

## Diversité génétique dans et entre les populations

Elisabeth DEFRISE-GUSSENHOVEN

### INTRODUCTION

C'est en accumulant patiemment les observations que les biométriciens ont cerné le polymorphisme de l'homme : ils ont mis en évidence la continuité de la variation des mensurations à l'intérieur des populations, la diversité géographique des peuples (Leguebe *et al.*, 1981 ; Leguebe, 1986), mais aussi l'impossibilité d'opérer une partition exhaustive de l'humanité en groupes morphologiquement assez distincts pour justifier une classification en "races". Ces caractères anthropométriques dépendent du génome suivant le modèle polygénique qui est fondé sur l'action de nombreux facteurs génétiques et mésologiques à effets additifs (Defrise, 1981). Ce modèle est toujours vérifié, comme par exemple dans les quelques études qui suivent. Twiesselmann (1971) discute la méthodologie du métissage et, en 1982, il montre que, au cours de la croissance, les dimensions cranio-faciales de 154 métis belgo-zairois sont intermédiaires entre celles de sujets témoins belges et zairois d'âge comparable ; or, cette hérédité "intermédiaire" est précisément celle qui est attendue dans le cas de caractères polygéniques. Pour 36 caractères morphologiques de 125 familles belges, Susanne (1977) obtient des coefficients d'héritabilité variant de 0,823 pour la stature à 0,391 pour la hauteur du nez. Hauspie *et al.* (1985), dans une recherche sur la face de 205 paires de jumeaux belges, montre qu'une part importante de la variance de fonctions linéaires des mesures obtenues par une analyse factorielle est due à des facteurs génétiques. Même le nombre de crêtes digitales est dû à l'action de nombreux gènes (Vrydagh-Laoureux, 1986). Dans une analyse de la variation de la couleur de la peau, Leguebe (1986) rappelle une étude de Post et Rao (1977) sur l'examen de paires de jumeaux distribués en deux catégories "raciales" différentes et en paires monozygotiques et dizygotiques. La variance se décompose en 67,4 % pour la "race", 22,4 % pour l'environnement, 4,8 % pour le génotype et 5,4 % pour la variance résiduelle. Ce résultat est en accord avec l'hypothèse de l'effet simultané de plusieurs gènes sur la pigmentation de la peau et de la différence génétique entre peuples d'origines géographiques différentes

(voir aussi Leguebe, 1979).

Mais actuellement, le devant de la scène de la génétique humaine est occupé par les marqueurs génétiques et leur extraordinaire polymorphisme : jusqu'à 30 et 40 % des gènes repérés (ceux des groupes sanguins, des enzymes, ...) sont polyalléliques (Harris, 1977 ; Lefèvre-Witier, 1986) et jusqu'à 16 % des locus d'une personne seraient hétérozygotes (Lewontin, 1967). Ces gènes "majeurs", à effets contrastés, font l'objet de la prédilection des chercheurs parce que, contrairement aux polygènes ou gènes "mineurs", leurs effets se manifestent dans le phénotype sans l'intervention du milieu et souvent ils sont même directement repérables dans l'ADN du sujet ; de plus, contrairement aux gènes mineurs, ils permettent le classement des individus en catégories distinctes, caractérisées par des fréquences propres à chaque population.

La diversité génétique humaine requiert par conséquent une double description : celle de l'anthropométrie (variation continue et unimodalité des mesures dans les populations, techniques statistiques — moyennes, variances, corrélations, analyses multivariées) et celle des marqueurs génétiques (génome des individus, fréquences alléliques dans les populations).

Des travaux très intéressants tentent actuellement de rapprocher les deux points de vue. Nous ne citerons que celui de Kobylansky *et al.* (1986) : les auteurs ont scindé une population en hétérozygotes et homozygotes pour 4 groupes sanguins ; ils ont constaté que pour 8 caractères anthropométriques, la variance des mesures est plus petite chez les hétérozygotes. Ce résultat, qui semble fiable, reste inexplicé, mais il est certain qu'en multipliant les observations sur les gènes majeurs et mineurs, on finira par mieux comprendre le mécanisme de ces derniers.

