

# De l'est à l'ouest de l'Afrique, une seule morphologie pygmée qui diffère de celle des Non-Pygmées

## From East to West Africa, a Single Pygmy Morphology that Differs from Non-Pygmies

F.V. Ramirez Rozzi · A. Froment · J. Ghesquière

Reçu le 5 septembre 2017; accepté le 25 janvier 2018  
© Société d'Anthropologie de Paris et Lavoisier SAS 2018

**Résumé** En plus de leur taille réduite, les groupes pygmées ont été décrits comme présentant des proportions corporelles particulières qui pourraient résulter d'une réduction d'échelle (allométrie) au cours de la croissance. Cependant, les groupes pygmées pourraient ne pas partager la même morphologie. À partir de l'analyse des mensurations corporelles et des allométries de trois groupes pygmées de différentes régions d'Afrique et d'un groupe non pygmée, nous avons testé a) s'il existe plus d'une morphologie chez les Pygmées et b) si la différence avec les Non-Pygmées peut être expliquée par des processus allométriques. Nos résultats suggèrent que les groupes pygmées partagent la même morphologie : la diversité morphologique chez les Pygmées s'opère au long d'un même axe qui est isométrique. Par contre, chez les Non-Pygmées, la conformation se modifie en fonction de la variation de la taille, car la taille et le tronc présentent un rapport allométrique. Donc, la différence de conformation entre Pygmées et Non-Pygmées ne peut pas être expliquée par une réduction d'échelle, elle indique plutôt deux modalités distinctes de constitution corporelle.

**Mots clés** Pygmées · Proportion corporelle · Conformation · Taille · Allométrie

**Abstract** Besides their small body size, the various Pygmy groups found across different African regions have generally been described as presenting particular body proportions.

---

F.V. Ramirez Rozzi (✉)  
UMR 5288 AMIS, faculté de chirurgie dentaire,  
1 rue Maurice-Arnoux, 92120 Montrouge, France  
e-mail : fernando.ramirez-rozzi@cnsr.fr

A. Froment  
UMR 7206, Musée de l'Homme, 17, place du Trocadéro,  
75116 Paris, France

J. Ghesquière  
Faculty of Kinesiology and Rehabilitation Sciences,  
Tervuursevest 101, box 1500, 3001 Leuven, Belgium

This could result from a reduction of scale (allometry) during growth, relatively to non-Pygmy groups. However, morphological differences may also exist between the Pygmy groups. In this study, we have analyzed body measurements and allometries in Pygmy groups from different regions and also in a non-Pygmy group, to test whether: a) Pygmies have more than one morphology (intra-Pygmy variability), and b) differences with non-Pygmies can be explained by allometric processes. Our results suggest that all Pygmies share the same morphology, with morphological variations occurring along the same axis, which is isometric. In non-Pygmies, on the other hand, changes in shape occur with changes in size: the trunk shows an allometric relationship with size. Thus, the differences in body shape between Pygmies and non-Pygmies cannot be explained only by a reduction of scale, but rather it suggests two different patterns of morphological development.

**Keywords** Pygmies · Body proportion · Shape · Size · Allometry

Le terme « pygmée » a longtemps été utilisé pour désigner les populations d'Afrique équatoriale ayant une taille moyenne adulte inférieure à 1,55 m [1]. Il comprend des groupes répartis en deux ensembles géographiques, l'un à l'ouest (Baka, Aka, Kola, Bongo, Bedzan et Koya) et l'autre à l'est (Aka, Efé, Sua et Twa). Le groupe Twa habitant dans la zone du lac Tumba en République démocratique du Congo (RDC) est aussi considéré comme groupe pygmée [2]; Vallois [3] les nommait les Pygmées du « centre ». Tous ces groupes parlent des langues différentes et sont reconnus comme des Pygmées non seulement en raison de leur petite taille, mais encore et surtout par leurs caractéristiques sociales et économiques. Ce sont à l'origine des groupes de chasseurs-cueilleurs semi-nomades qui se caractérisent aussi par des rapports très particuliers, complexes et très divers, avec les groupes voisins non pygmées [4].

Les études en génétique des populations ont révélé que, bien que l'utilisation d'une taille adulte moyenne comme critère de distinction entre groupes pygmées et non pygmées soit arbitraire, elle reflète assez correctement l'existence d'entités biologiques distinctes. En effet, Patin et al. [5,6], en comparant l'ADN nucléaire de cinq groupes pygmées, trois originaires de l'Ouest et deux de l'Est, et de cinq groupes non pygmées, ont suggéré que la lignée pygmée s'est séparée de celle non pygmée il y a environ 60 000 ans et que les sous-ensembles est et ouest de groupes pygmées ont divergé depuis environ 20 000 ans. Verdu et al. [7,8], analysant les microsattélites des groupes pygmées et non pygmées de l'Ouest, arrivent à des conclusions semblables et ont suggéré que les groupes pygmées de l'Ouest sont issus d'une population ancestrale qui s'est diversifiée il y a près de 2 800 ans.

La taille réduite des Pygmées résulte de fondements génétiques [9,10]. Les études sur les facteurs de croissance responsables du phénotype pygmée ont été réalisées en considérant que les processus endocriniens étaient les mêmes dans les deux ensembles [11–18]. Or, les études sur la croissance somatique ont révélé que la taille réduite des Pygmées est un phénomène de convergence évolutive, les modalités de croissance étant différentes entre les groupes de l'Est et de l'Ouest [19]. En effet, tandis que dans les groupes de l'Est [20] la croissance intra-utérine a été restreinte, les groupes de l'Ouest se caractérisent par une croissance ralentie pendant la petite enfance.

Depuis les premières descriptions des Pygmées, les auteurs ont été étonnés non seulement par la taille réduite, mais aussi par des proportions corporelles particulières [21,22]. Bien que ces premières impressions ne fussent pas supportées par des analyses, Poutrin [23] pour les Pygmées de l'Ouest et Pagezy [2] pour les Twa du lac Tumba ont confirmé que les Pygmées présentent, par rapport au tronc, des membres inférieurs plus courts que chez les Non-Pygmées, tandis qu'il n'y a pas de différences pour les membres supérieurs.

La conformation particulière des Pygmées ne résulterait pas pour autant de modifications importantes dans la dimension des différentes parties corporelles. Shea et Bailey [24] ont comparé la conformation chez les Pygmées Efé et les groupes non pygmées. Disposant d'individus adultes, mais aussi de subadultes, ils ont pu établir l'allométrie ontogénique des Efé et ont observé que les adultes non pygmées se situent dans le prolongement de cette allométrie. La conformation particulière des Pygmées Efé résulte donc principalement d'une réduction d'échelle au long de la croissance allométrique (*ontogenetic scaling*). En d'autres mots, tout Non-Pygmée qui aurait arrêté sa croissance avec une taille semblable à celle des Pygmées présenterait la même conformation qu'un Pygmée adulte.

