

L'APPORT DES ÉTUDES EN HISTOLOGIE DENTAIRE À LA COMPRÉHENSION DE L'ÉVOLUTION DE L'HOMME

Fernando RAMIREZ ROZZI
E-mail : ramrozzi@yahoo.fr

AMIS UMR 5288 CNRS
Université Paris V. Faculté de Chirurgie Dentaire
1 rue Maurice Arnoux, 92120 MONTRouGE, France

RESUME

L'homme actuel se différencie nettement des autres espèces de primates par un cycle de vie caractérisé par une croissance prolongée et la présence des poussées de croissance à l'adolescence. L'intérêt pour comprendre quand et comment ce cycle de vie est apparu au cours de l'évolution de l'homme se heurtait à l'impossibilité de calibrer les étapes de l'ontogénèse avec une chronologie précise. La redécouverte des lignes de croissance dans les tissus dentaires ont permis aux études en paléanthropologie d'aborder directement la croissance et le développement chez les espèces fossiles. Grâce à la chronologie établie par ces lignes et les nombreux processus de formation dentaire qu'elles permettent d'aborder, nous avons découvert que les caractéristiques propres du cycle de vie de *Homo sapiens* ne sont partagées par aucune autre espèce fossile d'homme, elles se sont mises en place avec l'apparition de notre espèce.

INTRODUCTION

L'homme est l'espèce de primate la plus polymorphe et la seule à habiter un large spectre d'environnements différents. Bien évidemment, la culture y est pour

beaucoup mais elle seule ne suffit pas à expliquer l'extraordinaire adaptation de l'homme à des milieux si variés. En effet, les Yamana de la Terre du Feu et des nombreuses peuplades de l'Afrique équatoriale ne portaient que des pagnes comme seul élément vestimentaire bien qu'habitants des environnements très opposés. En d'autres mots, les processus biologiques de l'homme sont aussi très variés et certainement très divers comme le suggère la morphologie, mais jusqu'à présent cette diversité reste encore à être définie.

Des études récentes sur la croissance des groupes pygmées, lesquels se situent à l'extrémité de la diversité morphologique de l'homme, ont montré que malgré la variabilité de certains processus qui rendent compte de la morphologie pygmée, le cycle de vie était semblable à n'importe quelle autre population non-pygmée (1, 2). Donc, le cycle de vie, qui est caractérisé par deux aspects majeurs, une croissance prolongée et l'existence des poussées de croissance à la puberté, est propre à l'homme et n'est pas lié à la morphologie.

Le cycle de vie humain est unique et se distingue de celui d'autres mammifères en termes relatifs et absolus. La croissance chez l'homme moderne dure deux fois plus de temps que chez le chimpanzé. Par rapport à sa taille et au poids de son cerveau, l'homme est le mammifère qui présente la croissance la plus longue, caractérisée par une étape juvénile prolongée. Quand cette croissance prolongée est-elle apparue au cours de l'évolution des hominins (groupe de primates qui comprend l'homme, ses ancêtres et relatifs qui n'ont pas de rapport avec la lignée des chimpanzés) ? De quelle manière s'est-elle mise en place ?

Du moment que le cycle de vie humain apparaît comme un trait unique et distinctif de notre espèce, ces questions ont acquis une importance majeure en anthropologie évolutive. Nous présentons ici de façon succincte la contribution que les études en histologie dentaire ont apportée à la paléanthropologie en révélant des évidences directes sur les modifications de la croissance au cours de l'évolution des hominins.

L'actualisme, un chemin sans issue

L'intérêt pour connaître le type de croissance chez les hominins fossiles s'est manifesté tout de suite après la découverte du premier australopithèque, l'enfant

de Taung découvert en Afrique du Sud en 1923. La première molaire en train de faire éruption révélait son statut d'imature, mais quel âge devait-on lui attribuer ? Son découvreur, Raymond Dart, plaidait pour un âge de six ans car les caractéristiques morphologiques rappelaient celles de l'homme actuel et donc il considérait tout naturellement de lui attribuer une croissance semblable (3). Opposé à cette idée, Bolk pensait que le caractère immature de cet individu ne permettait pas de prendre les caractéristiques morphologiques comme un paramètre fiable pour lui attribuer une croissance prolongée ; pour lui, à l'égal de ce qui s'observe chez le chimpanzé, la première molaire faisait éruption chez cet enfant vers l'âge de trois ans (4).

Cet exemple révèle une idée très ancrée à l'époque, que l'éruption dentaire est un bon marqueur pour caractériser la croissance générale de l'individu. Bien que les travaux de Schultz (5) dans les années 1950 aient déjà apporté un fondement à cette hypothèse, ce n'est que dans les années 1980 que le rapport étroit entre éruption dentaire et croissance générale d'un individu a été démontré chez les primates (6-9). Donc, le développement dentaire est un moyen exceptionnel pour calibrer la croissance des individus.

Cependant, le rapport étroit entre développement dentaire et croissance ne résout pas l'attribution d'un âge à l'enfant de Taung. Cette discussion illustre parfaitement la situation à laquelle les études de paléontologie humaine se sont confrontées pendant des années, à savoir l'impossibilité d'attribuer un âge précis à un événement donné de la vie d'un individu. La seule manière d'éviter cet obstacle qui semblait insurmontable était d'assumer une croissance de type humain ou de type chimpanzé pour un fossile donné, mais laquelle ?