En relation avec les considérations qui précèdent, nous nous proposons de discuter un article de Lewontin (1972) sur la répartition de la diversité humaine. Ici, les gènes majeurs et mineurs semblent être considérés comme obéissant à des mécanismes tout à fait distincts. L'auteur subdivise les populations en

7 "races" définies par des données linguistiques, historiques, culturelles et aussi *morphologiques*; il compare, locus par locus, les fréquences des systèmes sanguins dans les différents groupes et estime la diversité génétique moyenne dans les populations à 85,4 %, ne laissant que 8,3 et 6,3 % de diversité respectivement entre les populations d'une même "race" et entre les "races". Etant donné l'énorme variété qu'il trouve à l'intérieur même des populations, il dénie toute signification génétique ou taxonomique à une classification en "races". Ainsi, l'essentiel de l'hétérogénéité génétique de notre espèce se trouverait déjà dans chaque population prise séparément, ce qui a même conduit un généticien français à dire que son voisin de palier pourrait être génétiquement plus différent de lui qu'un Africain. Or ce propos (qui tente de combattre le racisme) passe sous silence la génétique des caractères morphologiques. Les preuves de l'héritabilité des mesures de la face et du corps ont montré que les effets de nombreux gènes "mineurs" façonnent le visage. Ces gènes varient plus d'un continent à l'autre qu'à l'intérieur d'une même population. Un exemple serait fourni par la largeur du nez. Les anthropologues savent que cette mesure a une variance plus grande dans l'ensemble des hommes que dans une population unique. Comme une partie de cette variance dépend du génome (Hauspie *et al.*, 1985), il est logique d'admettre que les gènes qui modèlent la forme du nez sont plus variables dans l'espèce humaine que dans un groupe séparé. Nous tenons à rappeler ces évidences, bien connues de tous mais parfois passées sous silence pour des raisons humanitaires. Nous pensons qu'en omettant certains faits biologiques, on risque d'affaiblir la cause même qu'on veut défendre.

Après cette digression, nous reprenons l'article de Lewontin (1972). Nous allons maintenant montrer que les diversités trouvées par lui à l'intérieur des populations et entre les populations d'une même "race" ne sont pas des quantités théoriquement comparables. Mais pour cela nous devons introduire un peu de théorie.

### 1. L'ensemble E des populations chez Lewontin

Lewontin commence par considérer l'espèce humaine  $E$  comme un ensemble de  $N$  populations, les effectifs de celles-ci ne jouant aucun rôle car ils sont supposés égaux. Il effectue une partition de  $E$  en  $n$  "races", avec  $E = (R_1, \dots, R_r, \dots, R_n)$ , chaque "race" étant elle-même un ensemble de populations; donc la race  $R_r$  s'écrit  $R_r = (P_{r1}, \dots, P_{rs}, \dots, P_{rN_r})$ ,  $P_{rs}$  étant la population n°s de la "race"  $R_r$  ( $r = 1, \dots, n$ ;  $s = 1, \dots, N_r$ ;  $N = \sum_r N_r$ ). Il dispose de données relatives à 169 populations qu'il classe en  $N_1 = 35$  caucasiennes,  $N_2 = 35$  de l'Afrique noire,  $N_3 = 22$  mongoloïdes,  $N_4 = 10$  aborigènes de l'Asie du Sud,  $N_5 = 40$

amérindiennes,  $N_6 = 26$  océaniques et  $N_7 = 1$  aborigène australienne; chez lui, il y a donc  $n = 7$  "races"; rappelons qu'il se propose de montrer, à l'aide de 17 groupes sanguins, que cette subdivision en "races" n'a aucune valeur taxonomique ou génétique.

### 2. Population, panmixie, fréquences alléliques. Généralités

La population est un ensemble de personnes qui habitent un espace, une terre. Chez les généticiens et chez les anthropologues, c'est plus précisément un échantillon tiré de ce premier ensemble et sur lequel ils possèdent des observations. Ainsi, Lewontin possède les fréquences des allèles pour 17 groupes sanguins de certaines de ses 169 populations.

