

L'ontogenèse, la croissance de l'émail dentaire et l'origine de l'homme moderne : l'exemple des Néandertaliens

Anne-Marie TILLIER, Alan E. MANN, Janet MONGE et Michelle LAMPL

Résumé

Depuis plusieurs années des méthodes d'étude sur le temps de formation dentaire fondées sur l'analyse de la structure de l'émail se sont développées chez les hommes fossiles. Leur application aux Néandertaliens est relativement récente et elle est venue alimenter le débat sur l'originalité éventuelle de la population néandertalienne du point de vue des processus ontogéniques.

Les auteurs, à l'aide de quelques exemples portant sur des dents néandertaliennes et actuelles, souhaitent souligner l'importance de la variabilité affectant des paramètres biologiques impliqués dans la croissance de l'émail et faire état de leurs réserves quant à l'établissement d'un modèle biologique propre à l'une ou l'autre des populations concernées.

Abstract

Several studies on the dental enamel microstructure were undertaken in order to compare the time of dental formation within human and fossil populations. The application of these studies to Neanderthals is more recent and contributes significantly to the debate on the specificity of this population in terms of ontogenetic processes.

On the basis of data collected from neanderthal and modern teeth, the authors question the use of enamel growth patterns for establishing ontogenetic differences between Neanderthals and modern humans.

1. INTRODUCTION

L'existence au Paléolithique moyen de deux populations anatomiquement différentes, les Néandertaliens et les premiers hommes modernes, semble aujourd'hui un fait acquis. L'essentiel de nos connaissances sur le comportement de ces deux populations repose sur les données de l'archéologie qui ne suggèrent aucune différence en faveur d'une supériorité technologique éventuelle des premiers hommes modernes ou qui établissent une acculturation des Néandertaliens (Vandermeersch et Bar Yosef, 1988; Tillier *et al.*, 1988; Meignen *et al.*, 1989). C'est sans doute la raison pour laquelle les recherches se tournent vers la biologie pour mieux cerner les capacités adaptatives des Néandertaliens et trouver les raisons de leur disparition avec l'expansion de l'homme moderne.

Pour quelques chercheurs en effet, l'identification de caractéristiques biologiques propres aux Néandertaliens permettrait alors de comprendre leur non-persistence au delà du début du Paléolithique supérieur. Dans une telle approche

biologique, il est bien évident qu'une détermination aussi précise que possible de l'âge au moment de la mort est indispensable pour évaluer l'état sanitaire de la population et ses capacités de résistance à un environnement peu favorable. Mais à partir de l'échantillon de la population néandertalienne d'origine qui nous est restitué, (environ 300 sujets, adultes et enfants réunis), il serait selon nous hasardeux de s'engager trop en avant dans une étude paléodémographique classique, d'aborder la question de la mortalité infantile ou celle de l'espérance de vie.

Ces dernières années ont vu se développer deux types d'études paléobiologiques dans le but de mieux définir les composantes biologiques de la population néandertalienne. La première approche, fondée sur l'examen microscopique des squelettes adultes, a pour objectif de préciser l'âge au décès des sujets en prenant en considération la microstructure osseuse et de faire la relation avec le degré d'atteintes pathologiques les ayant affectés durant leur vie (Trinkaus et Thompson, 1987). Selon les auteurs, les résultats de l'analyse

parleraient en faveur d'une longévité réduite des Néandertaliens. La seconde approche appliquée plus spécifiquement aux enfants souhaite affiner la méthode de détermination de l'âge au moment de la mort, en utilisant l'analyse au microscope électronique à balayage de la structure de l'émail dentaire. Cette technique d'étude, selon les chercheurs qui la préconisent, devrait permettre également de préciser le temps de formation dentaire.

2. LES LIMITES DE L'ESTIMATION DE L'ÂGE DES NÉANDERTALIENS IMMATURES À PARTIR DES DONNÉES DENTAIRES MORPHOSCOPIQUES

Il est couramment admis que le critère le plus fiable pour la détermination de l'âge au décès d'un sujet immature appartenant à une population ancienne repose sur la calcification et l'éruption dentaires. Classiquement l'estimation de l'âge dentaire d'un enfant néandertalien se fait sur la confrontation des données, obtenues à partir de l'observation directe des dents et de la lecture des clichés radiographiques, avec les tables de référence venant de l'analyse des populations modernes actuelles.