Les lignes de l'émail

En 1985, Bromage et Dean (10) ont publié des travaux qui allaient révolutionner les études de la croissance chez les fossiles (homininés et autres). Ils ont déterminé l'âge à la mort de six australopithèques immatures d'il y a 2 millions d'années (Ma). A partir du décompte des périkyaties à la surface des incisives, ils ont calculé la durée de la formation dentaire jusqu'à la mort de ces individus. Ils partaient de l'idée que les périkyaties représentent des lignes de croissance de l'émail dentaire et donc leur nombre donne une idée directe du temps de formation de la couronne. Ils reprenaient ainsi les conclusions des études de Schour et

collaborateurs (11-13) qui étaient tombées dans l'oubli faute d'application dans le domaine de la stomatologie. En effet, Schour et ses collègues avaient réalisé des expériences chez l'homme, en injectant des produits fluorés à des enfants atteints d'une maladie mortelle. A la mort des enfants, ils ont observé que des lignes fluorées apparaissaient dans l'émail dentaire et que ces lignes étaient espacées d'un nombre de striations transversales semblable au nombre de jours qui s'étaient écoulés entre les deux injections. Ces expériences ont été réalisées plus récemment sur des babouins avec les mêmes résultats (14). Des analyses sur l'activité des facteurs de transcription des protéines de l'émail et l'oscillation de l'activité des gènes ont fournis les fondements biologiques de la conclusion suggérée par Schour et ses collègues (15), à savoir que les striations transversales sont des altérations dans la composition des prismes de l'émail dues à l'activité circadienne des améloblastes et donc représentent des marques journalières. En d'autres mots, le nombre de striations transversales entre deux points de l'émail dentaire donne une indication du nombre de jours qui les sépare.

D'autres lignes de l'émail dentaire semblent présenter un certain rapport avec le front de formation de la matrice de l'émail (16, 17). Ces lignes, nommées stries de Retzius, se trouvent espacées régulièrement et sont l'expression en deux dimensions des plans à l'intérieur de l'émail (17). Dans les faces latérales de la couronne dentaire, les stries contactent la surface de l'émail et forment des faibles

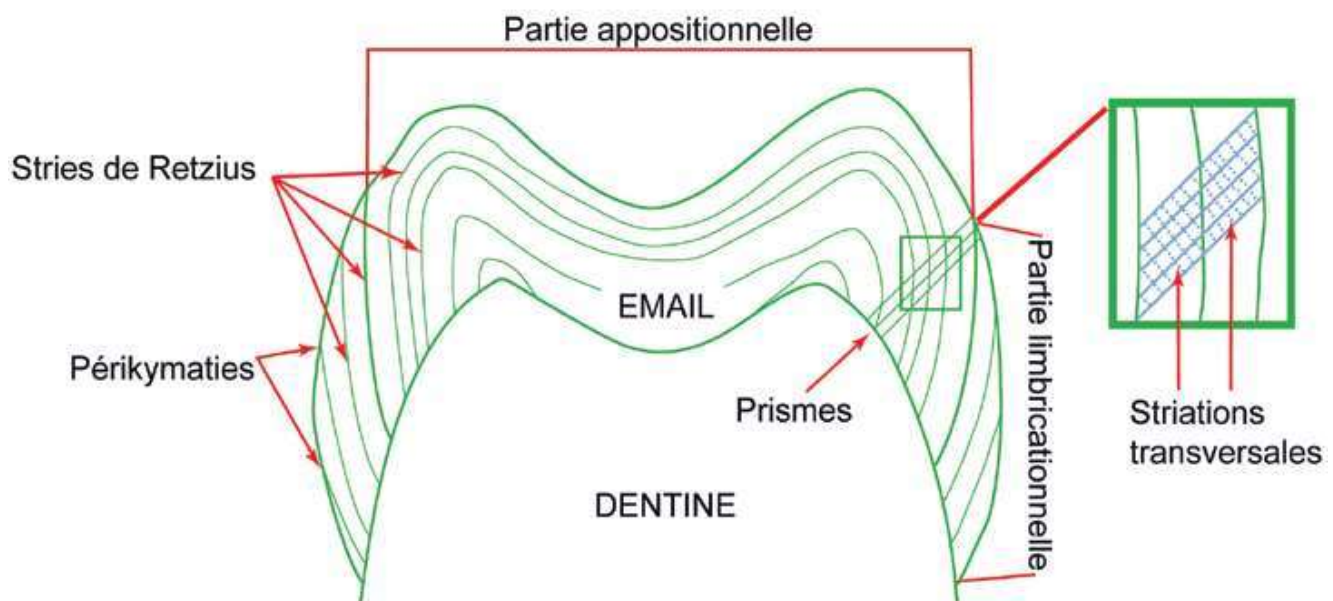


Figure 1 : Coupe schématique d'une molaire montrant la disposition des lignes de croissance dans l'émail et les deux parties de la couronne.

dépressions nommées péricymaties (**Figure 1**). L'examen attentif de la micro-anatomie de l'émail montre que les stries sont séparées par un nombre précis de striations transversales et que ce nombre est constant pour un même individu (18). Donc, les stries de Retzius, à l'égal que les striations transversales, correspondent à des lignes de croissance à l'intérieur de l'émail. Leur périodicité varie chez l'homme moderne entre 6 et 11 jours. Donc, une fois la périodicité des stries établie, le décompte des stries dans l'émail permet de calculer la durée de formation de la couronne dentaire.