Une hypothèse indispensable dans les calculs, chez les autres anthropologues aussi bien que chez Lewontin, est celle de la panmixie, c'est-à-dire que chaque population est fermée et que les unions se font au hasard, du moins pour le locus considéré : la population est dite mendélienne. Cette condition n'est pas aussi sévère qu'il y paraît car la loi de Hardy-Weinberg, résultant théoriquement de cette hypothèse de panmixie, est souvent vérifiée pour les fréquences de nombreux groupes sanguins. Cette loi postule que si  $p_1, \dots, p_i, \dots, p_k$  sont les fréquences des allèles  $A_1, \dots, A_i, \dots, A_k$  dans une population  $P$ , alors  $p_i^2$  est la fréquence du génotype  $A_i A_i$  et  $2p_i p_j$  celle de l'hétérozygote  $A_i A_j$  ( $i, j = 1, \dots, k$ ).

$\sum_i p_i^2$  est donc la fréquence de tous les homozygotes et  $h = \sum_i \sum_j p_i p_j$  celle de tous les hétérozygotes de la population  $P$  pour le locus en question.

Comme  $(p_1 + \dots + p_k)^2 = 1$ , on a aussi  $\sum_i p_i^2 + \sum_i \sum_j p_i p_j = 1$  et  $h = 1 - \sum_i p_i^2$ .

D'autre part,  $\bar{p} = \sum p_i/k = 1/k$  et  $s^2 = \sum p_i^2/k - 1/k^2$  sont respectivement la moyenne et la variance des fréquences alléliques à l'intérieur de la population.

De ces formules, on tire  $h = (k-1)/k - ks^2$ . Le maximum d'hétérozygotie est, par conséquent,  $h_{max} = (k-1)/k$ , valeur trouvée lorsque  $s^2$  est minimum et égal à zéro. Or, une variance nulle des fréquences alléliques est trouvée lorsque celles-ci sont toutes égales entre elles, donc égales à  $1/k$  et, dans ce cas,  $h$  atteint le maximum  $(k-1)/k$ .

Au contraire, on aura  $h_{min} = 0$  lorsque  $s_{max}^2 = (k-1)/k^2$ . Ce maximum de variance est obtenu lorsque toutes les fréquences alléliques sont nulles sauf une qui vaut 1. Le nombre d'hétérozygotes est donc une fonction de la variance  $s^2$  des fréquences  $p_1, \dots, p_k$  des allèles dans la population :  $h$  et  $s^2$  varient en sens contraires, car  $h + ks^2 = (k-1)/k$  qui est une constante.

### 3. Mesure de la diversité dans une population pour un locus. Généralités

L'une des mesures usuelles de la diversité génétique est  $h$ , la fréquence des hétérozygotes. Ce choix est judicieux :  $h$ , la probabilité totale de l'union de deux gamètes contenant des allèles différents, mesure en effet la diversité des gamètes (et pas celle des génotypes!);  $h$  augmente avec  $k$ , le nombre d'allèles, et nous avons vu que, pour  $k$  donné,  $h$  croît lorsque les fréquences alléliques tendent vers  $1/k$ . Remarquons en passant que le maximum de diversité pour les génotypes — il y en a  $(k^2 + k)/2$  différents — est également obtenu pour  $p_i = 1/k (i = 1, \dots, k)$ .

On peut aussi, comme Lewontin, mesurer la diversité ou le "désordre" des gamètes par

$$H = - \sum_i p_i \log p_i,$$

la formule de Shannon. Lewontin considère que  $H$  "ressemble numériquement" à  $h$ . Nous avons fait quelques essais numériques pour comparer les deux mesures; elles ne sont pas égales mais ont entre elles une relation presque linéaire. Disons que  $H$  atteint son maximum  $\log_2 k$  et son minimum zéro pour les mêmes valeurs des fréquences alléliques que  $h$ .

### 4. Diversité dans les populations, dans les races et dans l'espèce d'après Lewontin

Lewontin calcule successivement  $H_{r,s}$ , la diversité gamétique dans la population  $P_{r,s}$ ,  $\bar{H}_{pop} = \sum_s H_{r,s}/N_r$ , la diversité gamétique moyenne des populations de la race  $R_r$ ,  $\bar{\bar{H}}_{pop} = \sum_r \sum_s H_{r,s}/N$ , la diversité moyenne pour l'ensemble des populations de l'espèce  $E$ .

