre. Nous recherchons ainsi des universaux perceptifs, sous forme de réponses comportementales ou verbales convergentes, ou de démarches de catégorisation recouvrantes, dans des environnements culturels distincts. À ce stade, ces universaux olfactifs sont en particulier recherchés chez l'enfant très jeune (Marlier et al, 1997). Parallèlement, nous visons actuellement à caractériser la variabilité inter-culturelle des perceptions et des conduites comme explication du relativisme culturel des préférences envers les odeurs. Des

démarches expérimentales sont entreprises pour vérifier dans quelle mesure les choix alimentaires maternels impriment des préférences olfactives à l'enfant. Ces approches mettent en évidence une transmission sociale très précoce des préférences olfactives et une organisation convergente de l'espace hédonique des odeurs, avec un consensus interculturel marqué du côté des odeurs définies comme nauséabondes. Il ressort que variabilité et invariance ne sont pas exclusives, et se situent à différents niveaux de l'espace olfactif et du fonctionnement des sociétés.

L'influence du contexte est encore plus marquée dans le cas des réponses au milieu psychosocial étudiées. Il s'agit alors du stress social auquel les primates non humains peuvent être particulièrement sensibles, au point de modifier des réponses physiologiques réputées stables comme le métabolisme.

L'adaptation physiologique : deux exemples de questionnement

Deux exemples de questionnement sur l'adaptation à moyen terme (Waterlow, 1985) sont proposés ici :

- Le stress peut-il être considéré comme un indicateur global d'adaptation ? De l'adaptation au milieu physique et au milieu psychosocial

- Les normes culturelles sont-elles biologiquement adaptées ?

Exemple 1 - Le stress psychosocial

1) Problématique

L'histoire " naturelle " de l'homme est une répétition d'expériences et de co-évolutions entre celui-ci et son milieu, particulièrement lors de changement de contexte environnemental,

- dans le temps (dynamique de changement) et

- dans l'espace (migrations)

Ce contexte environnemental, susceptible de générer des stress de nature psychosociale, doit être défini relativement à ses différentes composantes. Par exemple les migrations anciennes et récentes peuvent ne pas recouvrir la même réalité psychoculturelle. La plupart des migrations anciennes, impliquant de longues distances parcourues, se sont faites par étapes en plusieurs milliers d'années alors qu'actuellement la même distance de migration peut s'effectuer en quelques heures . Peut-être faudrait-il alors tenir compte des motivations à migrer (positives ou négatives) et du temps relatif imparti à réaliser le déplacement dans sa totalité.

A partir des années 50, les travaux de Hans Selye (1962) ont enrichi le modèle traditionnel de réponses aux contraintes du milieu, en donnant au stress psychosocial un rôle prépondérant, à côté des classiques contraintes relatives au climat (température, humidité, sécheresse), la géographie (altitude, habitat), ou au milieu biologique (exposition aux agents pathogènes).

2) Questionnements :

Un certain nombre de questions se posent au chercheur en anthropobiologie :

-Quels indicateurs (biologiques ou comportementaux) utiliser et quels sont leurs critères de sensibilité et de spécificité.

- Peut-on définir les groupes les plus à risque en fonction de l'intensité, de la durée d'application et du moment de l'ontogenèse durant lequel s'applique l'agent stressant ?

- L'état d'adaptation peut-il être assimilé au temps nécessaire à récupérer le niveau de départ de l'indicateur ?

3) Outils et indicateurs

L'indicateur biologique le mieux adapté à ce type de stress de moyenne durée est le dosage du cortisol (salivaire ou urinaire), mesure ayant une bonne sensibilité mais une moins bonne spécificité, inconvénient pouvant être compensé par la finesse du regard anthropologique permettant de définir les groupes ou les contextes (Niel-Bernard et al., 2004).

Les indicateurs psychoculturels du stress psychosocial peuvent être l'histoire de vie, le discours (plaintif, répétitif), un vocabulaire spécifique (" on souffre ", " c'est la famine "), un comportement inhabituel (repli, sommeil, pleurs, cris)

4) Quelques exemples parmi d'autres

On trouve dans la littérature des exemples de stress psychosociaux décrits par les anthropologues et les psychologues mais devant être validés par les biologistes comme la structure familiale non nucléaire, une

migration récente (Pagezy et al., 2005), un statut social non valorisant. Concernant le domaine alimentaire, on ne doit pas oublier que le cortisol est une hormone catabolisante dont les effets biologiques peuvent renforcer ceux qui sont propres aux effets de régime, en détériorant l'état nutritionnel dont la croissance staturo-pondérale est considérée par les anthropobiologistes comme un indicateur d'utilisation facile (Tanner, 1976). Ainsi, la notion de " faim saisonnière de viande " (Gariné & Pagezy, 1990) et la période post sevrage dans les sociétés traditionnelles vivant en subsistance (Monod-Cassidy, 1980), pourraient recouvrir l'existence d'un double stress : d'une part un stress nutritionnel de nature biologique ayant pour origine le fait que le régime alimentaire ne répond pas aux normes biologiques, d'autre part un stress psychosocial ayant pour origine le fait que le régime alimentaire ne répond pas aux normes culturelles.