Les analyses de la micro-anatomie dentaire allaient donc permettre enfin d'aborder l'étude de la croissance des espèces fossiles de façon directe sans avoir recours à la comparaison avec des espèces actuelles.

Micro-anatomie des tissus dentaires

Les études d'histologie dentaire appliquées à la paléanthropologie ont développé toute une lecture de la micro-anatomie des tissus de la couronne afin d'estimer divers paramètres de la formation dentaire. Nous nous limiterons à décrire les interprétations pour l'émail (les mêmes peuvent être données pour la dentine car elle présente aussi des lignes de croissance équivalentes à celles de l'émail). Schématiquement, on considère que l'émail se forme en suivant deux directions : une verticale et l'autre horizontale. La verticale résulte de la formation des prismes par la sécrétion des améloblastes depuis l'union de l'émail avec la dentine jusqu'à la surface dentaire. L'horizontale suit l'inclusion de nouveaux améloblastes actifs au front de formation de la matrice de l'émail. Plus ou moins transversales à l'axe du prisme, les striations transversales marquent l'activité journalière des améloblastes, donc la distance entre elles correspond au taux de sécrétion de l'émail, c'est-à-dire à la quantité d'émail formé dans une journée.

Le processus qui est à l'origine des stries de Retzius est inconnu mais elles sont associées au front de formation de la matrice de l'émail (16, 17). Donc, elles sont interprétées comme une indication des pas successifs du front de la matrice de l'émail au cours de la formation de la couronne. Elles délimitent des couches successives de l'émail qui se disposent aux alentours des cuspidés d'abord et ensuite, quand les fronts de la matrice des cuspidés s'unissent, de la couronne dentaire. Dans une coupe longitudinale d'une dent, les stries apparaissent

comme des arceaux aux alentours des cuspides et comme des lignes obliques dans les faces latérales car elles atteignent la surface dentaire. Cette disposition des stries a permis de diviser la couronne en une partie appositionnelle, dans laquelle les stries ne contactent pas la surface de l'émail, et une autre imbricationnelle où les stries arrivent en surface et forment les périkymaties (19) (**Figure 1**).

L'objectif premier des études d'histologie dentaire en paléoanthropologie était d'obtenir la durée de formation des couronnes. Cette information est obtenue le plus souvent en employant deux méthodes, une pour chaque partie de la couronne. Dans la partie appositionnelle, la longueur des prismes sur la pointe de la cuspide est divisée par le taux moyen de formation de l'émail (distance entre les striations) tandis que dans la partie imbricationnelle, le nombre de jours est obtenu en multipliant le nombre de stries de Retzius par la périodicité.

L'utilisation des lignes de croissance ne se limite pas à cette seule donnée. L'inclinaison des stries près de l'union de l'émail avec la dentine donne une indication de la vitesse d'avancement du front de la matrice et la longueur des stries renseigne aussi sur la proportion d'améloblastes actifs à un moment précis de la formation dentaire (20, 21). Bref, les analyses des structures internes de l'émail ont rendu possible d'aborder des processus histologiques et physiologiques de la formation dentaire des espèces fossiles. Elles ont ainsi révélé une large diversité des types de croissance chez les hominins.

L'inconvénient majeur des études en histologie dentaire, c'est qu'il faut effectuer des lames minces pour observer l'intérieur de l'émail. Or, il est impossible, ou presque, d'obtenir la permission d'effectuer des coupes de dents à partir des vestiges si précieux que les hominins fossiles. Donc, ce type d'études, sauf rares exceptions dans lesquelles les chercheurs ont obtenu la permission d'effectuer des lames minces, doit être réalisé sur des dents naturellement cassées. Alternativement, il peut se limiter à l'analyse des lignes de croissance à la surface de l'émail. L'utilisation du synchrotron pendant les dix dernières années a révolutionné dans une certaine mesure ce type d'analyse car il permet l'étude des couches internes de l'émail et la dentine sans avoir à couper la dent (22). Mais, l'accès au synchrotron est très limité ; le prix élevé des séances, la mise à disposition peu fréquente et le faible nombre d'appareils n'ont pas permis que ce type d'études s'élargisse.

Homininés du Plio-Pléistocène (4 – 1 Ma)

Le critère longuement utilisé pour rapprocher la croissance des hominidés fossiles à celle du chimpanzé ou à celle de l'homme était le rapport entre les étapes de formation des différents types dentaires. Un des plus utilisés correspondait à l'écart d'éruption entre la première incisive et la première molaire. Chez les chimpanzés, l'éruption de la première molaire est avancée à peu près de 3 ans par rapport à celle de la première incisive, tandis que chez l'homme l'éruption des deux types dentaires est très proche (23). Donc, les étapes de formation de ces deux types dentaires sont beaucoup plus éloignées à un moment donné chez le chimpanzé que chez l'homme.