Dénotons par  $p_{r,s,i}$  la fréquence de l'allèle  $A_i$  dans la population  $P_{r,s}$ . La fréquence de  $A_i$  dans la race  $R_r$  étant  $p_{r,i} = \sum_s p_{r,s,i}/N_r$ , Lewontin calcule  $H_{race} R_r = - \sum_i p_{r,i} \log p_{r,i}$ ; c'est la diversité gamétique d'une population panmictique qui aurait les mêmes fréquences géniques que  $R_r$ . Il s'ensuit que  $\bar{H}_{race} = \sum_r N_r H_{race} R_r / N$  est la moyenne de  $H_{race}$ .

Ensuite, Lewontin prend la fréquence de  $A_i$  dans l'espèce :  $p_{\cdot,i} = \sum_r \sum_s p_{r,s,i}/N$  et il obtient enfin  $H_{esp} = - \sum_i p_{\cdot,i} \log p_{\cdot,i}$ , la diversité gamétique d'une population panmictique qui aurait les mêmes fréquences alléliques que  $E$ .

Par exemple, pour le groupe rhésus, avec  $k = 6$  allèles, il trouve  $\bar{H}_{pop} = 1,281$ ,  $\bar{H}_{race} = 1,420$ ,  $H_{esp} = 1,900$ . Pour le groupe ABO avec  $k = 3$  allèles, il obtient les valeurs respectives 1,126; 1,204; 1,241. Notons, à titre de comparaison, que le maximum de

diversité de  $H$  pour  $k = 6$  et  $k = 3$  est  $\log_2 6 = 2,585$  et  $\log_2 3 = 1,585$ .

Une de nos critiques de l'article de Lewontin se rapporte à ce qui suit. Le groupe rhésus est encore pris comme exemple et sert à calculer

- $\bar{\bar{H}}_{pop}/H_{esp} = 0,674$ , la diversité à l'intérieur des populations,
- $(\bar{H}_{race} - \bar{\bar{H}}_{pop})/H_{esp} = 0,073$ , la diversité entre les populations d'une même race,
- $(H_{esp} - \bar{H}_{race})/H_{esp} = 0,253$ , la diversité entre les races.

C'est pour les moyennes de (a), (b), (c), relatives à 17 groupes sanguins que Lewontin obtient les valeurs respectives signalées dans notre introduction : 85,4; 8,3 et 6,3 % et qui sont si surprenantes.

### 5. $\bar{H}_{pop}$ et $H_{race} - \bar{H}_{pop}$ ne sont pas des mesures de diversité comparables

Pour notre propos, il suffit de montrer que  $\bar{H}_{pop}$  est une mesure de diversité d'une autre nature que  $H_{race} - \bar{H}_{pop}$ . Nous ne conservons qu'une race  $R$  et les  $N$  populations qui la composent. Nous laissons tomber l'indice  $r$  et nous utilisons  $h$ , la fréquence des hétérozygotes, mesure proche de  $H$  d'après Lewontin lui-même, mais plus usuelle et plus maniable que celle-ci. Le tableau I indique l'ensemble des données utilisées et les variances des fréquences alléliques, suivant tantôt les lignes, tantôt les colonnes.

Entre les fréquences  $h$  des hétérozygotes et les variances du tableau I existent les relations suivantes :

- $h_{pop} P_s = (k-1)/k - k s_s^2$ , où  $s_s^2$  est la variance des fréquences de  $P_s$ .
- $\bar{h}_{pop} = (k-1)/k - k \sum_s s_s^2 / N$  est l'hétérozygotie moyenne intra-populations.

Comme  $s^2$  est la variance des fréquences alléliques de  $R$ ,  $h_{race} R = (k-1)/k - k s^2$  mesure la diversité d'une population panmictique qui aurait des fréquences alléliques égales à celles de  $R$ . En réalité, quand les populations ont des effectifs égaux comme chez Lewontin, c'est  $\bar{h}_{pop}$  qui est la vraie fréquence des hétérozygotes dans  $R$ .