Vallois [3], en comparant les Pygmées de l'Ouest et de l'Est, a observé que les premiers présentent une plus grande

stature et un tronc plus long. Mais il ne peut pas affirmer que ceux de l'Ouest sont des Pygmées avec des traits moins marqués que ceux de l'Est, car le tronc des Pygmées occidentaux, bien que plus long, est plus étroit que celui des Pygmées de l'Est (argument pour refuser l'hypothèse de l'existence des Pygmées et des Pygmoïdes de Schebesta [25]). Vallois suggère donc la présence de plus d'un type dans la conformation pygmée.

L'objectif de ce travail est de comparer les proportions des Pygmées de l'Est, de l'Ouest et du centre pour confirmer ou infirmer l'existence de plusieurs conformations. La conformation des Pygmées est aussi comparée à celle des Non-Pygmées vivant dans le même environnement.

## Matériel

La comparaison des rapports métriques entre populations ne peut pas s'effectuer à partir des mesures de la tendance centrale ; les allométries ontogéniques et statiques (qui se réfèrent à une seule étape de la croissance) ne peuvent se calculer qu'avec les données individuelles. Après avoir compilé les archives de différentes institutions, nous avons pu obtenir les données individuelles de plusieurs enquêtes biométriques. Ayant pour objectif la comparaison de la conformation des groupes pygmées de différents ensembles, nous présentons ici les données des Pygmées Baka du Cameroun, des Efé de l'Ituri et des Twa du lac Tumba (RDC).

Les mensurations des Baka (80 femmes, 61 hommes) ont été obtenues en 2010 et 2015 (AF et FRR) lors d'une étude longitudinale de la croissance dans la localité du Bosquet (Cameroun) [19,26]. Les mesures des Efé (31 femmes, 35 hommes) ont été fournies par Bailey et correspondent à celles qui ont été utilisées par Shea et Bailey [24]. Bailey n'a pas mesuré la taille en position assise. L'un de nous (JG) a mesuré des Twa de sexe masculin lors de ses séjours dans les années 1960 au lac Tumba [27,28] ; les mesures des femmes ont été fournies par les travaux de Pagezy [2]. Un total de 59 Twa (29 femmes, 30 hommes) sont inclus dans cette étude, mais certaines mesures manquent pour quelques individus. Pour le groupe non pygmée, nous avons utilisé, comme Shea et Bailey [24], les données publiées par Czekański [29]. Cet anthropologue polonais n'avait examiné que des hommes adultes, donc la comparaison avec les Pygmées sera limitée à 50 hommes du groupe Hiru mesurés dans la région de Toro, à l'ouest de Fort Portal, zone frontière entre l'Ouganda et la RDC.

## Méthodes

Les mesures corporelles classiques ont été considérées pour effectuer l'analyse de la conformation : poids, taille, taille

assise, hauteur à l'épine iliaque antérieure (Heias) qui permet d'estimer la hauteur des membres inférieurs, longueur maximale du membre supérieur, largeur entre les épaules (diamètre biacromial) et largeur au niveau du bassin (diamètre bicrête, entre les crêtes iliaques) (Tableau 1).

Les Baka ont des âges connus [19] et les Efé, des âges estimés [24]. Nous avons retenu les individus à partir de 14 ans. Une étude reposant exclusivement sur des individus adultes ne permettrait d'obtenir que l'allométrie statique pour cette étape de la croissance, tandis que l'inclusion des individus subadultes permet de caractériser au moins la dernière phase de l'allométrie ontogénique. Les autres groupes ne sont représentés que par des individus adultes, et donc leurs analyses se réfèrent à l'allométrie statique.

Dans une première étape, seuls les individus adultes ( $\geq 18$  ans) ont été inclus dans l'analyse, afin d'évaluer le dimorphisme sexuel des variables et des proportions dans chaque groupe (*t*-test). La comparaison entre les groupes a aussi été effectuée en considérant seulement les adultes (*t*-test).

Il faut préciser que nous considérons comme analyse des allométries la comparaison entre la taille (totale ou d'une variable) et la conformation (proportion d'un trait sur la taille) selon l'école Gould-Mosimann [30]. La comparaison de deux mensurations ne conduit pas à déterminer des allométries (école Huxley-Jolicœur) [31,32]. Les courbes de régression des moindres carrés entre taille et conformation représentent la croissance allométrique qui peut être :

- isométrique si le ratio entre deux variables (conformation) ne se modifie pas (régression non significative) au cours de la modification de la variable indépendante (taille) ;
- allométrique si la conformation se modifie (régression significative) au cours de la modification de la variable indépendante (taille).

**Tableau 1** Mesures et abréviations / *Measurements and abbreviations*

Et = écart-type = <i>SD</i> = <i>standard deviation</i>
Es = erreur standard = <i>SE</i> = <i>standard error</i>
BMI = indice de masse corporelle = <i>body mass index</i>
T = taille = <i>size</i> Tassis = taille assise = <i>seated height</i>
Heais = hauteur à l'épine iliaque antérieure = <i>height anterior iliac spine</i>
LMS = longueur du membre supérieur = <i>upper member length</i>
Biacro = diamètre biacromial = <i>biacromial breadth</i>
Bicrête = diamètre des bicrêtes iliaques = <i>biiliac diameter</i>
ND = non disponible = <i>not available</i>
NS = non significative = <i>not significant</i>
TassT = ratio Tassis / Taille = <i>Seated height/Size ratio</i>
HeiasT = ratio Heais / Taille = <i>HeiasT/size ratio</i>
LMS Tass = ratio LMS / Tassis = <i>LMS/seated height ratio</i>
BiacroTass = ratio Biacro / Tassis = <i>Biacro/seated height ratio</i>

Donc, tout d'abord des régressions entre les variables et la taille (conformation) ont été calculées pour les adultes de chaque sexe de chaque groupe ; les régressions ont été comparées entre les sexes au sein de chaque groupe et entre les groupes. Si l'observation de Vallois [3] est correcte, on s'attendra à ce que les Baka diffèrent des Efé au moins dans les régressions qui prennent en compte le diamètre biacromial. Ensuite, pour établir la croissance allométrique statique (adultes), des régressions ont été obtenues entre la conformation et la taille pour chaque sexe de chaque groupe. Enfin, ces régressions allométriques ont été comparées entre les groupes pygmées et le groupe non pygmée. Si les régressions ne montrent pas de différence significative ( $p \leq 0,05$ ), il n'est pas possible de distinguer plus d'un type de morphologie.