Pour obtenir la durée de formation de la couronne chez les individus juvéniles d'homininés du Plio-Pléistocène (groupe des australopithèques et premiers représentant du genre *Homo*), Bromage et Dean (10) avaient compté le nombre de périkymaties à la surface de l'émail des incisives des australopithèques. La durée de formation de la couronne plus l'estimation d'autres périodes de formation (d'un petit bout de la racine et de la cuspide dentaire) leur avaient permis d'établir l'âge à la mort des individus. L'âge ainsi obtenu suggérait que la formation des dents était bien en avance par rapport à ce que l'on observe chez l'homme moderne au même âge. En plus, la formation de la première molaire était bien plus avancée ce qui suggérait un grand écart entre la formation des incisives et des premières molaires. Donc, ils ont conclu que la formation dentaire des australopithèques et par inférence, leur croissance, était plus proche de celle des chimpanzés que de l'homme ; en d'autres mots que les australopithèques ne présentaient pas une croissance prolongée comme il avait été assumé jusqu'à ce moment-là.

D'autres études plus approfondies de la microanatomie de l'émail ont révélé que la formation dentaire des hominidés fossiles, bien que certaines caractéristiques soient partagées avec les grands singes, ne peut être considérée comme semblable à celle du chimpanzé car elle se différencie en de nombreux aspects. La couronne des prémolaires est formée en 4 ou 5 ans chez l'homme et le chimpanzé tandis que chez certaines espèces d'homininés du Plio-Pléistocène, la couronne des prémolaires prenait moins de trois ans pour se former (24, 25). En ce qui concerne les molaires, la durée de formation de la couronne montre un large chevauchement entre les espèces d'homininés Plio-Pléistocènes, l'homme moderne et les chimpanzés. Cependant, la morphologie varie d'une espèce sur l'autre

ce qui reflète que les processus histologiques et physiologiques responsables de formation de la couronne ne sont pas semblables. Les analyses des caractéristiques des lignes de croissance ont permis d'apporter une explication (**Figure 2**) (26, 27). Les variations de taille semblent résulter des taux de sécrétions différents entre les espèces (**Figure 2, 3**), les espèces montrant les molaires les plus grandes se caractérisent par un taux de sécrétion extrêmement élevé. En d'autres mots, la grande quantité d'émail ne résulte pas d'une plus longue durée de formation mais d'une plus grande quantité d'émail formé par jour (**Figure 3**) (28).

Des nombreuses études en histologie dentaire ont permis ainsi de caractériser la formation dentaire des hominins du Plio-Pléistocène. Bien que la formation