$h_{race} - \bar{h}_{pop} = k \sum_s s_s^2 / N - k s^2$  ou encore, puisque  $s^2 = \sum_s s_s^2 / N$ ,  $h_{race} - \bar{h}_{pop} = k s^2 - k s^2$ . Cette différence rend compte de la déficience en hétérozygotes de la race par rapport à une population panmictique dont les fréquences alléliques seraient  $p_{\cdot,1}, \dots, p_{\cdot,i}, \dots, p_{\cdot,k}$  (Wahlund, 1928; de Vienne *et al.*, 1985). On vérifie aisément que

- $k s^2 = \sum_i s_i^2 + k s^2$  et que les deux variances du 2<sup>e</sup> membre peuvent varier indépendamment l'une de l'autre (compte tenu des limites 0 et 1 propres aux fréquences); dans la formule (f),  $s_i^2$  est la variance interpopulations des fréquences de l'allèle  $A_i$ .

$s_s^2 = \sum_i p_{si}^2/k - 1/k^2 \quad ; \quad s^2 = \sum_s \sum_i p_{si}^2/kN - 1/k^2$ $s_{\cdot i}^2 = \sum_s p_{si}^2/N - p_{\cdot i}^2 \quad ; \quad s_{\cdot\cdot}^2 = \sum_i p_{\cdot i}^2/k - 1/k^2$				
<b>Allèles</b>		$A_1 \dots A_i \dots A_k$	<b>Moyennes</b>	<b>variances intrapopul.</b>
popul. (même poids)	$P_1$	$p_{11} \dots p_{1i} \dots p_{1k}$	$1/k$	$s_1^2$
	$\vdots$	$\vdots \quad \quad \quad \vdots$	$\vdots$	$\vdots$
	$P_s$	$p_{s1} \quad p_{si} \quad p_{sk}$	$1/k$	$s_s^2$
	$\vdots$	$\vdots \quad \quad \quad \vdots$	$\vdots$	$\vdots$
	$P_N$	$p_{N1} \quad p_{Ni} \quad p_{Nk}$	$1/k$	$s_N^2$
<b>race R</b>				<b>la variance de toutes les fr. est</b>
moyennes		$p_{\cdot 1} \dots p_{\cdot i} \dots p_{\cdot k}$	$1/k$	$s^2 = \sum_s s_s^2/N$
variances interpopul.		$s_1^2 \quad s_{\cdot i}^2 \quad s_{\cdot k}^2$	$s_{\cdot\cdot}^2 =$ var. des fr. de R	

Tabl. 1 : Fréquences alléliques des populations  $P_s$  de la race  $R$

Cela étant,  $\bar{h}_{pop}$  peut s'écrire

$$(g) \bar{h}_{pop} = (k-1)/k - ks^2 \text{ ou}$$

$$(h) \bar{h}_{pop} = (k-1)/k - \sum_i s_{\cdot i}^2 - ks^2.$$

D'autre part,

$$(i) h_{race} - \bar{h}_{pop} = \sum_i s_i^2$$

Les formules (e) [ou (g) ou (h)] et (i) correspondent aux formules de Lewontin relatives à une seule race,  $\bar{H}_{pop}$  et  $H_{race} - \bar{H}_{pop}$ , et montrent que  $\bar{h}_{pop}$  varie avec la variance des fréquences alléliques intrapopulations, tandis que  $h_{race} - \bar{h}_{pop}$  varie avec les variances, allèle par allèle, entre populations. Dans les deux cas, on mesure des diversités, mais elles sont de nature différente; du reste, les variances suivant les lignes et les colonnes d'une matrice ont rarement la même signification. Nous allons tenter d'introduire une mesure de diversité entre populations qui serait analogue à  $\bar{h}_{pop}$  et qui mesurerait, elle aussi, un "désordre" dans l'appariement des gamètes.

## 6. Essai d'une mesure de diversité $D$ de même nature que $\bar{h}_{pop}$

Prenons d'abord le cas de deux populations  $P_1$  et  $P_2$  avec deux allèles de fréquences  $p_1, q_1$  et  $p_2, q_2$ . On a vu que  $\bar{h}_{pop} = p_1q_1 + p_2q_2$  est la moyenne de la probabilité de la conjugaison de deux gamètes différents de la même population. Si, au contraire, un gamète provient de  $P_1$  et l'autre de  $P_2$ ,  $D = p_1q_2 + q_1p_2$  est la probabilité qu'ils soient différents :  $D$  et  $\bar{h}_{pop}$  mesurent un même "désordre" gamétique, respectivement entre et dans les populations.