En l'absence d'alternative, une telle approche admet donc *a priori* que les enfants néandertaliens et actuels ont eu des temps de formations dentaires semblables, ce qui évidemment constitue un biais incontournable dans l'étude des modalités de croissance et de développement de la population fossile, modalités qui restent justement à définir. Par ailleurs le choix même de la population de référence peut introduire un autre biais dans l'analyse, étant donné l'existence reconnue de variation au sein des populations actuelles.

Legoux est sans aucun doute l'auteur qui a le premier abordé en détail la question de la détermination de l'âge dentaire des enfants néandertaliens à partir des données de référence. Son étude reposait sur l'examen de cinq sujets mis au jour dans le Sud-Ouest de la France, à savoir Roc de Marsal, La Chaise Suard, Pech de l'Azé, La Quina H18 et Combe Grenal 7 (Legoux, 1965, 1966 et 1970).

Wolpoff (1979), lors de l'étude détaillée des dents néandertaliennes de Krapina (Croatie) s'est également interrogé sur l'emploi de tables de références dans l'étude d'une population fossile et

il a discuté les modalités de l'éruption dentaire à propos de ces néandertaliens d'Europe Centrale.

Partant du principe qu'une telle approche faisait toujours référence à plusieurs événements séquentiels de la dentition et qu'elle était sans aucun doute biaisée du fait de la référence à l'actuel, des études portant spécifiquement sur la microstructure de l'émail dentaire ont été appliquées ces dernières années aux Néandertaliens, puisque l'analyse dans ce cas prend en considération le développement individuel des dents.

3. L'ANALYSE DE LA STRUCTURE MICROSCOPIQUE DE L'ÉMAIL ET SES IMPLICATIONS ONTOGÉNIQUES DISCUTÉES CHEZ LES NÉANDERTALIENS

Nous ne pouvons rentrer ici dans le détail de la méthode d'analyse utilisée qui a été testée préalablement sur d'autres spécimens fossiles et qui a été déjà largement présentée dans plusieurs publications (notamment Bromage et Dean, 1985; Dean *et al.*, 1986; Dean, 1987; Beynon et Reid, 1987; Beynon et Dean, 1988; Mann *et al.*, 1990a; Mann *et al.*, 1993; Ramirez-Rozzi, 1993). Rappelons que les éléments de base de la structure microscopique de l'émail dentaire sont constitués par les périkymaties, lignes horizontales localisées à la surface de l'émail de la dent et les structures internes qui leur sont associées, à savoir les lignes de Retzius et les striations transversales.

L'observation des périkymaties est la seule approche directe et non-destructive pour une dent fossile complète. Les périkymaties sont considérées comme des manifestations extérieures de la croissance de l'émail et leur décompte doit permettre d'estimer le temps de formation de la dent, avec l'acceptation d'un intervalle de 7 ou 8 jours séparant deux manifestations successives. Le postulat de départ est donc que les périkymaties se manifestent selon un rythme régulier chez l'homme comme chez le primate non-humain. L'observation et le décompte des périkymaties se fait sur des empreintes effectuées sur des germes de dents permanentes, pour obtenir un nombre maximal de périkymaties en l'absence de toute usure coronaire. Les dents permanentes qui se calcifient les premières au cours de la vie de l'enfant (premières molaires et incisives) sont privilégiées lors de l'analyse.

La première recherche s'appliquant aux Néandertaliens a été faite sur l'enfant de Devil's Tower à Gibraltar (Dean *et al.*, 1986; Stringer *et al.*, 1990). Elle a porté sur le germe de l'incisive centrale permanente droite. La comparaison a été menée avec un échantillon de dix dents modernes d'origine anglaise. Sur la base du nombre des périkyrmies (119), il a été proposé un temps de formation pour l'incisive néandertalienne plus court que pour la dent actuelle (variation utilisée allant de 165 à 202 périkyrmies selon Bromage et Dean, 1985).