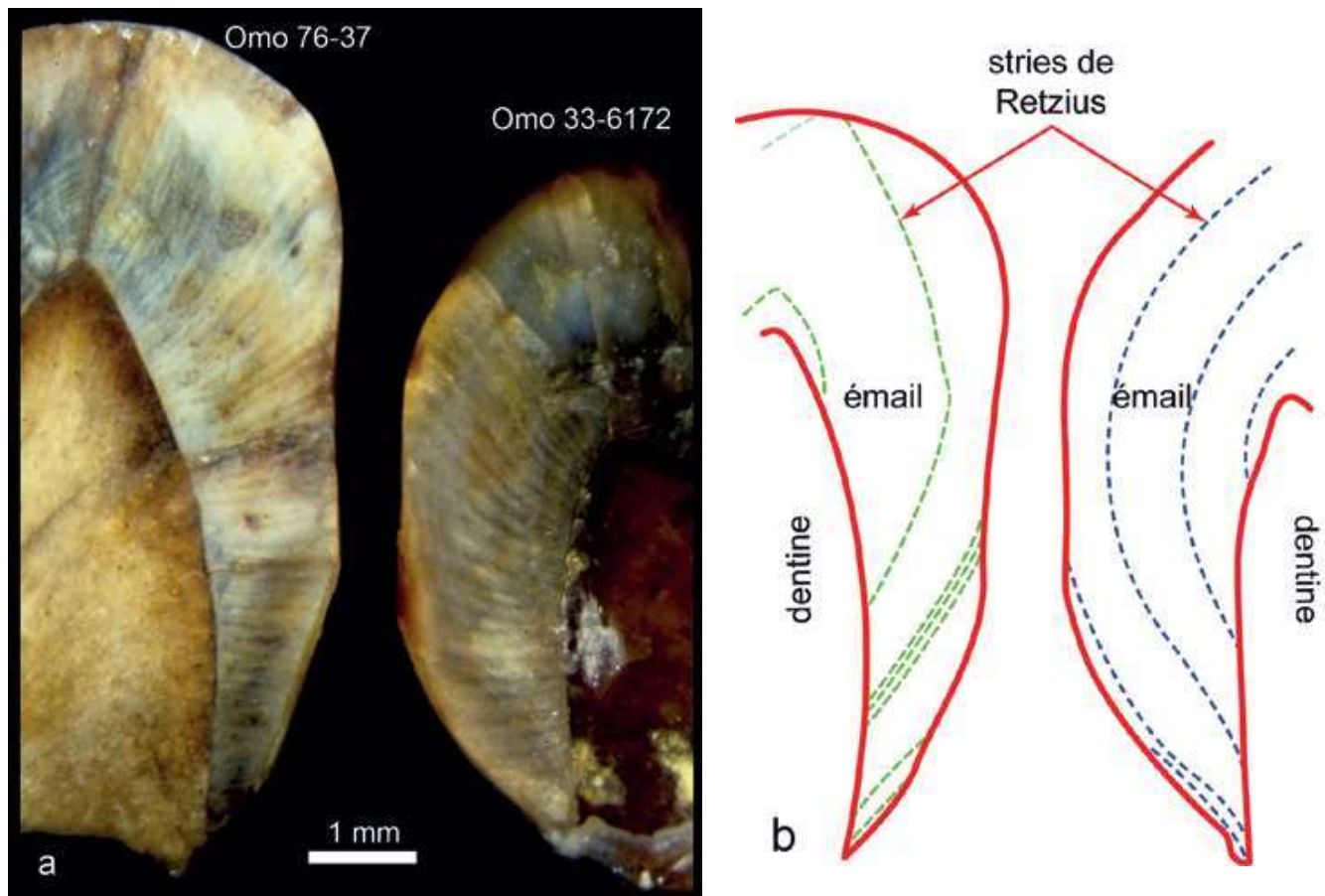


Figure 2 : Face mésiale de deux molaires inférieures naturellement cassées d'hominins du Plio-Pléistocène de l'Omo, Ethiopie. **a.** Omo 76-37, beaucoup plus grand avec un émail plus épais, a été attribuée à l'espèce **Paranthropus boisei**, tandis que Omo 33-6172 appartiendrait à **P. aethiopicus**. **b.** Vue schématique représentant la coupe à la même taille. En plus de la différence de taille, la disposition et le nombre de stries de Retzius sont très différents indiquant des processus de formation dentaire particuliers pour chaque espèce.