La comparaison entre les régressions a été effectuée avec le logiciel SPSS. Le degré de signification dans la différence de pente et d'interception de l'axe Y entre deux lignes de régression peut être obtenu avec l'analyse de covariance (ANCOVA), appelée « modèle linéaire général univarié » dans la version française de SPSS. Mais ce logiciel permet aussi de comparer des régressions à partir d'une analyse de variance (ANOVA) dans laquelle une variable factice codée de façon binaire (0, 1) et une autre variable résultant du produit entre la variable factice et la variable indépendante accompagnent celle-ci comme covariables. La variable factice sert à séparer les deux groupes à comparer [33]. Pour effectuer cette analyse, il faut partir d'une régression linéaire. Dans le tableau résultant, le coefficient de la variable factice indique le degré de signification de la différence des interceptions avec l'axe Y, tandis que celui du produit de cette variable avec l'indépendante donne la comparaison des coefficients de régression (pente).

Une dernière analyse concerne l'allométrie ontogénique. Elle a été obtenue chez les Baka et les Efé en incluant les individus subadultes pour caractériser l'allométrie ontogénique, au moins pendant la dernière étape de la croissance. Nous avons testé si les Hiru se situent dans le même axe de croissance que les groupes pygmées [24]. Pour cette comparaison, bien évidemment, seulement les hommes Baka et Efé ont été considérés.

## Résultats

Le même type de dimorphisme sexuel existe dans les trois groupes pygmées (Tableau 2), les différences sont significatives, excepté pour l'indice de masse corporelle et le diamètre bicrête. Par contre, le dimorphisme sexuel des proportions corporelles ne semble pas suivre la même modalité selon les groupes. Chez les Baka et les Efé, la longueur du membre supérieur est proportionnellement plus importante que la taille, et la longueur du membre inférieur est plus

<b>Tableau 2</b> Dimorphisme sexuel des variables chez les Pygmées / <i>Sexual dimorphism in Pygmy traits</i>							
<b>Groupe</b>	<b>Variable</b>	<b>Sexe</b>	<b>n</b>	<b>Moyenne</b>	<b>Et</b>	<b>Es</b>	<b>p</b>
Baka	Poids	H	42	48,7	4,86	0,75	**
		F	64	44,3	5,16	0,64	
	Taille	H	42	154,4	4,03	0,62	**
		F	64	147,0	5,23	0,65	
	BMI	H	42	20,38	1,43	0,22	NS
		F	64	20,44	1,61	0,20	
	Tassis	H	42	81,1	2,71	0,42	**
		F	64	77,0	2,89	0,36	
	Heais	H	42	87,6	2,62	0,40	**
		F	64	83,6	3,86	0,48	
	LMS	H	42	71,7	2,39	0,37	**
		F	64	66,9	3,56	0,45	
	Biacro	H	42	35,9	1,59	0,25	**
		F	64	33,0	1,80	0,23	
	Bicrête	H	42	24,5	1,45	0,22	NS
		F	64	24,2	1,20	0,15	
Twa	Poids	H	27	48,0	5,11	0,98	**
		F	29	42,9	6,20	1,15	
	Taille	H	27	159,0	5,38	1,04	**
		F	29	148,7	5,26	0,98	
	BMI	H	27	18,98	1,79	0,35	NS
		F	29	19,36	2,16	0,40	
	Tassis	H	23	83,0	2,79	0,58	**
		F	28	77,7	2,59	0,49	
	Heais	H	23	88,8	4,61	0,96	**
		F	29	83,5	4,64	0,86	
	LMS	H	23	70,3	3,09	0,64	**
		F	29	65,1	2,85	0,53	
	Biacro	H	23	34,1	1,54	0,32	**
		F	29	30,7	2,64	0,49	
	Bicrête	H	23	23,3	1,16	0,24	*
		F	29	22,5	1,46	0,27	
Efé	Poids	H	25	42,9	4,82	0,96	**
		F	29	38,1	4,26	0,79	
	Taille	H	25	146,0	5,61	1,12	**
		F	29	138,9	3,90	0,73	
	BMI	H	25	20,07	1,42	0,28	NS
		F	29	19,74	1,86	0,35	
	Tassis	H					
		F					
	Heais	H	25	79,7	3,70	0,74	**
		F	29	76,0	2,82	0,52	
	LMS	H	24	65,5	3,22	0,66	**
		F	29	61,4	2,49	0,46	
	Biacro	H	25	34,5	6,60	1,32	**
		F	29	29,7	5,37	1,00	
	Bicrête	H	24	22,8	1,05	0,21	NS
		F	23	22,7	1,09	0,23	

\*:  $p \leq 0,05$  ; \*\*:  $p \leq 0,01$

<b>Tableau 3</b> Dimorphisme sexuel des proportions / <i>Sexual dimorphism in body proportions</i>									
	<b>Tassise</b>	<b>Heias</b>	<b>LMS</b>	<b>LMS</b>	<b>Biacro</b>	<b>Bicrête</b>	<b>LMS</b>	<b>Biacro</b>	<b>Bicrête</b>
	<b>Taille</b>	<b>Taille</b>	<b>Taille</b>	<b>Tassise</b>	<b>Tassise</b>	<b>Tassise</b>	<b>Heias</b>	<b>Taille</b>	<b>Taille</b>
<b>Baka</b>	NS	NS	**	NS	**	**	**	**	**
<b>Efe</b>	nd	NS	*	nd	nd	nd	**	NS	**
<b>Twa</b>	NS	NS	NS	NS	*	*	NS	*	*

\*:  $P \leq 0,05$ , \*\*:  $P \leq 0,01$

<b>Tableau 4</b> Différences entre les groupes Pygmées / <i>Differences among Pygmy groups</i>									
<b>Homme</b>									
	<b>Poids</b>	<b>T</b>	<b>BMI</b>	<b>Tassis</b>	<b>Heias</b>	<b>LMS</b>	<b>Biacro</b>	<b>Bicrête</b>	<b>TassT</b>
Baka–Twa	NS	**	**	*	NS	*	**	**	NS
Baka–Efé	**	**	NS	ND	**	**	NS	**	ND
Twa–Efé	**	**	*	ND	**	**	NS	NS	ND
	<b>HeiasT</b>	<b>LMST</b>	<b>LMSTass</b>	<b>BiacroTass</b>	<b>BicrêtTass</b>	<b>LMSHeias</b>	<b>BiacroT</b>	<b>BicrêteT</b>	
Baka–Twa	*	**	**	**	**	**	**	**	
Baka–Efé	**	**	ND	ND	ND	NS	NS	NS	
Twa–Efé	**	*	ND	ND	ND	**	*	**	
<b>Femmes</b>									
	<b>Poids</b>	<b>T</b>	<b>BMI</b>	<b>Tassis</b>	<b>Heias</b>	<b>LMS</b>	<b>Biacro</b>	<b>Bicrête</b>	<b>TassT</b>
Baka–Twa	NS	NS	**	NS	NS	**	**	**	NS
Baka–Efé	**	**	NS	ND	**	**	**	**	ND
Twa–Efé	**	**	NS	ND	**	**	NS	NS	ND
	<b>HeiasT</b>	<b>LMST</b>	<b>LMSTass</b>	<b>BiacroTass</b>	<b>BicrêtTass</b>	<b>LMSHeias</b>	<b>BiacroT</b>	<b>BicrêteT</b>	
Baka–Twa	*	**	**	**	**	**	**	**	
Baka–Efé	**	**	ND	ND	ND	NS	NS	NS	
Twa–Efé	**	NS	ND	ND	ND	**	**	**	