Dans leurs conclusions, les auteurs suggèrent que le modèle de maturation de l'émail dentaire renseigne de façon très précise sur le développement de toute la dentition et que l'âge dentaire ainsi estimé peut être assimilé à l'âge chronologique de l'enfant. Le résultat de cette étude est en faveur d'un âge au décès de l'enfant de Devil's Tower autour de trois ans, un âge plus jeune que celui précédemment retenu, à savoir autour de cinq ans (Buxton, 1927; Tillier, 1988). Cette accélération de la maturation dentaire chez les Néandertaliens serait donc le reflet d'un développement plus rapide de l'enfant néandertalien et l'hypothèse selon laquelle l'émergence de l'homme moderne se serait accompagnée d'un ralentissement de la croissance post-natale et infantile serait ainsi confortée.

Une étude portant sur six incisives permanentes provenant du gisement de Krapina en Croatie a été ensuite publiée (Mann *et al.*, 1990b). Dans l'échantillon, une seule dent (Krapina 90) possède une couronne complètement formée, associée à un début de formation radiculaire; les cinq autres ont, soit les $\frac{2}{3}$, soit les $\frac{3}{4}$ de la couronne formée. Les résultats de cette étude donnent un nombre plus élevé de périkyrmies notamment pour le néandertalien de Krapina 90 (205 ± 10), infirmant ainsi la distinction entre dents néandertaliennes et modernes proposée par les précédents auteurs. Bien entendu, seules les périkyrmies ont été prises en compte car elles excluent la méthode destructive des dents fossiles et elles ne donnent qu'une image incomplète de la structure de la dent.

Plus récemment (Mann *et al.*, 1993), l'étude des dents néandertaliennes du Paléolithique moyen a été complétée avec celle des germes des incisives centrales permanentes (figure 1) de l'enfant de Chateaufort 2 (Charente, France), pour lequel un âge au décès autour de cinq ans avait été proposé sur la base d'une analyse macroscopique (Tillier, 1979). En fonction des critères classiques,

cet enfant pourrait donc être d'âge dentaire proche de celui de Devil's Tower. Cependant, avec Chateaufort 2, l'éventail de la variation déjà relevée pour le groupe néandertalien se trouverait encore élargi, variation qui dépasserait même la variation actuelle telle qu'elle est documentée pour l'instant (tableau 1)³.

Enfants modernes	75-202 ¹
Enfants néandertaliens	
Krapina 90	205 ± 10 ²
Chateaufort 2	260 ± 11 ²
Devil's Tower	119 ³

Tabl. 1 : Décompte des périkyrmies sur les incisives chez l'homme actuel et chez les Néandertaliens.

¹ D'après Bromage et Dean, 1985; Dean *et al.*, 1986; Bacon, 1989; Mann *et al.*, 1990c. Aucune moyenne n'est fournie par les auteurs. Ne sont mentionnées dans le tableau que les deux valeurs extrêmes publiées ($n = 22$).

² D'après Mann *et al.*, 1990; Mann *et al.*, 1993 : la valeur tient compte de l'erreur entre observateurs.

³ D'après Dean *et al.*, 1986.

4. DISCUSSION

Jusqu'à ce jour donc aucune étude n'a encore été publiée pour les enfants néandertaliens prenant en compte les structures internes de l'émail, à savoir les stries de Retzius et les striations transversales. Les informations recueillies à partir de la surface de la dent demeurent incomplètes quant à la formation dentaire. Sont-elles à considérer en accord avec celles qui relèveraient de la structure interne de la dent, et donc en particulier du nombre de stries de Retzius? Par ailleurs les enfants néandertaliens concernés par ces études proviennent tous de gisements européens. Sont-ils le reflet exact de la variation au sein de la population elle-même qui rappelons-le a dépassé largement ce cadre géographique intéressant l'Asie et le Proche Orient?

Chez l'enfant actuel, une recherche impliquant à la fois l'étude des périkyrmies et celle des structures internes, les lignes de Retzius (Mann *et al.*, 1993; Mann *et al.* en préparation) a été menée. Elle concerne des dents d'enfants modernes, appartenant à la Collection Samuel Morton de l'University Museum à Philadelphie et qui proviennent de deux origines géographiques, Europe

³ Étant donné le nombre de dents néandertaliennes actuellement traitées (représentant trois individus), il paraît difficile d'envisager une étude statistique sérieuse.