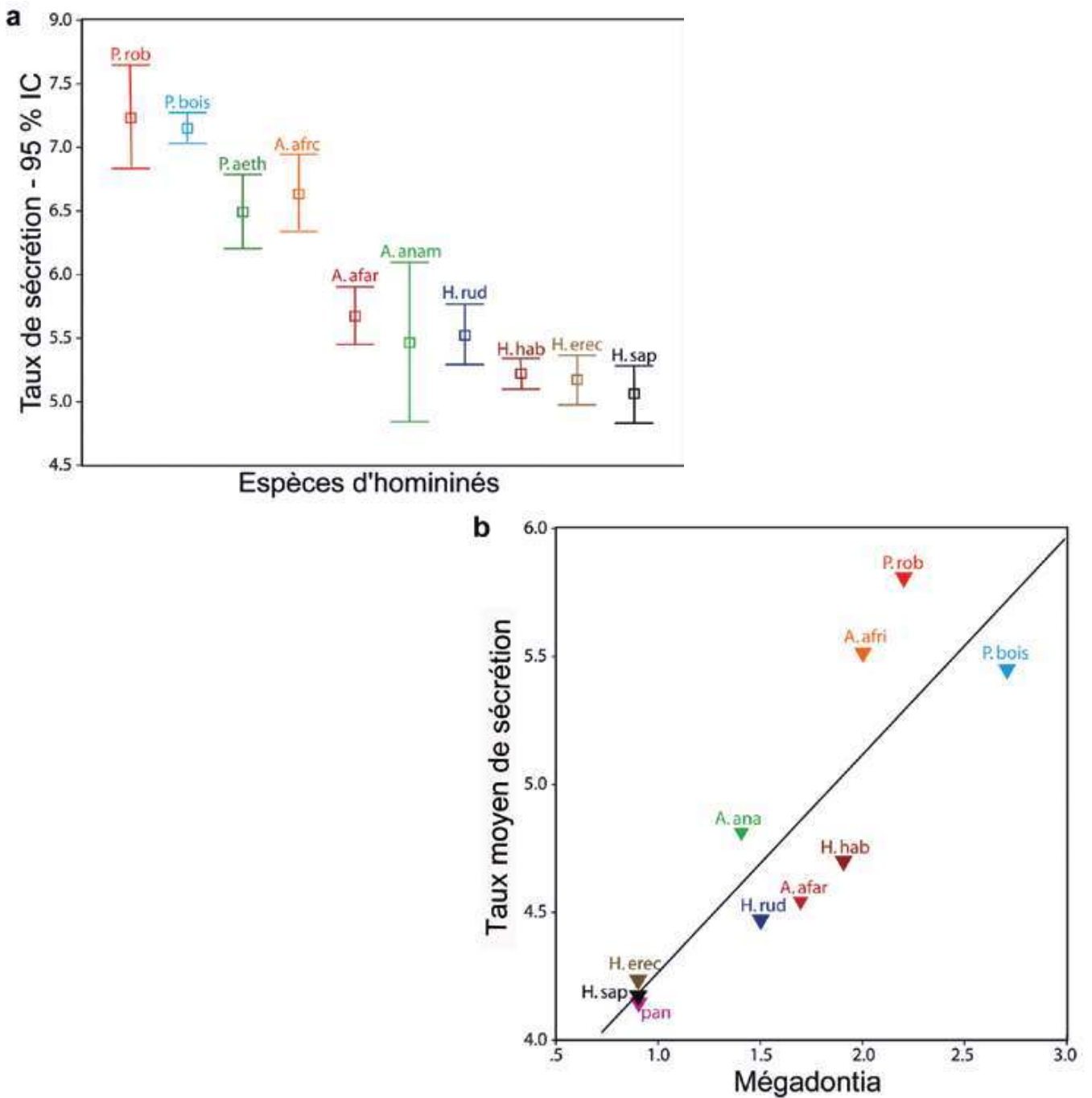


Figure 3 : a. Variation du taux de sécrétion de l'émail selon les espèces d'hominidés. IC : intervalle de confiance. **b.** Rapport entre le taux de sécrétion de la partie appositionnelle et la mégadontie chez les hominidés. P.rob : **Paranthropus robustus**, P.bois : **P. boisei**, P.aeth : **P. aethiopicus**, A.afri : **Australopithecus africanus**, A.afar : **A. afarensis**, A.anam : **A. anamensis**, H.rud : **Homo rudolfensis**, H.hab : **H. habilis**, H.erec : **H. erectus**, H.sap : **H. sapiens**, pan : **chimpanzé**.

La mégadontie est le rapport entre la taille des molaires et la taille du corps ; donc l'augmentation du taux de sécrétion chez P.rob, P.bois et A.afri est encore plus élevée que celle à laquelle on s'attendrait pour l'augmentation de taille corporelle.

Il existe une forte corrélation ($P < 0,01$) entre le taux de sécrétion et la mégadontie, ce qui révèle que le taux de sécrétion joue un rôle plus important que la durée de formation dans la taille des couronnes dentaires (28).

dentaire de ces hominins fossiles soit plus proche de celle de chimpanzé que de celle de l'homme moderne, ces études suggèrent que chaque espèce présente une formation dentaire particulière (29). Le rapport étroit que la formation dentaire présente avec le développement de l'individu permet de suggérer que les espèces d'hominins du Plio-Pléistocène ne présentaient pas une croissance prolongée.

***Homo erectus*, Néandertaliens et hommes modernes**

A la différence des dents des hominidés du Plio-Pléistocène, les dents des hommes fossiles du Pléistocène moyen et final sont rarement cassées. L'étude de la croissance dentaire doit donc être effectuée à partir des périkymaties. La partie imbricationnelle, où les périkymaties sont observables, comprend un pourcentage élevé de la couronne des incisives et des canines. Ces types dentaires sont donc préférés pour effectuer le décompte et l'analyse des périkymaties.

Le squelette du « Nariokotome boy » est un des plus complets parmi les hominins fossiles. Trouvé près du lac Turkana, dans la localité de Nariokotomo (Kenya), cet individu, représenté par 108 os et vieux de 1,5 Ma, a rendu possible la connaissance et la caractérisation de la croissance chez *Homo erectus*. Depuis sa découverte en 1984, une discussion portait sur l'âge au décès de cet adolescent. Les estimations de la taille et du poids de l'individu ainsi que la fusion partielle de la diaphyse et les épiphyses des os longs indiquaient un âge de 14 ans. Par contre, les analyses dentaires, fondées sur le degré d'avancement de la formation dentaire (i.e. un quart de la racine de la M2 formée) pointaient vers un âge entre 10 et 11 ans. Donc, l'utilisation des standards de croissance chez l'homme moderne donnaient des résultats dissemblables. Différemment, si les standards des chimpanzés étaient employés, l'âge à la mort du « Nariokotome boy » variait entre 7 et 7,5 ans.

Les études en histologie dentaire sont venues encore une fois trancher le débat. Dans l'absence des dents cassées et l'impossibilité de réaliser des sections des dents, ce type d'étude devait être effectué à partir du décompte des périkymaties. Etant donné l'âge avancé de l'individu, le décompte des lignes sur une seule dent ne suffisait pas à couvrir toute la période de vie. La présence d'hypoplasies permettait de mettre en relation le développement de différents types dentaires. Ainsi, Dean et Smith (30) ont identifiés des hypoplasies sur la canine qui ont pu être individualisées sur la racine d'autres dents dont la formation n'était pas encore

terminée. Le décompte des lignes de croissance (périkymaties sur la canine et des lignes équivalentes aux périkymaties à la surface des racines de la M2) plus l'estimation du début de formation de la canine ont donné un âge à la mort qui varie entre 7,6 et 8,8 ans selon que l'on considère une périodicité de 8 ou 10 jours entre les lignes de croissance.

Cet âge est beaucoup plus bas que celui proposé avec les standards humains mais il est presque le même que celui proposé en suivant le modèle chimpanzé. Donc, chez *Homo erectus* la croissance prolongée typique de notre espèce n'était pas encore esquissée.