\*:  $p \leq 0,05$  ; \*\*:  $p \leq 0,01$

grande chez les hommes que chez les femmes (Tableau 3). Chez les Twa et les Baka, les hommes ont par rapport au tronc des épaules plus larges et une ceinture pelvienne plus étroite que les femmes. Ces aspects n'ont pas pu être étudiés chez les Efé. Pour combler cette lacune, nous avons examiné les proportions des diamètres biacromial et bicrête avec la taille. Les résultats pour les Baka et les Twa sont semblables en ce qui concerne la taille assise, c'est-à-dire un dimorphisme sexuel élevé pour les Baka et moins marqué pour les Twa. Les Efé présentent comme les Baka un dimorphisme marqué pour le rapport bicrête et taille, mais il n'y a pas de dimorphisme sexuel pour le rapport entre biacromial et taille.

Les différences entre les groupes sont présentées dans le tableau 4. La plupart des variables montrent des différences significatives. On peut remarquer que les Efé se distinguent des deux autres groupes par leur taille et leur poids et que le groupe Twa présente des proportions qui le distinguent des deux autres. Contrairement à ce qui a été observé par Vallois [3], les Baka (Pygmées de l'Ouest) ont un diamètre

**Tableau 5** Comparaison des régressions entre les sexes / *Comparisons of linear regressions between sexes*

	<b>Conformation</b>	<b>Coefficient</b>	<b>Intersection</b>
		<b>p</b>	<b>p</b>
Baka	Heias/Taille	0,179	0,192
	LMS/Taille	0,989	0,902
	Biacro/Taille	0,532	0,449
	Bicrêt/Taille	0,666	0,606
	Tassis/Taille	0,093	0,108
Twa	Heias/Taille	0,432	0,471
	LMS/Taille	0,602	0,648
	Biacro/Taille	0,822	0,742
	Bicrêt/Taille	0,235	0,275
	Tassis/Taille	0,971	0,944
Efé	Heias/Taille	0,822	0,784
	LMS/Taille	0,643	0,681
	Biacro/Taille	0,627	0,593
	Bicrêt/Taille	0,58	0,514

biacromial plus large que les Efé (Pygmées de l'Est), mais la différence n'est significative que pour les femmes. Le rapport entre la hauteur du membre inférieur et la taille distingue les trois groupes, de même que le rapport entre la taille et la longueur du membre supérieur pour les hommes.

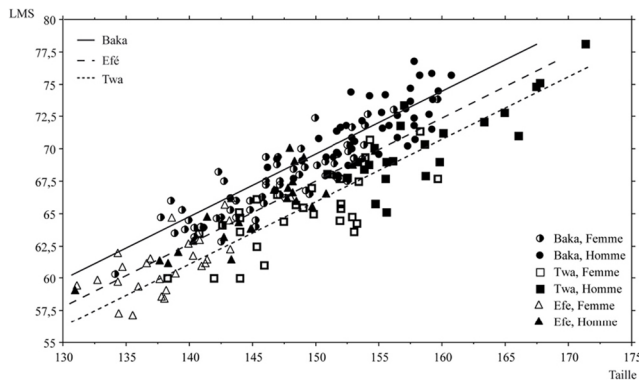
Les résultats pour les régressions entre les variables et la taille sont présentés dans le tableau 5 (entre les sexes) et le tableau 6 (entre les groupes). Les régressions ne sont dissemblables ni entre les sexes ni entre les groupes pygmées (Fig. 1). Donc, la conformation ne change pas significativement ni entre les sexes d'un même groupe ni entre les groupes de Pygmées ; leurs différences sont fortement influencées par les modifications de taille. Quand les groupes pygmées sont comparés avec les Hiru (Non-Pygmées), la seule différence observée concerne le rapport entre la taille assise et la taille chez les Baka, mais pas chez les Twa (la taille assise n'a pas été obtenue chez les Efé). Pour ce qui est de la comparaison entre la conformation et la taille (rapport

allométrique), toutes les régressions entre les groupes pygmées montrent que la conformation (ratio entre les variables) ne change pas significativement quand la taille (variable indépendante) se modifie ( $p < 0,05$ ) (Tableau 7) (Fig. 2). L'unique exception est le rapport du ratio taille assise/taille avec la taille chez les femmes Baka et Twa, dont les coefficients de détermination ( $R^2$ ) sont de toute façon bas. En d'autres termes, les modifications sont isométriques, les corps changent de taille, mais gardent toujours une conformation semblable. Par contre, chez les Non-Pygmées, les ratios des diamètres et de la taille assise avec la stature montrent une allométrie statique négative par rapport à la stature (Tableau 7). Ainsi, le coefficient de détermination signale que les équations de régression ne montrent pas une forte prédiction de la distribution des points, l'augmentation en taille s'accompagne clairement d'une diminution proportionnelle des diamètres et de la taille assise, ce qui produit un changement de conformation.

**Tableau 6** Comparaison des régressions entre les groupes pygmées et les Hiru / *Comparisons of linear regressions among Pygmy groups and the Hiru*

Comparaison	Conformation	Hommes		Femmes	
		Coefficient	Intersection	Coefficient	Intersection
		<i>P</i>	<i>P</i>	<i>P</i>	<i>P</i>
Baka/Twa	Heias/Taille	0,381	0,349	0,245	0,211
	LMS/Taille	0,998	0,816	0,438	0,78
	Biacro/Taille	0,573	0,722	0,462	0,611
	Bicrêt/Taille	0,789	0,921	0,124	0,069
Baka/Efé	Heias/Taille	0,263	0,171	0,671	0,801
	LMS/Taille	0,452	0,361	0,853	0,709
	Biacro/Taille	0,938	0,945	0,113	0,108
	Bicrêt/Taille	0,91	0,949	0,791	0,84
Twa/Efé	Heias/Taille	0,9	0,954	0,24	0,255
	LMS/Taille	0,486	0,556	0,539	0,559
	Biacro/Taille	0,818	0,87	0,16	0,202
	Bicrêt/Taille	0,809	0,948	0,21	0,15
Hiru/Baka	Heias/Taille	0,463	0,568		
	LMS/Taille	0,64	0,657		
	Biacro/Taille	0,222	0,301		
	Bicrêt/Taille	0,261	0,279		
Hiru/Efé	Tassis/Taille	0,015	0,033		
	Heias/Taille	0,765	0,497		
	LMS/Taille	0,294	0,24		
	Biacro/Taille	0,524	0,573		
Hiru/Twa	Bicrêt/Taille	0,214	0,188		
	Heias/Taille	0,71	0,579		
	LMS/Taille	0,67	0,557		
	Biacro/Taille	0,526	0,52		
	Bicrêt/Taille	0,364	0,284		
	Tassis/Taille	0,511	0,718		