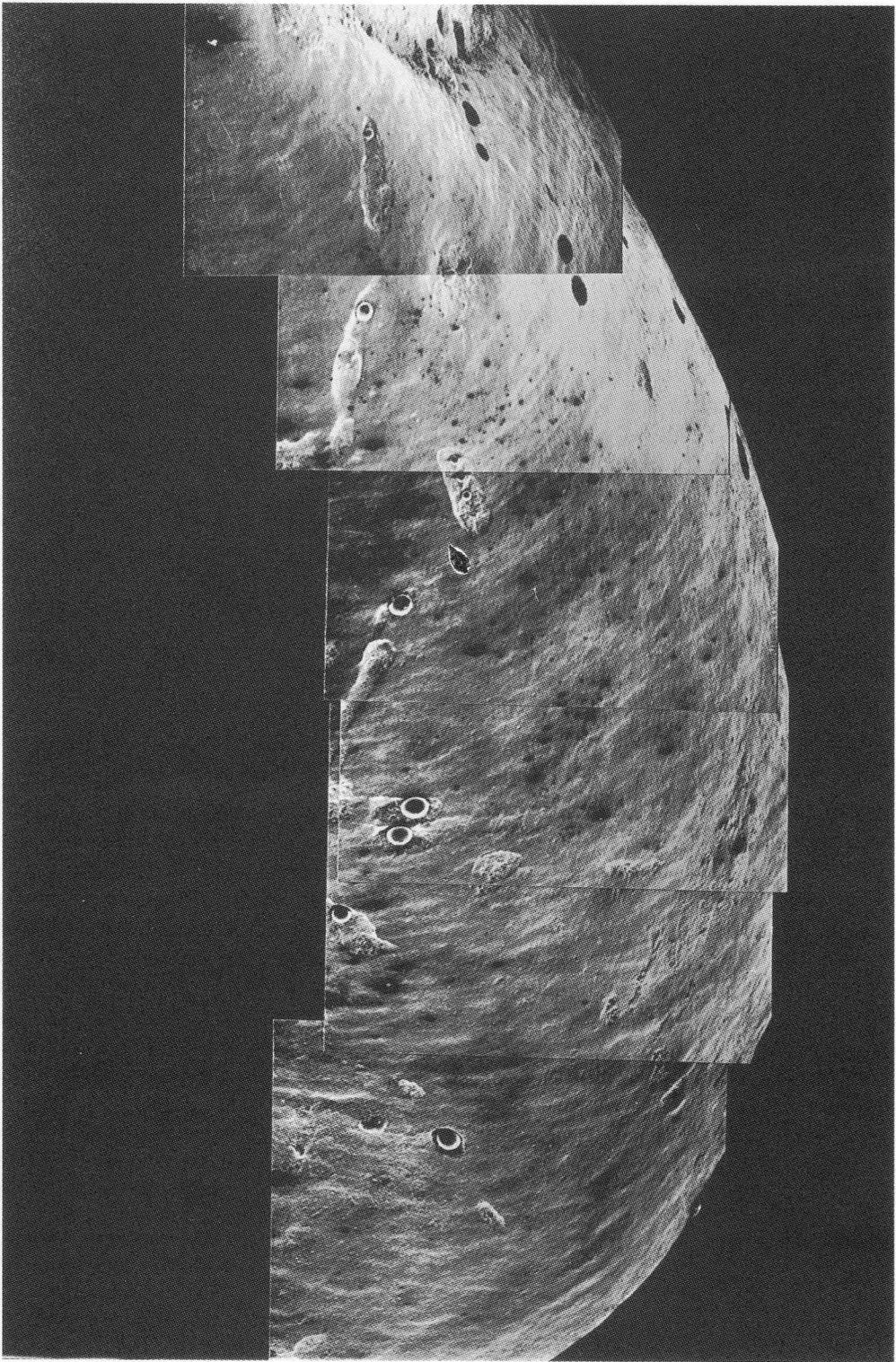


Fig. 1 : Photographie de la face vestibulaire de l'incisive néandertalienne de Chateaufort 2 (Charente, France) examinée selon la technique d'empreintes au microscope électronique à balayage (Mann *et al.*, 1993). On peut observer un nombre très important de périkymaties sur toute la hauteur de la couronne, au niveau de la surface externe de la dent ($\times 20$).

et Afrique. Les résultats montrent que dans le cas des premières molaires permanentes supérieures analysées au niveau externe et interne le nombre de périkyrmies et celui de lignes de Retzius subit la même variation au sein de chaque échantillon. Par ailleurs lignes de Retzius et périkyrmies sont plus nombreuses sur les dents européennes (tableau 2) et on ne note pas de recouvrement pour les intervalles de variation (Mann *et al.*, en préparation). Dans le cas des incisives, l'analyse faite pour les périkyrmies seules reflète une distinction identique entre les deux groupes. Il s'agit là de résultats préliminaires qui reposent sur des échantillons petits.