L'absence de croissance prolongée chez les espèces fossiles d'*Homo* a accentué l'intérêt pour caractériser la croissance chez les néandertaliens, espèce proche de nous car elle a habité l'Europe jusqu'à il y a 35.000 ans. A l'absence des dents cassées il faut ajouter le fait que les dents néandertaliennes présentent une forte usure ce qui rend l'analyse des périkymaties limitée. Par contre, à la différence d'autres hominins fossiles, nous disposons d'un nombre élevé de néandertaliens. La formation dentaire des néandertaliens a été comparée à celle de notre espèce par l'analyse des périkymaties dans les dents antérieures (incisives et canines). Cette analyse qui compare le nombre et la distribution des périkymaties en surface a révélé que le nombre de périkymaties était bas et que leur distribution était espacée au long de toute la couronne chez les néandertaliens, condition dissemblable de celle observée chez l'homme moderne dans lequel les périkymaties se resserrent vers le collet (31, 32). Le large espacement des périkymaties indique que le front de formation de la matrice progressait rapidement ce qui révèle un taux de différenciation cellulaire et un taux de sécrétion élevés chez les néandertaliens. Donc, la formation de la couronne était rapide et la taille des couronnes résultait d'une plus grande production d'émail par un grand nombre d'améloblastes (32). Le rapport entre les étapes de formation de tous les types dentaires chez les néandertaliens ressemble à celui chez l'homme moderne (33) ; donc une durée de formation raccourcie dans les dents antérieures doit forcément être accompagnée par une durée de formation courte dans les autres types dentaires.

Les travaux effectués au synchrotron ont confirmé ces observations (34). Ces travaux fondés sur l'analyse des striations, des stries et ayant déterminé la périodicité ont suggéré que les néandertaliens avaient une formation dentaire courte.

Le synchrotron a aussi été utilisé pour effectuer l'étude de l'un des premiers représentants de notre espèce, l'individu de Jebel Irhoud (35). Cet ancien *Homo sapiens*, daté de 160.000 ans ou peut-être plus, présentait une formation dentaire semblable à celle de l'homme d'aujourd'hui.

Donc, chez les néandertaliens, qui ne se sont éteints qu'il y a 35.000 ans, la formation rapide des couronnes indique qu'ils ne se caractérisaient pas par une croissance prolongée. Observation encore plus surprenante du fait que les premiers représentants *Homo sapiens*, plus anciens, montrent déjà une formation dentaire plus longue qui révèle une croissance prolongée.

CONCLUSION

L'application des connaissances de la formation dentaire à l'étude de l'évolution de l'homme a ouvert un champ nouveau. Une fois de plus le croisement de disciplines élargit notre compréhension et débloque des situations qui semblent insurmontables. Dans le cas de la paléoanthropologie, l'actualisme qui dans de nombreux cas avait permis de mieux interpréter certains phénomènes, renfermait les études sur la croissance et le développement des espèces fossiles à une dichotomie (homme vs chimpanzé) réductrice. Les études en histologie dentaire en permettant d'aborder la croissance et le développement de façon directe et d'attribuer une chronologie précise aux étapes de l'ontogénèse a rendu accessible la connaissance des processus histologiques et physiologiques chez les espèces fossiles. Grâce à ces études, la paléontologie intègre désormais le champ interdisciplinaire de l'« evo-devo » (evolutionary development).

La formation dentaire est un excellent indicateur du développement de l'individu (7). Les travaux en histologie dentaire appliqués à la paléoanthropologie ont permis de caractériser la formation dentaire chez les espèces fossiles d'homininés. Ils nous permettent de suggérer que la croissance prolongée propre à l'homme actuel est apparue récemment pendant l'évolution, avec notre espèce. Bien que des différences entre les espèces fossiles d'homininés soient observées et que des espèces fossiles doivent encore être étudiées, la croissance rapide chez *H. erectus* et les néandertaliens semble indiquer que le cycle de vie humain est apparue soudainement avec l'avènement d'*Homo sapiens*.

REMERCIEMENTS

L'auteur remercie Nathalie Accart et Bertrand Ludes pour l'avoir invité à participer au 29^{ème} congrès annuel de la Société Française d'Histotechnologie.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. RAMIREZ ROZZI F.V., KOUDOU Y., FROMENT A., LE BOUC Y., BOTTON J. Growth pattern from birth to adulthood in African pygmies of known age. *Nature Communications*, 2015, **6**, 7672.
2. RAMIREZ ROZZI F.V. Diversity in tooth eruption and life history in humans : illustration from a Pygmy population. *Scientific Reports*, 2016, **6**:27405.
3. DART R.A. *Australopithecus africanus* : the man-ape of South Africa. *Nature*, 1925, **115**, 195-199.
4. BOLK L. On the problem of anthropogenesis. *Proc. Sec. Sci. Kon. Akad. Wetens. Amsterdam*, 1926, **29**, 465-475.
5. SCHULTZ A.H. Postembryonic age changes. In: Hofer, H., Schultz, A.H., Starck, D. (Eds), *Primatologia*, Volume 1. Karger, Basel, pp. 887-964, 1956.
6. SMITH B.H. Dental development as a measure of life history in primates. *Evolution*, 1989, **43**, 683-688.
7. SMITH B.H. Life history and the evolution of human maturation. *Evol. Anthropol.*, 1992, **1**, 134-142.
8. SMITH B.H., CRUMMET T.L., BRANDT K.L. Ages of eruption of primate teeth : a compendium for aging individuals and comparing life histories. *Yrbk. Phys. Anthropol.*, 1994, **37**, 177-231.
9. ROBSON S.L., WOOD B. Hominin life history : reconstruction and evolution. *J. of Anat.*, 2008, **212**, 394-425.
10. BROMAGE T.G., DEAN M.C. Re-evaluation of the age at death of Plio-Pleistocene fossil hominids. *Nature*, 1985, **317**, 525-528.
11. SCHOUR I., HOFFMAN M.M. The rate of apposition of enamel and dentin in man and others animals. *J. dent. Res.*, 1939, **18**, 161-175.
12. SCHOUR I., PONCHER H.C. The rate of apposition of human enamel and dentin as measured by the effects of acute fluorosis. *Am. Assoc. Dis. Child.*, 1937, **54**, 757-776.