**Fig. 1** Rapport entre la longueur du membre supérieur (LMS) et la taille dans les trois groupes de Pygmées par sexe. Les lignes de régression correspondent aux hommes. Elles ne sont pas différentes ( $p < 0,05$ ) ni entre les sexes ni entre les groupes. Les trois groupes présentent le même rapport (conformation) / *Ratio between upper member length (LMS) and size in the three Pygmy groups by sex. Only regressions for males are shown. Regressions do not differ by sex or by group. The same ratio is observed for all three groups (shape)*

L'isométrie chez les groupes pygmées contraste avec l'allométrie des dimensions du tronc chez le groupe non pygmée. La comparaison entre ces régressions allométriques permet de déterminer si ces différences sont significatives. Les résultats de cette comparaison sont présentés dans le tableau 8. Bien que les allométries des diamètres chez les Hiru ne montrent pas une différence significative avec les isométries chez les groupes pygmées, les régressions allométriques concernant le ratio taille assise/taille avec la taille sont significativement différentes entre les Hiru et les Baka. La différence de conformation révélée par les régressions significativement différentes entre la taille assise et la taille (tableau 6) se traduit par un rapport allométrique distinct entre ces groupes (Tableau 8). Donc, les Baka diffèrent du groupe non pygmée par un tronc plus long par rapport à la taille (Fig. 3).

La présence d'une allométrie négative chez les Hiru signale que l'augmentation en taille n'est pas suivie d'une augmentation des dimensions du tronc, mais qu'elle résulte principalement d'une variation importante dans la taille des membres inférieurs. Chez les Baka, l'isométrie suggère que la quantité de variation de la taille et celle du tronc sont proportionnelles. Le tableau 9 donne les écarts de variations de différentes mesures chez les Baka et les Hiru. L'écart de la taille assise est semblable dans les deux groupes, tandis que celui de la taille chez les Hiru correspond au double, en valeurs absolues, de celui chez les Baka, fortement influencé par la variation de la longueur des membres inférieurs.

Quand les individus subadultes des Baka et des Efé sont inclus dans l'analyse, on observe, comme il a été décrit pour

l'allométrie statique adulte, que les régressions ne sont pas significatives (Tableau 10), ce qui indique que les allométries ontogéniques suivent une croissance isométrique. Il n'existe pas de différence significative ni entre les sexes ni entre les groupes. Donc, les Baka et les Efé (hommes et femmes) partagent la même allométrie ontogénique pendant la dernière étape de la croissance. Quand ces allométries ontogéniques sont comparées à l'allométrie statique des Hiru, les différences entre les Baka et ce groupe non pygmée s'accroissent (Tableau 11). En effet, en plus du ratio taille assise/taille, les rapports des diamètres avec la taille deviennent très dissemblables (Fig. 3). Le diamètre entre les crêtes iliaques par rapport à la taille distingue aussi les Efé des Hiru. Ces résultats mettent en évidence que les proportions du tronc par rapport à la taille chez les Baka suivent une croissance allométrique (isométrique) qui se distingue des rapports observés chez les Hiru. Ceux-ci ne se placent pas dans la continuité de la croissance ontogénique des Baka (Fig. 3).

## Discussion

Les premières observations biométriques signalent que, en plus de leur petite taille, les Pygmées se distinguent des Non-Pygmées par leurs proportions corporelles [22]. Poutrin [34] a été le premier à proposer des valeurs qui suggéraient que le tronc des Pygmées de l'Ouest était, par rapport aux membres inférieurs, plus long que celui des Non-Pygmées. Vallois [3] a même suggéré que la conformation du tronc différait entre les Pygmées de l'Est et de l'Ouest. Toutes ces analyses se sont limitées à comparer les valeurs moyennes, aucun traitement statistique n'a été réalisé pour comprendre si les résultats indiquaient une différence significative. Plus récemment, Shea et Bailey [24], fondés sur une ANCOVA, ont suggéré que des différences significatives dans la conformation existent entre les Efé et les Non-Pygmées, mais ces différences correspondent à des variations sur la même droite ontogénique. D'après Shea et Bailey, la conformation des Non-Pygmées et celle des Efé, bien que dissemblables, se situent dans le même axe de croissance.

Nous avons comparé trois groupes de Pygmées provenant de trois régions différentes et un groupe de Non-Pygmées (Hiru) qui habite comme les Pygmées la forêt équatoriale. Nos résultats suggèrent que les trois groupes de Pygmées se différencient par de nombreux aspects, qu'il s'agisse des mensurations ou des rapports entre les mensurations. Contrairement aux observations de Vallois [3], les Baka montrent des diamètres plus grands que les Efé. Cependant, les régressions de la conformation avec la taille (allométrie statique chez les adultes) montrent toutes que les changements au sein de chaque groupe sont isométriques. La conformation ne change pas entre hommes et femmes ni

**Tableau 7** Régressions entre la conformation et la taille (allométrie statique, adultes) / *Regressions between shape and size (static allometry, adults)*