	Stries de Retzius	Périkyrmies
Africains (n = 5)	75 ± 7	81 ± 6
Européens (n = 5)	130 ± 8	133 ± 6

Tabl. 2 : Décompte des stries de Retzius et des périkyrmies sur les molaires des hommes actuels variable selon l'origine de la population (mesures moyennes tenant compte de l'erreur entre observateurs).

Au niveau du collet, la concordance entre les stries de Retzius et leur manifestation sur la surface sous la forme de périkyrmies est claire.

Parallèlement l'étude intéressant les molaires et portant sur l'épaisseur de l'émail, prise à trois niveaux (au sommet de la cuspide mésio-linguale; au point d'intersection sur la surface de la dent entre la première ligne de Retzius qui atteint la surface et la jonction cémento-amélaire; enfin à l'intersection de cette ligne avec la jonction amélo-dentinaire) conduit à constater des différences entre les deux échantillons (Mann *et al.*, 1993; Mann *et al.*, en préparation). Les dents d'origine africaine semblent avoir un émail plus épais au niveau occlusal, mais moins épais au niveau cervical. Il est encore trop tôt pour pouvoir interpréter ces résultats préliminaires en détail, mais il est clair que des variations entre populations modernes pour ce qui est de la microstructure et de l'épaisseur de l'émail dentaire ne peuvent plus être ignorées.

Les travaux portant sur des dents d'enfants néandertaliens et actuels font donc état des contradictions qui persistent dans l'interprétation des résultats et les conclusions qui en sont tirées. Une variation individuelle affectant les hommes actuels comme les néandertaliens en ce qui concerne les périkyrmies (et les lignes de Retzius au moins pour les hommes actuels) existe même sur de faibles échantillons.

Cette variabilité n'est pas à négliger ainsi qu'en témoignent à leur tour les résultats très récemment publiés sur le troisième élément de base de la microstructure de l'émail dentaire, à savoir les striations transversales (Huda et Bowman, 1994). Selon ces auteurs, le nombre de striations transversales entre les stries de Retzius, jusqu'ici considérées comme l'expression d'une variation circadienne dans la sécrétion de l'émail, ne serait pas régulier. L'étude a été faite sur dix enfants extraits de la collection de l'Église de St-Bride à Londres (Angleterre). Les résultats, prenant en compte l'erreur intra- et inter-observateur attestent d'une variation individuelle affectant dès l'élaboration de l'émail ces striations transversales (Huda et Bowman, 1994 : 51, tableau 2). Il faut rappeler que c'est sur l'hypothèse d'une stabilité de ces striations qu'a été proposée une périodicité régulière de la manifestation des stries de Retzius et par voie de conséquence des périkyrmies. Ce travail tout à fait récent et, de l'avis même de ses auteurs considéré comme préliminaire, pourrait constituer un atout majeur dans la discussion concernant l'utilisation de la structure microscopique de l'émail dentaire comme une horloge fiable.

La question de la fiabilité de l'horloge dentaire avait déjà été soulevée par plusieurs auteurs (notamment Warshawsky *et al.*, 1984; Bacon, 1989; Tillier, 1988, 1992; Mann *et al.*, 1990a, b; 1991; Lampl *et al.*, 1991; Lampl *et al.*, 1993). Il paraît en effet difficile d'envisager dans le processus d'élaboration de l'émail dentaire une régularité stricte, régularité qui ne se retrouverait pour aucun autre processus de croissance.