Pour  $k = 3$  allèles,

$$D = p_1(q_2 + r_2) + q_1(p_2 + r_2) + r_1(p_2 + q_2).$$

Plus généralement, pour  $N$  populations, la moyenne  $\bar{D}$  des probabilités relatives à toutes les paires de populations est, avec les notations du paragraphe 5,

$$\bar{D} = (k-1)/k - ks^2 + \sum_i s_i^2/(N-1), \text{ ou encore}$$

$$\bar{D} = (Nh_{race} - \bar{h}_{pop})/(N-1), \text{ ou}$$

$$\bar{D} = h_{race} + \sum_i s_i^2/(N-1).$$

La valeur de  $\bar{D}$  est donc en général supérieure à celle de  $h_{race}$ , mais la différence peut être faible, surtout pour  $N$  assez grand. Il semble donc que, malgré l'avantage théorique de  $\bar{D}$ , son introduction dans les calculs de Lewontin ne bouleverserait pas beaucoup les résultats. De plus,  $\bar{D}$  augmente, tout comme  $h_{race} - \bar{h}_{pop}$ , avec  $\sum_i s_i^2$ , la variance, allèle par allèle, des fréquences alléliques, ce que nous voulons éviter. Comme nous lui faisons part des difficultés théoriques rencontrées lorsqu'on tente de comparer la diversité de gènes majeurs intra- et interpopulations, le professeur Twisselmann a émis des doutes sur la possibilité de mener à bien une telle tâche; il pense, en effet, que les questions des différences génétiques dans et entre les populations appartiennent à des catégories logiques différentes. C'est ce que nous avons voulu montrer par le calcul dans les paragraphes 5 et 6.

## 7. Dernières remarques

Lewontin a le mérite d'attirer notre attention sur le grand nombre d'hétérozygotes à l'intérieur des populations mendéliennes, mais, comme nous croyons l'avoir montré, son calcul de la diversité dans et entre les populations et entre les races nous semble peu convaincant. Et si nous ne croyons pas plus que Lewontin qu'un partage de l'humanité en races puisse avoir une véritable valeur taxonomique, nous sommes surpris que pour s'en convaincre il néglige l'apport des polygènes dont la valeur adaptative à des conditions physiques parfois extrêmes a souvent été évoquée. Ainsi que le groupement de tant de caractères biométriques le fait apparaître, il est en effet probable que la distribution géographique des polygènes est loin d'être aléatoire.

Mis à part la difficulté de trouver une mesure de la diversité de même nature dans et entre les populations, il faudrait également remettre en question certains points qui, à notre avis, affectent la crédibilité de l'analyse de Lewontin; citons brièvement la mise sur le même pied de la morphologie et des données historiques, linguistiques et culturelles, la trop petite partie du génome prise en compte, l'égale pondération des populations, le manque de données sérologiques pour de nombreuses populations; mais il serait injuste d'insister ici sur les faiblesses dues aux difficultés inhérentes à toute étude d'une telle ampleur sur les subdivisions raciales. Rappelons plutôt l'analyse intéressante, faite par Lewontin, des caractéristiques mathématiques que doit posséder toute mesure de diversité génétique et que partagent  $h$ , la fréquence des hétérozygotes, et  $H$ , la formule de Shannon.

"La classification raciale est sans valeur pour la société car elle détruit les relations sociales et humaines; de plus, comme cette classification est sans signification génétique ou taxonomique, rien ne justifie sa continuation". C'est par ces mots que Lewontin conclut son article.

Nous respectons les savants comme Lewontin, Jacquard et d'autres qui mettent leur savoir et leur talent au service d'une bonne cause. Souvent hélas, des résultats scientifiques servent d'autres fins que celles pour lesquelles elles ont été publiées. Ne peut-on craindre que des racistes, qui eux aussi invoquent volontiers des arguments appuyés sur la génétique, considèrent que la diversité entre populations et entre races a été prouvée par Lewontin puisqu'elle atteint jusqu'à 14,6 % de la diversité totale? Ne serait-il pas plus sage de toujours séparer le discours social du discours scientifique?