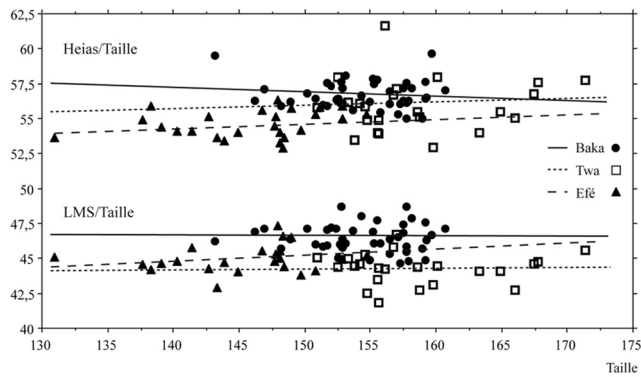
Groupe	Sexe	Allométrie	Régression	<i>p</i>	R <sup>2</sup>
Baka	Hommes	HeiasTaille/Taille	$y = 61,578 - 0,032x$	0,427	0,016
		LMSTaille/Taille	$y = 47,747 - 0,008x$	0,832	0,001
		BiacroTaille/Taille	$y = 27,239 - 0,026x$	0,468	0,013
		BicrêteTaille/Taille	$y = 17,023 - 0,008x$	0,821	0,001
		TassisTaille/Taille	$y = 51,340 + 0,008x$	0,86	0,001
	Femmes	HeiasTaille/Taille	$y = 50,426 + 0,044x$	0,182	0,029
		LMSTaille/Taille	$y = 46,357 - 0,004x$	0,859	0,001
		BiacroTaille/Taille	$y = 21,742 + 0,005x$	0,831	0,001
		BicrêteTaille/Taille	$y = 20,932 - 0,030x$	0,077	0,05
		TassisTaille/Taille	$y = 66,306 - 0,095x$	0,008	0,108
Twa	Hommes	HeiasTaille/Taille	$y = 49,586 + 0,040x$	0,595	0,014
		LMSTaille/Taille	$y = 43,788 + 0,003x$	0,942	0,000
		BiacroTaille/Taille	$y = 27,881 - 0,040x$	0,229	0,068
		BicrêteTaille/Taille	$y = 16,560 - 0,012x$	0,606	0,013
		TassisTaille/Taille	$y = 66,934 - 0,092x$	0,06	0,158
	Femmes	HeiasTaille/Taille	$y = 37,733 + 0,123x$	0,052	0,132
		LMSTaille/Taille	$y = 47,636 - 0,026x$	0,588	0,011
		BiacroTaille/Taille	$y = 24,113 - 0,023x$	0,697	0,006
		BicrêteTaille/Taille	$y = 11,229 + 0,026x$	0,322	0,036
		TassisTaille/Taille	$y = 67,977 - 0,106x$	0,022	0,187
Efé	Hommes	HeiasTaille/Taille	$y = 47,764 + 0,047x$	0,189	0,074
		LMSTaille/Taille	$y = 38,502 + 0,044x$	0,239	0,062
		BiacroTaille/Taille	$y = 24,940 - 0,009x$	0,956	0,000
		BicrêteTaille/Taille	$y = 17,768 - 0,015x$	0,425	0,029
	Femmes	HeiasTaille/Taille	$y = 50,583 + 0,030x$	0,605	0,01
		LMSTaille/Taille	$y = 42,024 + 0,016x$	0,797	0,002
		BiacroTaille/Taille	$y = 9,591 + 0,090x$	0,052	0,133
		BicrêteTaille/Taille	$y = 22,025 - 0,041x$	0,306	0,05
Hiru	Hommes	HeiasTaille/Taille	$y = 56,98 + 0,007x$	0,803	0,001
		LMSTaille/Taille	$y = 50,909 - 0,03x$	0,354	0,018
		BiacroTaille/Taille	$y = 32,748 - 0,07x$	0,003	0,17
		BicrêteTaille/Taille	$y = 22,367 - 0,043x$	0,002	0,181
		TassisTaille/Taille	$y = 66,554 - 0,108x$	0,0003	0,24

entre les groupes ; les différences dans les mensurations ne seraient qu'une conséquence d'échelle. Par contre, le groupe non pygmée se caractérise par une conformation qui diffère notamment de celle des Baka. Les Hiru présentent un tronc moins long par rapport à la taille. Les allométries statiques négatives des Non-Pygmées indiquent que la variation en taille ne s'accompagne pas d'une variation proportionnelle du tronc, mais implique un allongement de membres plus important que celui du tronc. Chez les Pygmées, l'allométrie statique du corps suit des processus isométriques, le tronc garde une proportion identique avec la taille. Ce phénomène explique dans une certaine mesure l'observation souvent mentionnée des membres plus courts chez les Pygmées que chez les Non-Pygmées [2,23].

Shea et Bailey [24] ont suggéré que la croissance des Efé et des Non-Pygmées ne suit pas la ligne isométrique ; pour cette raison Efé et Non-Pygmées présentent des conformations différentes. Par contre, ces auteurs ont suggéré qu'ils se placent sur la même trajectoire de croissance. Nous avons utilisé les données de Shea et Bailey pour les Efé, et contrairement aux observations de ces auteurs, nos analyses suggèrent que l'allométrie statique (adulte) et l'allométrie ontogénique chez les Efé suivent l'axe isométrique ou en tout cas ne s'en écartent pas significativement. Les différentes interprétations des résultats sont liées à des divergences sur ce qu'est une allométrie.

Toute analyse allométrique se réfère à l'étude de la variation de la conformation par rapport à la taille (*change in*



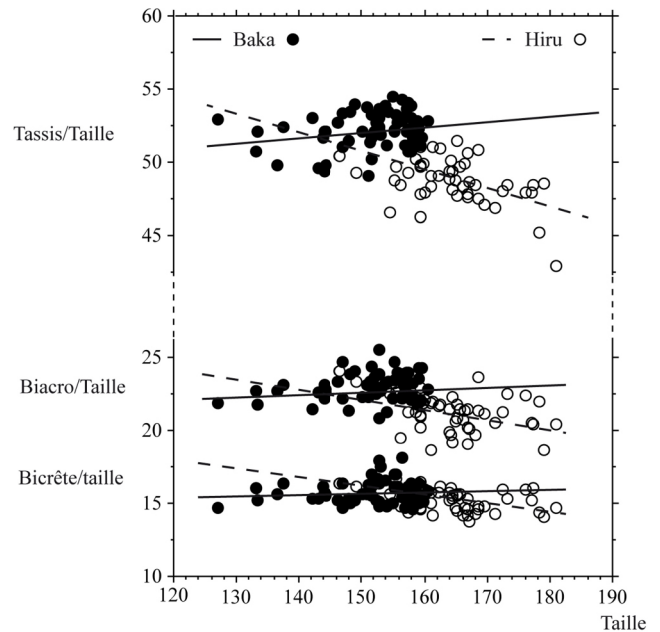


**Fig. 2** Allométrie statique chez les Pygmées (hommes). Les changements de taille ne s'accompagnent pas de modifications dans la conformation, il y a un rapport isométrique. La comparaison entre groupes indique que les régressions ne sont pas différentes ( $\alpha = 0,05$ ). L'allométrie statique est la même pour les groupes pygmées / *Static allometry in Pygmies (males). Changes in size are not paralleled by changes in shape: the relationship is isometric. Comparison among groups shows that the regressions are not dissimilar ( $\alpha = 0.05$ ). Static allometry is the same in the three Pygmy groups*

Allométrie	Baka/Hiru	Efe/Hiru	Twa/Hiru
	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>
HeiasTaille/Taille	0,483	0,459	0,629
LMSTaille/Taille	0,723	0,24	0,616
BiacroTaille/Taille	0,34	0,592	0,521
BicrêteTaille/Taille	0,293	0,283	0,277
TassisTaille/Taille	0,044		0,787

*shape and size*) [30,32, 35–38]. Shea et Bailey [24] parlent de croissance allométrique, cependant ils n'analysent pas ce type de rapport. En observant les figures, il est clair qu'ils n'ont pas effectué une véritable analyse allométrique, mais ont comparé la variation entre deux mensurations ; cette comparaison peut en effet donner un aperçu de la conformation. La lecture attentive des figures montre que l'augmentation d'une variable s'accompagne d'une augmentation proportionnelle de l'autre variable. Ces résultats n'indiquent cependant pas une allométrie, ils indiquent que les variables gardent le même rapport, la conformation est toujours la même, ce qui veut dire qu'il s'agit d'isométries.