Cette réserve n'est pas partagée par les chercheurs qui utilisent l'émail dentaire des Néandertaliens comme un indicateur du temps de formation des dents (Dean *et al.*, 1986; Stringer *et al.*, 1990; Ramirez-Rozzi, 1993). Pour conforter leur hypothèse d'une formation précoce des dents chez les Néandertaliens et donc celle d'une maturation dentaire plus rapide, les auteurs précités se réfèrent souvent aux travaux de Legoux (1965, 1966 et 1970) et de Wolpoff (1979). Pourtant dans son travail, Legoux a manifesté une prudence dans ses conclusions qui semble avoir été oubliée par la suite. Ainsi, concluant son étude consacrée à l'évolution dentaire de l'enfant du Roc de Marsal, Legoux (1966 : 23) disait : [...] *la similitude de son évolution générale avec celle présentée par l'enfant du Pech de l'Azé renforce l'hypothèse de « types néandertaliens » différents entre eux. Leur évolution dentaire s'éloignerait des aspects « La Quina » ou « Combe Grenal », mais quelles seraient les convergences vers le*

type « *La Chaise* »? Pourrait-on établir un parallèle avec l'évolution dentaire actuelle? encore un peu plus de travail est nécessaire. La même prudence s'observe dans son tout dernier travail (Legoux, 1970 : 86).

Quant à Wolpoff il n'a fait allusion qu'à l'éruption de la troisième molaire permanente (1979 : 79–80) qui selon lui pourrait être plus précoce, autour de 15 ans, dans la population représentée à Krapina.

Une première analyse intéressant à la fois les dents de même rang pour un sujet néandertalien et des couches internes de l'émail a été proposée pour le spécimen adulte de Zafarraya (Sud de l'Espagne) dont certaines dents ont des faces latérales cassées (Ramirez-Rozzi, 1993). Comme il s'agit d'un adulte, seule la partie non usée des couronnes dentaires a été utilisée, estimée approximativement par l'auteur à 50 % de la hauteur coronaire pour les prémolaires et molaires, à la moitié de la dent pour les incisives et canines (Ramirez-Rozzi, 1993 : 1638).

Pour les prémolaires et molaires, selon l'auteur, l'observation du parcours des stries près de la surface dentaire dans la partie coronaire étudiée et l'angle très aigu que forment ces stries avec la jonction amélo-dentinaire parlent en faveur d'un temps de formation coronaire plus court que le temps moyen qui caractérise l'homme actuel, même si ce temps de formation ainsi estimé se place probablement dans la limite inférieure de la variation observée chez l'homme actuel (Ramirez-Rozzi, 1993 : 1641). L'auteur relève des « zones muettes » (sans périkymaties) pour certaines dents et il estime alors le nombre de périkymaties absentes sur la base des zones adjacentes.

Il est intéressant de relever dans le tableau publié (Ramirez-Rozzi, 1993 : 1639, tableau 1) que le temps de formation ainsi que le pourcentage de périkymaties peut varier pour une même dent selon le côté; c'est le cas en fait chaque fois que les deux dents sont étudiables, c'est-à-dire pour les canines, la seconde prémolaire et la première molaire.

Enfin l'auteur signale que la surface des dents est altérée de telle manière qu'« un arrêt précoce de la maturation de l'émail » est envisageable. Enfin une dernière remarque (Ramirez-Rozzi, 1993 : 1635) concerne l'épaisseur de l'émail qui conduit l'auteur à conclure : *Our results suggest a thinner enamel in neandertals than in modern humans.*

Les informations recueillies sur le sujet de Zafarraya sont donc particulièrement instructives à

différents niveaux mais il apparaît selon nous difficile de généraliser à partir d'un exemple unique (pour lequel des anomalies de forme ne sont pas *a priori* à exclure) à l'ensemble de la population. Dans les études de la microstructure de l'émail chez les Néandertaliens, l'épaisseur relative de ce dernier n'est en effet pas toujours prise en compte. Cette variation de l'épaisseur de l'émail n'est pas inconnue chez l'homme actuel comme nous l'avons vu; elle n'est pas totalement dissociable du nombre de stries de Retzius/périkymaties et de la valeur de l'angle que forment ces stries à la jonction amélo-dentinaire. S'il devait se confirmer que cette épaisseur de l'émail est plus faible chez le Néandertalien (Zilberman et Smith, 1992; Molnar *et al.*, 1993; Ramirez-Rozzi, 1993), ou qu'elle peut varier en certains points de la couronne, ceci pourrait compliquer l'utilisation de la microstructure de l'émail dentaire en tant qu'indicateur temporel de développement et de croissance, en généralisant à toutes les dents des standards définis sur un type de dent.