Exemple 2 - Les normes culturelles sont-elles biologiquement adaptées ?

Toute société se réfère à des normes qui peuvent n'avoir comme objectif que de marquer une catégorie particulière, de se démarquer par rapport à une autre société ou révéler la logique de sa conception du monde.

On conçoit que des normes culturelles sont biologiquement adaptatives si elle vont dans le sens de la biologie dans ses composantes de croissance, développement, santé physique et mentale.

Dans de nombreuses sociétés africaines, l'enfant, comme la femme enceinte ou allaitante, doit respecter des interdits alimentaires qui concernent essentiellement la nourriture d'origine animale comme le gibier, privant ces catégories de protéines de bonne qualité alors qu'elles se trouvent dans une période d'augmentation de leurs besoins biologiques. Dans le partage intrafamilial, il est fréquent de donner la " part du lion " à l'homme adulte alors que les enfants en bas âge ont des besoins nutritionnels relativement plus importants. Certaines prescriptions de médecins traditionnels comme les lavements de piment chez les enfants ne peuvent non plus pas être considérées comme favorisant leur état de santé.

Des cas de conduites biologiquement inadaptées sont hélas connus des médecins qui en ont fait leur cheval de bataille dès les années 60.

Un cas de conduite culturelle biologiquement adaptée mérite cependant d'être citée. Il s'agit des prescriptions concernant la femme primipare Ntomba du groupe Mongo en RDC et son enfant, fille ou garçon (Pagezy, 1983). Sitôt après son accouchement, la femme primipare appelée Wale, âgée de 15 à 18 ans, entre dans une période de réclusion qui durera 2 à 4 ans. Cette femme féconde (dans un contexte ancien de stérilité) est aimée des esprits, en particulier de mama Mpia, mère des jumeaux, ce qui lui confère le statut hautement valorisé de Wale, par lequel elle devient, le temps de sa réclusion, l'égale du nkumu, le grand chef coutumier. Les prescriptions qu'elle doit suivre et qui vont dans le sens de la biologie sont :

- Elle ne doit pas avoir de relations sexuelles, même avec le père de l'enfant, le sperme étant considéré comme poison pour l'enfant allaité, surtout pour le premier. Demeurant chez ses parents, elle est surveillée le jour par un chaperon, tandis qu'elle dort avec son enfant dans un lit clos, surveillée par une " mère ". Il en résulte un espacement des deux premières naissances d'au moins 3 ans.

- Elle reçoit un régime alimentaire spécial qu'elle partage avec son enfant, plus abondant et plus riche que celui du chef de famille.

- Elle ne travaille pas. Elle ne doit pas s'adonner aux activités qui marqueront sa vie de femme : cuisine, travaux des champs, pêche des femmes.

- Elle et son enfant évoluent dans un climat psycho-affectif d'excellente qualité : statut social élevé, image du corps valorisée, " fête de sortie ".

- L'enfant est allaité jusqu'à 3 ans et sevré progressivement.

Il en résulte un effet positif sur l'état nutritionnel (croissance, embonpoint) et psychoaffectif du couple mère-enfant.

L'adaptation : une notion figée

L'exemple de la femme primipare est emblématique de l'adéquation à la croyance assez répandue relative à la " sagesse des cultures " concernant la gestion de leur santé ou de leur environnement. Elle est à considérer de façon critique, au cas par cas, en tenant compte des dynamiques de changements. Actuellement, les changements d'aspirations chez les jeunes ainsi que l'importante récession économique a généré des comportements de " détournement " des règles conduisant au divorce des jeunes couples, au non respect

des interdits, à la séparation du couple mère-enfant, conduisant à une charge financière et sociale des primipares par leur famille, et à l'apparition de malnutrition chez les premier-nés (Pagezy, 1995). On pourrait citer également l'impact des interdits alimentaires autrefois et maintenant en régions forestières tropicales humides, considérés comme des "nids à protéines". Ce qui pouvait ne pas avoir d'impact sur l'état nutritionnel autrefois, vu l'importance des sources animales de nourritures (gibier, poissons, chenilles) peut avoir actuellement un impact pouvant s'expliquer par la surexploitation des ressources naturelles liées à l'économie et à la démographie urbaine (Pagezy, 2006).