Ces auteurs ont suggéré que les Non-Pygmées se placent dans la continuation de la croissance ontogénique des Efé [24]. Il est vrai que, en ce qui concerne le rapport des mem-



**Fig. 3** Allométrie ontogénique chez les Baka et allométrie statique chez les Hiru. Les variables du tronc présentent un rapport isométrique avec la taille chez les Baka. Par contre, la variation chez les adultes Hiru s'effectue en suivant un rapport allométrique. Les Hiru ne se placent pas sur l'axe de la croissance ontogénique des Baka / *Ontogenetic allometry in the Baka and static allometry in the Hiru. Trunk dimensions in the Baka vary isometrically with size, while the pattern of variation in adult Hiru is allometric. The Hiru do not follow the same axis of ontogenetic growth as the Baka*

bres avec la taille, l'allométrie statique des Hiru ne se distingue pas de l'axe de croissance ontogénique des Pygmées (Baka et Efé) (Tableau 10). Par contre, la croissance ontogénique des Baka diffère clairement de celle des Hiru dans le rapport que le tronc présente avec la taille. Il est très intéressant de remarquer que dans la figure 9 du travail de Shea et Bailey [24] (p. 321), dans laquelle le diamètre biacromial est comparé à la hauteur sternale, la droite qui représente les adultes non pygmées s'éloigne de la ligne isométrique suivie par le groupe pygmée, ce qui indique le rapport allométrique de ce diamètre par rapport à d'autres mesures.

## Conclusion

Les groupes pygmées montrent un dimorphisme sexuel semblable. Les différences observées entre les groupes dans les mensurations et les proportions corporelles semblent correspondre plutôt à des différences de taille, d'échelle et, dans une moindre mesure, à la variation de la conformation qui est semblable dans les trois groupes pygmées. Il n'y a pas de différence significative entre les rapports des variables, ce

		Taille	Tassis	Heias	LMS	Biacro	Bicrête	TassisTaille
Hiru	Minimum	146,5	72	81,4	66,4	30,1	22,7	42,9
	Maximum	181,1	86,8	105,8	84,6	39,9	28,4	52,7
	Écart	34,6	14,8	24,4	18,2	9,8	5,7	9,75
Baka	Minimum	143,2	71	82,3	66,2	31,9	22	49,6
	Maximum	160,7	85,2	95,3	76,8	39	28,3	54,6
	Écart	17,5	14,2	13	10,6	7,1	6,3	5

Groupe	Sexe	Allométrie	Régression	<i>p</i>
Baka	Hommes	HeiasTaille/Taille	$y = 60,134 - 0,021x$	0,285
		LMSTaille/Taille	$y = 42,8 + 0,024x$	0,145
		BiacroTaille/Taille	$y = 18,535 + 0,029x$	0,072
	Femmes	BicrêteTaille/Taille	$y = 14,285 + 0,01x$	0,495
		TassisTaille/Taille	$y = 46,238 + 0,039x$	0,079
		HeiasTaille/Taille	$y = 50,024 + 0,047x$	0,112
Efé	Hommes	LMSTaille/Taille	$y = 45,068 + 0,005x$	0,802
		BiacroTaille/Taille	$y = 22,541 - 0,001x$	0,97
		BicrêteTaille/Taille	$y = 19,451 - 0,021x$	0,152
		HeiasTaille/Taille	$y = 60,36 - 0,038x$	0,149
	Femmes	LMSTaille/Taille	$y = 41,746 + 0,023x$	0,274
		BiacroTaille/Taille	$y = 15,506 + 0,054x$	0,513
		BicrêteTaille/Taille	$y = 16,11 - 0,003x$	0,761
		HeiasTaille/Taille	$y = 51,834 + 0,021x$	0,648
		LMSTaille/Taille	$y = 45,295 - 0,008x$	0,873
		BiacroTaille/Taille	$y = 15,892 + 0,045x$	0,218
		BicrêteTaille/Taille	$y = 20,894 - 0,033x$	0,273
		HeiasTaille/Taille		

Allométrie	Baka/Hiru			Efé/Hiru		
	Coefficient	Intersection	$R^2$	Coefficient	Intersection	$R^2$
	<i>p</i>	<i>p</i>		<i>p</i>	<i>p</i>	
HeiasTaille/Taille	0,395	0,549	0,194	0,247	0,567	0,573
LMSTaille/Taille	0,117	0,141	0,06	0,199	0,153	0,096
BiacroTaille/Taille	0,000	0,001	0,457	0,098	0,132	0,148
BicrêteTaille/Taille	0,008	0,01	0,168	0,026	0,024	0,209
TassisTaille/Taille	0,000	0,000	0,65			

qui infirme l'idée de plusieurs conformations chez les Pygmées. Les analyses des allométries statiques chez les trois groupes pygmées et des allométries ontogéniques chez les Efé et les Baka indiquent que les changements corporels chez les Pygmées se font en suivant des rapports isométriques.

Tout indique donc que les différents groupes pygmées partagent une même morphologie.

Par contre, le groupe non pygmée présente une allométrie statique négative du tronc par rapport à la taille. La comparaison des allométries statiques signale que les Baka se

distinguent des Hiru dans le rapport que la longueur du tronc présente avec la taille. Les différences du rapport du tronc avec la taille s'accroissent si l'allométrie ontogénique est considérée. L'observation répandue des Pygmées ayant des membres inférieurs courts résulterait donc d'une croissance isométrique du tronc par rapport à la taille chez les Pygmées, tandis que la variation chez les Non-Pygmées adultes suit une allométrie statique négative. En d'autres termes, le tronc et les jambes grandissent et varient proportionnellement chez les Pygmées, tandis que les jambes s'allongent de façon plus importante que le tronc chez les adultes non pygmées. Un changement d'échelle chez les Pygmées, comme il a été suggéré [24], ne suffit pas à expliquer cette différence qui indique plutôt deux modalités distinctes de constitution corporelle.

**Remerciements** Nous tenons à remercier R. Bailey pour avoir partagé ses données. Nous pensons très particulièrement à H. Pagezy. Nous remercions deux rapporteurs anonymes dont les commentaires ont aidé à améliorer ce travail. Nos remerciements vont aussi au personnel de l'IRD à Yaoundé et aux sœurs spiritaines du Bosquet par leur chaleureux accueil. Nous n'oublions pas nos collaborateurs sur le terrain Kalo, Etoa, Pierre et Basile. Ce travail a été soutenu financièrement en partie par une bourse de la National Geographic (#8 863–10), une bourse de la Wenner-Gren Foundation (Gr7810) et le projet ANR Blanc SVSE7-2011 « GrowinAP ».