En conclusion que peut-on déduire de ce rappel des données actuellement disponibles? Qu'il est indispensable, quel que soit le sujet examiné, fossile ou actuel, de ne pas négliger l'importance de la variation individuelle (y compris entre droite et gauche pour un sujet unique), comme celle affectant les populations, tant que le décompte des périkymaties, celui des stries de Retzius et des stries transversales, voire l'épaisseur de l'émail sont les critères retenus. Il est clair que l'utilisation de la microstructure de l'émail dentaire dans l'estimation du temps de formation de la dent, puis dans la détermination de l'âge à la mort des sujets, ne semble pas actuellement un critère dont la fiabilité soit absolue, tant que la variation des phénomènes impliqués ne sera pas mieux maîtrisée. De ce fait, il nous paraît prématuré de vouloir utiliser les composants de l'émail comme des indicateurs rigoureux de temps ou bien encore les variations relevées entre les groupes séparés phylogénétiquement ou entre des populations actuelles comme autant de marqueurs de populations.

Bibliographie

- BACON, A.-M., 1989. Estimation de l'âge à la mort des enfants actuels et fossiles à partir des stries d'accroissement de l'émail dentaire. Avantages et inconvénients de la méthode. *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris*, (n.s.) 1 (1–2) : 3–12.

- BEYNON, A.D. & DEAN, M.C., 1988. Distinct dental developmental patterns in early fossil hominids. *Nature*, **335** : 509–514.
- BEYNON, A.D. & REID, J.D., 1987. Relation between perikymata counts and crown formation times in the human permanent dentition. *J. dent. Res.*, **66** : 889.
- BROMAGE, T.G. & DEAN, M.C., 1985. Re-evaluation of the age at death of Plio-Pleistocene fossil hominids. *Nature*, **317** : 525–528.
- DEAN, M.C., 1987. Growth layers and incremental markings in hard tissues. A review of the literature and some preliminary observations about enamel structure in Paranthropus. *J. Hum. Evol.*, **16** : 157–172.
- DEAN, M.C., STRINGER, C.B. & BROMAGE, T.G., 1986. Age at death of the Neanderthal Child from Devil's Tower, Gibraltar and the Implications for studies of General Growth and Development In Neanderthals. *Am. J. phys. Anthrop.*, **70** : 301–309.
- HUDA, T.F.J. & BOWMAN, J.E., 1994. Variation in Cross-striation Number between Striae in an Archaeological Population. *Intern. J. of Osteoarchaeology*, **4** (1) : 49–52.
- LAMPL, M., MANN, A.E., MONGE J. & TILLIER, A.-M., 1991. L'émail dentaire : une horloge controversée. *La Recherche*, **22** : 1225–1227.
- LAMPL, M., MONGE J. & MANN, A.E., 1993. Further Observations on a Method for Estimating Hominoid Dental Developmental Patterns. *Am. J. phys. Anthrop.*, **90** : 113–127.
- LEGOUX, P., 1965. Détermination de l'âge dentaire de l'enfant néandertalien du Roc de Marsal. *Rev. franç. Odont. Stomat.*, **10** : 225–264.
- LEGOUX, P., 1966. Détermination de l'âge dentaire de fossiles de la lignée humaine. Librairie Maloine, Paris.
- LEGOUX, P., 1970. Étude odontologique de l'enfant néandertalien du Pech de l'Azé. In : D. Fejerskov, P. Legoux, R. Fenart, R. Empereur-Buisson & E. Vlček (éd.) : *L'enfant du Pech de l'Azé. Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine*, **33** : 53–87.
- MANN, A.E., LAMPL, M. & MONGE, J.M., 1990a. Patterns of Ontogeny in Human Evolution: Evidence from Dental Development. *Yearb. phys. Anthrop.*, **33** : 111–150.
- MANN, A.E., LAMPL, M. & MONGE, J., 1990b. Décompte de périkymaties chez les enfants néandertaliens de Krapina. *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris*, **2** : 213–224.
- MANN, A.E., LAMPL, M. & MONGE, J., 1990c. Dental caution. *Nature*, **348** : 202.
- MANN, A.E., MONGE, J.M. & LAMPL, M., 1991. Investigation onto the Relationship Between Perikymata Counts and Crown Formation Times. *Am. J. phys. Anthrop.*, **86** : 175–188.
- MANN, A.E., TILLIER, A.-M., LAMPL, M. & MONGE, J., 1993. Modern Human Origins: the dental evidence. *Paper presented to the 2nd Annual Meeting of the Paleoanthropology Society*, Toronto, 1993.
- MEIGNEN, L., VANDERMEERSCH, B., TILLIER, A.-M., LAVILLE, H., ARENSBURG, B., BAR YOSEF, O., BELFER COHEN, A., GOLDBERG, P., RAK, Y. & TCHERNOV, E., 1989. Néandertaliens et hommes modernes au Proche-Orient. Chronologie et comportements culturels. *Bulletin de la S.P.F.*, **10/12** : 354–362.
- MOLNAR, S., HILDEBOLT, C., MOLNAR, I.M., RADOVICIC, J. & GRAVIER, M., 1993. Hominid Enamel Thickness: I. The Krapina Neanderthals. *Am. J. phys. Anthrop.*, **92** : 131–138.
- RAMIREZ-ROZZI, F.V., 1993. Microstructure et développement de l'émail dentaire du néandertalien de Zafarraya, Espagne. Temps de formation et hypocalcification de l'émail dentaire. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **316**, sér. II : 1635–1642.
- STRINGER, C.B., DEAN, M.C. & MARTIN, B., 1990. A comparative Study of Cranial and Dental Development within a Recent Sample and Among Neanderthals. In : C.E.J. Rousseau (éd.) : *Primate Life History and Evolution*. New York, Wiley-Liss Inc. : 115–152.
- TILLIER, A.-M., 1979. La dentition de l'enfant moustérien Chateauneuf 2 découvert à l'abri de Hauteroche (Charente). *L'Anthropologie*, **83** (3) : 417–438.
- TILLIER, A.-M., 1988. La place des restes de Devil's Tower (Gibraltar) dans l'ontogenèse des Néandertaliens. *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris*, **4** : 257–266.
- TILLIER, A.-M., 1992. Growth Studies in Neanderthals and Early Modern Humans: A reconsideration of the usual bio-behavioral interpretation. *Actes du 3^e Congr. Intern. de Paléontologie Humaine*, Jérusalem, 1992, *J. of the Israel Prehistory Society, Mitekufat Haeven*, **Suppl. 1** : 122.