Enfin, à propos du stress de nature psychosociale, il faut souligner la relativité sociale et culturelle de cette catégorie de stress. Un statut de stress dans une société (par exemple la structure familiale non nucléaire, phénomène courant en Océanie) n'implique pas un effet de stress dans toutes les sociétés.

Spécificités de l'approche anthropobiologique

1) Un terrain de longue durée

La bonne connaissance de son terrain et de son contexte donne à l'anthropologue biologiste un regard particulier qui le fait aborder la problématique de l'adaptabilité humaine de l'intérieur et de l'extérieur.

2) Cette bonne connaissance du terrain lui permet de travailler sur des échantillons d'effectifs réduits dans un contexte "normal" (hors hôpital), après avoir bien identifié les groupes en présence, les choisir selon des critères d'homogénéité et de réduire ainsi la variabilité intra-groupes.

3) L'anthropobiologiste est en position privilégiée dans les domaines de la microévolution et de l'adaptation.

4) Il l'est aussi dans le domaine de l'interdisciplinarité ; il utilise les outils d'autres disciplines tout en maîtrisant sa propre problématique, en particulier dans le domaine bioculturel.

Conclusions

Si les concepts d'adaptabilité et d'adaptation, selon leur intensité, leur durée, et la période de l'ontogénèse au cours de laquelle s'applique cette ou ces contraintes, sont des éléments récurrents des questionnements de l'anthropologie physiologique depuis le siècle dernier, les thèmes d'étude nous ont conduit vers une meilleure compréhension de la plasticité biologique, en incluant des analyses physiologiques adaptées au terrain. Nous sommes passés des caractères anthropométriques aux caractères physiologiques : sérologiques, hématologiques, analyse de l'air expiré, analyse de la composition corporelle et des hormones sanguines, urinaires, salivaires. Le Programme Biologique International mis en place en 1967 fut, en son temps, un grand mouvement rénovateur de l'anthropologie physiologique. La méthodologie a été uniformisée, miniaturisée et adaptée aux conditions de terrain, tandis que de nombreuses sociétés lointaines ont pu être étudiées avant leur assimilation et leur occidentalisation. Les thèmes porteurs sont actuellement davantage axés sur la malnutrition et ses composantes, sur l'exercice physique, la reproduction humaine, les réponses à l'environnement pathogène, ces thèmes ayant perduré en affinant les méthodes, notamment pour les analyses sanguines ou salivaires. Mais de nouveaux thèmes sont également apparus, permettant de faire le lien entre les sciences biologiques et les facteurs socioculturels et comportementaux : c'est le cas des recherches sur le stress et ses effets dans la croissance et le développement des enfants, ainsi que sur la sensibilité gustative en relation avec les choix des régimes alimentaires dans une perspective évolutionniste et en fonction des écosystèmes actuels. Ces nouvelles approches — qui nécessitent une collaboration équilibrée entre des ethnologues et des physiologistes pour explorer les interfaces entre l'environnement physique et les domaines culturels et symboliques de la perception — seraient à soutenir par des financements adaptés pour que le CNRS continue d'affirmer sa présence dans un contexte international indispensable à ces recherches.

Références bibliographiques

Addessi, E., Galloway, A.T., Birch, L. & Visalberghi, E., 2004 — Taste perception and food choices in capuchin monkeys and human children. *Primatologie*, 6 : 101-128.

Damon, A., 1975 — *Physiological anthropology*, New York, London, Toronto : Oxford University Press, 367 p.

Garine, I. De & Pagezy, H., 1990 — Seasonal hunger or craving for meat. In : C.M. Hladik, S. Bahu-
chet and I. De Garine (eds.) Food and nutrition in the African rain forest, Paris, Unesco/MAB, pp 43-49.

Hladik, C.M. & Pasquet, P., 1999 — Evolution des comportements alimentaires : adaptations morpholo-
giques et sensorielles. Bull. Mém. Société Anthropol. Paris, 11 : 307-332.

Hladik, C.M., 2006, sous presse — Salt as a non-food: to what extent do gustatory perceptions deter-
mine non-food vs food choices? In : H. Macbeth & J. McClancy (Eds.) Consuming the inedible: neglected
dimensions of food choice. Berghahn Books, Oxford.