13. SCHOUR I., STEADMAN S.R. The growth pattern and daily rhythm of the incisor of the rat. *Anat. Rec.*, 1935, **63**, 325-332.
14. BROMAGE T.G. Enamel incremental periodicity in the Pig-Tailed Macaque : a polychrome fluorescent labeling study of dental hard tissues. *Am. J. Phys. Anthrop.*, 1991, **86**, 205-21.
15. LACRUZ R.S., HACIA J.G., BROMAGE T.G., BOYDE A., LEI Y., XU Y., MILLER J.D., PAINE M.L., SNEAD M.L. The circadian clock modulates enamel development. *J. Biol. Rhythms.* 2012, Jun, **27**(3), 237-45.
16. SHELLIS R.P. Variations in growth of the enamel crown in human teeth and a possible relationship between growth and enamel structure. *Archs. oral Biol.*, 1984, **29**, 697-705.
17. RISNES S. Growth tracks in dental enamel. *J. Hum. Evol.*, 1998, **35** (4-5), 331-350.
18. FITZGERALD C.M. Do enamel microstructures have regular time dependency? Conclusions from the literature and a large-scale study. *J. Hum. Evol.*, 1998, **35** (4-5), 371-386.
19. BEYNON A.D., WOOD B.A. Patterns and rates of enamel growth on the molar teeth of early hominids. *Nature*, 1987, **326**, 493-496.
20. RAMIREZ ROZZI F.V. Teeth development in east african *Paranthropus*. *J. Hum. Evol.*, 1993a, **24**, 429-454.
21. RAMIREZ ROZZI F.V. Le développement dentaire des hominidés plio-pléistocènes. *Bull. et Mém. Soc. Anthropol. Paris*, n.s., 1993b, **5**, 131-142.
22. SMITH T.M., TAFFOREAU P. New visions of dental tissue research : Tooth development, chemistry, and structure. *Evol. Anthropol.*, 2008, **17**, 213-226.
23. DEAN M.C. Retrieving chronological age from dental remains of early fossil hominins to reconstruct human growth in the past. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 2010, **365**, 3397-3410.
24. BEYNON A.D., DEAN M.C. Crown formation time of a fossil hominid premolar tooth. *Archives of Oral Biology*, 1987, **32**, 773-780.
25. RAMIREZ ROZZI F.V. Aspects de la chronologie du développement dentaire des hominidés plio-pléistocènes de l'Omo, Ethiopie. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 1993c, **316**, 1155-1162.
26. RAMIREZ ROZZI F.V. Hétérochronies dans l'évolution des hominidés. Le développement dentaire des australopithécines « robustes ». *C. R. Acad. Sc. Paris*, 2000, **331**, 571-577.

27. RAMIREZ ROZZI F.V. (éd). Enamel Structure and Development, and its Application in Hominid Evolution and Taxonomy. *J. Hum. Evol.* (special issue), 1998, **35** (4/5), 327-576.
28. LACRUZ R.S., DEAN M.C., RAMIREZ ROZZI F.V., BROMAGE T.G. Megadontia, striae periodicity and patterns of enamel secretion in Plio-Pleistocene fossil hominins. *Journal of Anatomy*, 2008, **213**, 148-158.
29. KUYKENDALL K.L. Reconstructing australopithecine growth and development : what do we think we know? In : Thompson, J.L., Krovitz, G.E., Nelson, A.J. (Eds), *Patterns of Growth and Development in the Genus Homo*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 191–218, 2003.
30. DEAN M.C., SMITH B.H. Growth and development of the Nariokotome youth, KNM-WT 15000. In *The First Humans –Origin and Early Evolution of the Genus Homo* (eds. Grine, F. E., Fleagle, J. G. & Leakey, R. E.). Springer Netherlands, Dordrecht, 101–120, 2009.
31. RAMIREZ ROZZI F.V., BERMUDEZ DE CASTRO J.M. Surprisingly rapid growth in Neanderthals. *Nature*, 2004, **428**, 936-939.
32. RAMIREZ ROZZI F.V., SARDI M. Crown-formation time in Neandertals revisited. *J. Hum. Evol.*, 2007, **57**, 108-113.
33. TOMPKINS R.L. Relative dental development of Upper Pleistocene hominids compared to human population variation. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 1996, **99**, 103–118.
34. SMITH T.M., TOUSSAINT M., REID D.J., OLEJNICZAK A.J., HUBLIN J.J. Rapid dental development in a Middle Paleolithic Belgian Neanderthal. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 2007, **104**, 20220-20225.
35. SMITH T.M., TAFFOREAU P., REID D.J., GRUN R., EGGINS S., BOUTAKIOUT M., HUBLIN J.J. Earliest evidence of modern human life history in North African early *Homo sapiens*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 2007, **104**, 6128-33.