**Liens d'intérêt :** Les auteurs déclarent de pas avoir de liens d'intérêt.

## Références

1. Cavalli-Sforza LL (1986) African Pygmies. Academic Press, New York, 461 p
2. Pagezy H (1973) Adaptation physique et organisation des activités quotidiennes de femmes pygmoïdes Twa et de Non pygmoïdes Oto de la forêt équatoriale (lac Tumba, Zaïre). Thèse, Paris VII, 149 p
3. Vallois HV (1940) New research on the western Négrilles. *Am J Phys Anthropol* 26:448–71
4. Robillard M, Bahuchet S (2012) Les Pygmées et les autres : terminologie, catégorisation et politique. *J Africanistes* 82:15–51
5. Patin E, Laval G, Barreiro LB, et al (2009) Inferring the demographic history of African farmers and Pygmy hunter-gatherers using a multilocus resequencing data set. *PLoS Genet* 5: e1000448
6. Patin E, Siddle KJ, Laval G, et al (2014) The impact of agricultural emergence on the genetic history of African rainforest hunter-gatherers and agriculturalists. *Nat Commun* 5:3163
7. Verdu P, Austerlitz F, Estoup A, et al (2009) Origins and genetic diversity of pygmy hunter-gatherers from Western Central Africa. *Curr Biol* 19:312–8
8. Verdu P, Becker NS, Froment A, et al (2013) Sociocultural behavior, sex-biased admixture, and effective population sizes in Central African Pygmies and Non-pygmies. *Mol Biol Evol* 30:918–37
9. Becker NS, Verdu P, Froment A, et al (2011) Indirect evidence for the genetic determination of short stature in African Pygmies. *Am J Phys Anthropol* 145:390–401
10. Becker NS, Verdu P, Georges M, et al (2012) The role of GHR and IGF1 genes in the genetic determination of African pygmies' short stature. *Eur J Hum Genet* 21:1–6
11. Merimee TJ, Hewlett BS, Wood W, et al (1989) The growth hormone receptor gene in the African Pygmy. *Trans Assoc Am Physicians* 102:163–9
12. Baumann G, Shaw MA, Merimee TJ (1989) Low levels of high-affinity growth hormone-binding protein in African Pygmies. *N Engl J Med* 320:1705–9
13. Bowcock A, Sartorelli V (1990) Polymorphism and mapping of the IGF1 gene, and absence of association with stature among African Pygmies. *Hum Genet* 85:349–54
14. Schneid H, Le Bouc Y, Seurin D, et al (1990) Insulin-like growth factor-I gene analysis in subjects with constitutionally variant stature. *Pediatr Res* 27:488–91
15. Geffner ME, Bersch N, Bailey RC, Golde DW (1995) Insulin-like growth factor1 resistance in immortalized T cell lines from African Efé Pygmies. *J Clin Endocrinol Metab* 80:3732–8
16. Hattori Y, Vera JC, Rivas CI, et al (1996) Decreased insulin-like growth factor I receptor expression and function in immortalized African Pygmy T cells. *J Clin Endocrinol Metab* 81:2257–63
17. Dulloo AG, Shakhhalili Y, Atchou G, et al (1996) Dissociation of systemic GH-IGF-I axis from a genetic basis for short stature in African Pygmies. *Eur J Clin Nutr* 50:371–80
18. Bozzola M, Travaglino P, Marziliano N, et al (2009) The shortness of Pygmies is associated with severe under-expression of the Growth Hormone receptor. *Mol Genet Metab* 98:310–3
19. Ramírez Rozzi F, Koudou Y, Froment A, et al (2015) Growth pattern from birth to adulthood in African pygmies of known age. *Nat Commun* 6:7672
20. Bailey RC (1991) The comparative growth of Efé pygmies and African farmers from birth to age 5 years. *Ann Hum Biol* 18:113–20
21. Schweinfurth G (1874) *Im Herzen von Afrika*, vol. II. FA Brockhaus, Leipzig, 564 p
22. Regnault M (1911) Les Babenga. *L'Anthropologie* 22:261–88
23. Poutrin L (1911) Contribution à l'étude des pygmées d'Afrique : les Négrilles du Centre africain. *L'Anthropologie* 22:421–549
24. Shea BT, Bailey RC (1996) Allometry and adaptation of body proportions and stature in African Pygmies. *Am J Phys Anthropol* 100:311–40
25. Schebesta P (1938) Die Bambuti-Pygmaen von Ituri. *Mémoires vol I*, Institut royal colonial belge, 438 p
26. Ramírez Rozzi FV (2016) Diversity in tooth eruption and life history in humans: illustration from a Pygmy population. *Sci Rep* 6:27405
27. Austin DM, Ghesquiere J (1976) Heat tolerance of Bantu and Pygmoid groups of the Zaire River Basin. *Hum Biol* 48:439–53
28. Austin D, Ghesquiere J, Azama M (1979) Work capacity and body morphology of Bantu and Pygmoid groups of Western Zaire. *Hum Biol* 51:79–89
29. Czekanowski J (1922) *Ethnographie–Anthropologie*. In: *Forschungen im Nil-Kongo-Zwischengebiet Anthropologische Beobachtungen Wissenschaftliche ergebnisse der Deutschen Zentral-Afrika-Expedition 1907–1908*, volume IV, Klinkhardt & Biermann, Leipzig, pp. 143–473
30. Gould SJ (1966) Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol Rev Camb Philos Soc* 41:587–640
31. Joli cœur P (1963) The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics* 19:497–9
32. Godfrey LR, Sutherland MR (1995) What's growth got to do with it? Process and product in the evolution of ontogeny. *J Hum Evol* 29:405–31

33. Introduction to SAS. UCLA: Statistical Consulting Group. from <https://stats.idre.ucla.edu/spss/faq/how-can-i-compare-regression-coefficients-between-two-groups>
34. Poutrin L (1911) Anthropologie, ethnographie, linguistique. In: Cottes A (ed) Travaux scientifiques de la mission Cottes au Sud-Cameroun. Ernest Leroux, Paris, pp 125–219
35. Gould SJ (1977) Ontogeny and phylogeny. Cambridge MA, Harvard University Press, 501 p
36. Godfrey LR, Sutherland MR (1996) The paradox of peramorphic pedomorphosis: heterochrony and human evolution. *Am J Phys Anthropol* 99:17–42
37. Klingenberg CP (1998) Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biol Rev Camb Philos Soc* 73:79–123
38. Ramírez Rozzi FV (2000) Hétérochronies : état des lieux. *Prima-tologie* 3:479–512