Hladik, C.M., Pasquet, P. & Simmen, B., 2002 — New perspectives on taste and primate evolution:
the dichotomy in gustatory coding for perception of beneficent vs. noxious substances as supported by corre-
lations among human thresholds. Am. J. Phys. Anthropol., 117 : 342-348.

Hladik, C.M., Simmen, B. & Pasquet, P., 2003 — Primatological and anthropological aspects of taste
perception and the evolutionary interpretation of “basic tastes”. Anthropologie, 41 : 9-16.

Krief, S., C. Hladik, C.M. & Haxaire, C., 2005 — Ethnomedicinal and bioactive properties of plants
ingested by wild chimpanzees in Uganda. Journal of Ethnopharmacology, 101 : 1-15.

Marlier, L. Schaal, B., & Soussignan, R., 1997 — Orientation responses to biological odours in human
newborn. Initial pattern and postnatal plasticity. C.R. Acad. Sci. Paris, 320 : 999-1005.

Millan-Fuertes, A., Cantarero, L., Medina, X., Montejano, M. & Portalatin, M.J. (eds), 2004 — Arbi-
trario cultural. Racionalidad e irracionalidad del comportamiento comensal. Homenaje a Igor de Garine, La
Val de Onsera, Huesca (Espagne).

Monod-Cassidy, C. 1980 — Benign neglect and toddler malnutrition. In : L.S. Greene, F.E. Johnston
(eds), Social and Biological Predictors of Nutritional Status, Physical Growth and Neurological Develop-
ment, Academic Press, New York, London, Toronto, Sydney, San Francisco, pp. 109-139

Niel-Bernard, V., Pagezy, H., Darlu, P., 2004 — Mesurer le niveau de stress d'enfants à leur domicile
(Marseille) : mise au point méthodologique, Bull. Mém. Société Anthropol. Paris, n.s., 16, 1-2 : 105-113.

Pagezy, H., 1983 — The attitude of the Ntomba society towards the primiparous woman and its biolo-
gical effects. J. Biosoc. Sci., 15 : 421-431.

Pagezy, H., 1995 — De l'adaptation nutritionnelle à la malnutrition : interactions écologiques et socio-
culturelles dans l'alimentation des Ntomba du Zaïre. In : R. Devisch, F. de Boeck, D. Jonckers (eds) Alimen-
tations, traditions et développements en Afrique intertropicale. Paris : l'Harmattan, pp. 272-303.

Pagezy, H., 2006 — Alimentation et croissance : faut-il condamner les interdits alimentaires ? Antro-
po, 11 : 119-127, www.didac.ehu.es/antropo.

Pagezy, H., Niel-Bernard, V. et P. Darlu, 2005 — Stress psychosocial de l'enfant et excrétion urinaire de
cortisol : impact du type de structure familiale et de l'expérience de migration. Bull. Mém. Société Anthro-
pol. Paris., 17 : 239-251.

Pasquet, P. & Pagezy, H., 2000 — Pour une approche anthropologique de la perception sensorielle.
Bull. Mém. Société Anthropol. Paris, 12 : 347-349.

Robbe, B. & Hladik, C.M., 1994 — Taste responses, food choices and salt perception among the Inuit
of Greenland. In : Thierry, B., Anderson, J.R. & J.J. Herrenschildt (eds.) Selected Proceedings of the XIVth
Congress of the International Primatological Society. Vol. I. pp. 151-154. Editions de l'Université Louis
Pasteur, Strasbourg.

Selye, H., 1962 — Le stress de la vie, Éditions Gallimard, collection L'avenir de la science, Paris, 397
p., (version française de The stress of life, New York, Mc Graw Hill 1956).

Simmen, B., 2004 — Perception gustative des substances de défense chimique des végétaux : adapta-
tion et plasticité des réponses des primates. Primatologie, 6 : 149-170.

Tanner, J.M., 1976 — Growth as a monitor of nutritional status. Proceedings of the Nutrition Society
42, 2 : 131, 138.

Tarnaud, L., 2006 — Feeding behavior of lactating brown Lemur females (*Eulemur fulvus*) in Mayot-
te: influence of infant age and plant phenology. American Journal of Primatology, 68 : 966-977.

Waterlow, J.C., 1985 — What do we mean by adaptation ? In Sir K. Blaxter et J.C. Waterlow (eds),
Nutritional adaptation in man, Londres : J. Libbey, pp. 1-12.

Weiner, J.S. & Baker, P.T., 1965 — International Biological Program. Guide to the human adaptability
proposals. ICSU, Special Committee for the I.B.P., Londres : S.I.B.P., 72 p.