L'antiracisme, comme la justice, est une lente conquête de l'homme. Nous pensons que ces conquêtes peuvent se faire sans l'apport de la génétique.

Nous tenons à remercier les nombreux collègues

et amis qui ont eu la gentillesse et la patience de discuter ce texte avec moi.

## Bibliographie

- DEFRISE-GUSSENHOVEN, E., 1981. Modèle polygénique pour les caractères mesurables. *Bull. Soc. roy. belge Anthropol. Préhist.*, **92** : 7-24.
- DE VIENNE, D., et DAMERVAL, C., 1985. Distances calculées à partir de marqueurs moléculaires : *In* : Lefort-Buson, M. et D. de Vienne (éd.) *Les distances génétiques*. Inst. nat. Recherche agronomique : 39-57.
- DUPAE, E., DEFRISE-GUSSENHOVEN, E. et SUSANNE, C., 1982. Genetic and environmental influences on body measurements of Belgian twins. *Acta Genet. med. Gemellol.*, **31** : 139-144.
- HARRIS, H., 1977. *The principles of human biochemical genetics*. North Holland, Elsevier.
- HAUSPIE, R.C., SUSANNE, C. et DEFRISE-GUSSENHOVEN, E., 1985. Testing for the presence of genetic variance in factors of face measurements of Belgian twins. *Annals of human Biology*, **12** (5) : 429-440.
- KOBYLIANSKY, E. et LIVSHITS, G., 1986. Anthropometric multivariate structure and dermatoglyphic peculiarities in biochemically and morphologically different heterozygous groups. *Amer. J. phys. Anthropol.*, **70** (2) : 251-263.
- LEFEVRE-WITIER, Ph., 1986. Variation due aux systèmes polymorphiques : les marqueurs génétiques. *In* : Ferembach, D., C. Susanne et M.-C. Chamla (éd.) : *L'homme, son évolution, sa diversité*. Manuel d'anthropologie physique. Paris, Doin-CNRS : 417-426.
- LEGUEBE, A., 1979. Analyse de la variabilité mondiale de la pigmentation cutanée. *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris*, **16** (13e s.) : 161-170.
- LEGUEBE, A. et VRYDAGH-LAUREUX, S., 1981. Geographic variability of digital ridge-counts : principal components analysis of male and female world samples. *Annals of human Biology*, **8** : 519-528.
- LEGUEBE, A., 1986. Variation morphologique : la couleur de la peau. *In* Ferembach, D., C. Susanne et M.-C. Chamla (éd.) : *L'homme, son évolution, sa diversité*. Manuel d'anthropologie physique. Paris, Doin-CNRS : 427-434.
- LEWONTIN, R.C., 1967. An estimate of the average heterozygosity in man. *Am. J. hum. Genet.*, **19** : 681-685.
- LEWONTIN, R.C., 1972. The apportionment of human diversity. *Evol. Biol.*, **6** : 381-398.
- LEWONTIN, R.C., 1974. *The genetic basis of evolutionary change*. Columbia Univ. Press, 344 p.

- POST, P.W. and RAO, D.C., 1977. Genetic and environmental determinants of skin color. *Am J. phys. Anthropol.* **47** (3) : 399-402.
- SUSANNE, C., 1977. Heritability of anthropological characters. *Human Biology*, **49** (4) : 573-580.
- TWIESSELMANN, F., 1971. La méthode du métissage. *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris*, **7**, série XII : 145-157.
- TWIESSELMANN, F., 1982. Croissance des dimensions cranio-faciales de métis belgo-zaïrois de première génération. *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris*, **9**, série XIII : 163-175.
- VRYDAGH-LAUREUX, St., 1986. Dermatoglyphes. In : Ferembach, D., C. Susanne et M.-C. Chamla (éd.) : *L'homme, son évolution, sa diversité. Manuel d'anthropologie physique*. Paris, Doin-CNRS : 435-445.
- WAHLUND, S., 1928. Zusammensetzung von Population und Korrelationserscheinung vom Standpunkt der Vererbungslehre aus betrachtet. *Hereditas*, **11** : 65-105.

Adresse de l'auteur : E. DEFRISE-GUSSENHOVEN  
avenue des Ortolans, 44  
B-1170 BRUXELLES (Belgique).