- TILLIER, A.-M., ARENSBURG, B., RAK, Y. & VANDERMEERSCH, B., 1988. Les sépultures néanderthaliennes du Proche-Orient : état de la question. *Paléorient*, **14** (2) : 130-136.
- TRINKAUS, E. & THOMPSON, D. D., 1987. Femoral Diaphyseal histomorphometric age determinations for the Shanidar 3, 4, 5, and 6 Neandertals and Neandertal longevity. *Am. J. phys. Anthropol.*, **72** : 123-129.
- VANDERMEERSCH, B. & BAR YOSEF, O., 1988. Évolution biologique et culturelle des populations du Levant au Paléolithique moyen : les données récentes de Kebara et de Qafzeh. *Paléorient*, **14** (2) : 115-117.
- WARSHAWSKY, H., BAI, P. & NANCI, A., 1984. Lack of evidence for rhythmicity in enamel development. In : A. B. Delcourt & J. F. Ruch (éd.) : *Tooth Morphogenesis and Differentiation*, INSERM, Paris, **125** : 241-255.
- WOLPOFF, M. H., 1979. The Krapina Dental Remains. *Am. J. phys. Anthropol.*, **50** : 67-114.
- ZILBERMAN, U. & SMITH, P., 1992. A comparison of tooth structure in Neanderthals and early Homo sapiens sapiens: a radiographic study. *J. Anat.*, **180** : 387-393.

Adresses des auteurs :

A.-M. TILLIER,
 UA 376 du C.N.R.S.
 Laboratoire d'Anthropologie
 Université Bordeaux I
 Avenue des Facultés
 F-33405 Talence cedex (France)

A. E. MANN, J. M. MONGE
 University Museum of Pennsylvania
 Department of Anthropology
 33rd and Spruce Streets
 Philadelphia PA 19104 (U.S.A.)

M. LAMPL
 Emory University
 Department of Anthropology
 1557, Pierce Drive
 Atlanta GA 30322 (U.S.A.)