

UNIVERSITE DE NANTES
UNITE DE FORMATION ET DE RECHERCHE D'ODONTOLOGIE

Année : 2007

N° :64 - 65

THESE POUR LE DIPLOME D'ETAT DE
DOCTEUR EN CHIRURGIE DENTAIRE

**Macro-usures et micro-usures dentaires :
applications en paléontologie**

présentée
et soutenue publiquement par

Bru Amélie
née le 15/04/1981

Gruel Pierre,
né le 09/07/1981

le 20/12/2007 devant le jury ci-dessous

Président	Monsieur le Professeur Alain JEAN
Assesseur	Madame le Docteur Brigitte LICHT
Assesseur	Monsieur le Docteur Pierre FRONTY

Directeur de thèse : Monsieur le Docteur Alain HOORNAERT

TABLE DES MATIERES

I- Introduction	10
II- Généralités sur l'évolution, l'histologie et la morphologie de la dent	13
A- Apparition et évolution de la mâchoire	16
1- Les invertébrés	16
2- Les premiers vertébrés	17
3- Les premiers gnathostomes	18
4- Evolution de la mâchoire du crâne et des mâchoires	23
B- Morphologie des dents : évolution des formes, des dimensions	28
1-Rappels et généralités.....	29
2- Le type haplodonte : poissons, amphibiens, reptiles, oiseaux.....	31
2.1-Les homodontes	31
2.2- Les hétérodontes.....	33
2.3- Cas particulier des dinosaures	35
3- Le type plexodonte : les mammifères	36
3.1-Théories sur l'origine des plexodontes.....	36
3.1.1-Théorie de la concrescence	37
3.1.2-Théorie des dimères	37
3.1.3-Théorie de la différenciation progressive	38
3.2-Cas particulier des hominidés	44
3.2.1-Les dents temporaires	45
3.2.1.1-Dimensions.....	45
3.2.1.2-Morphologies	45
3.2.2-Les dents permanentes	46
3.2.2.1-Dimensions.....	46
3.2.2.2- Morphologies	48
4-Les types de croissances dentaires	52
4.2-La croissance prolongée	53
4.3-La croissance continue	54

C-Histologie.....	55
1-L'émail	55
1.1- La structure de l'émail chez les mammifères.....	56
1.1.1- Exemple de deux stratégies de différenciation de l'émail chez les marsupiaux et les euthériens, article de Von Koenigswald (2000).....	57
1.1.2- Les trois différents types d'organisation décrit par Boyde 1989	58
1.2- La structure de l'émail chez les non-mammifères	59
1.3- l'épaisseur de l'émail	61
2-La dentine	62
2.1- L'orthodentine.....	62
2.2- La vasodentine	64
2.3- Les ostéodentines	64
2.4- Les vitrodentines-durodentines-pérodentines	64
3-Le ciment.....	65
D- Conclusion.....	67
III- Les macro-usures dentaires	68
A-Définitions – Généralités.....	68
1-Les macro-usures : définitions simples	68
2-Caractéristiques	68
3-La polyphyodontie	69
4-Les différents types de macro-usures chez les mammifères	70
4.1-Usures occlusales	71
4.2-Usures interproximales	71
4.3-Abrasion – Attrition – Erosion – Abfraction.....	72
4.3.1-Abrasion	72
4.3.2-Attrition	72
4.3.3-Erosion.....	72
4.3.4-Abfraction	73
B-Les techniques d'étude	73
1-Historique.....	73
2-Trouver les fossiles	74
3-Observations et mesures	75

3.1-Les techniques d'observation classiques.....	75
3.2-Les autres techniques d'observation	77
3.2.1-La microscopie électronique à balayage	77
3.2.2-L'analyse histologique	78
3.2.3-L'analyse radiographique	79
3.2.4-L'analyse scanographique dentaire (Computer tomography)	79
4-Les échelles de mesure	80
5-Etudes des populations dites « primitives »	83
 C-La polyphyodontie : usure et mécanismes de remplacement des dents	85
1-Les poissons	86
1.1-Les téléostéens.....	86
1.1.1-Les différents modes de remplacement dentaire chez les téléostéens	87
1.1.2-L'influence du régime alimentaire sur le remplacement des dents	89
1.2-Les requins et autres chondrichthyens	89
1.2.1-Vitesse de renouvellement et préservation des dents usées.....	90
1.2.2-Les anomalies dentaires	93
2-Les amphibiens.....	95
3-Les reptiles	97
3.1-Les différents modes de remplacement dentaires chez les reptiles.....	97
3.2-Cas particulier des crochets venimeux	100
4-Les dinosaures	101
4.1-Les dinosaures herbivores	101
4.2-Les dinosaures carnivores	102
5-Les oiseaux.....	103
6-La polyphyodontie et ses répercussions en paléontologie	104
6.1-Les variations interespèces.....	104
6.2-Le paléoenvironnement	105
6.3-La phylogénie des espèces	106
 D-Les macro-usures dentaires chez les mammifères	108
1-Etiologies des usures dentaires.....	109
1.1-Abrasion	109
1.1.1-Alimentation	109

1.1.1.1-Influence de l'environnement.....	110
1.1.1.2-Rumination.....	113
1.1.2-Mode de préparation des aliments	113
1.1.3-Habitudes fonctionnelles et para fonctionnelles	115
1.2-Attrition.....	117
1.2.1-Occlusion	117
1.2.2-Alimentation	119
1.2.3-Qualité des tissus	120
1.2.4-Bruxomanie.....	121
1.3-Erosion	123
1.3.1-Alimentation	123
1.3.2-Régurgitations.....	124
1.3.2.1-Involontaires.....	124
1.3.2.2-Volontaires	125
1.3.3-Rumination	125
1.4-Lésions post-mortem.....	126
2-Conséquences physiologiques et pathologiques des usures.....	128
2.1-Conséquences morphologiques	128
2.1.1-Usure occlusale.....	129
2.2.2-Usure inter proximale	131
2.1.3-Conséquence sur les dimensions dentaires	132
2.2-Conséquences histologique	133
2.2.1-Epaississement de l'émail.....	133
2.2.2-Dentine secondaire et tertiaire	134
2.2.3-Hyper cémentose	135
2.3-Phénomènes compensatoires.....	135
2.3.1-Phénomènes histologiques.....	135
2.3.2-Diminution de la dimension verticale et phénomènes compensateurs	137
2.3.3-Hypsodontie et autres mécanismes de croissances dentaires	139
2.4-Influence sur la carie dentaire	141
2.5-Influence sur les parodontopathies.....	143
2.6-Influence sur l'encombrement dentaire.....	144
2.7-Diminution des longueurs d'arcade	144
2.8-Remodelage de l'ATM.....	145

2.9-Conséquences sur les maxillaires.....	146
3-Les macro-usures dentaires et la fonction masticatrice.....	147
3.1-Le cycle de mastication	148
3.2-Macro-usure dentaire et analyse du mouvement masticatoire	150
3.3-Métamorphie occlusale : les différents plans d'occlusion	151
3.3.1-Occlusion plane : usure horizontale.....	151
3.3.2-Occlusion en biseaux : usure « ad palatum ».....	153
3.3.3-Occlusion croisée ou en X	154
3.3.4-Occlusion et usure hélicoïdale	155
3.4-Macro-usure dentaire et conséquence sur la fonction masticatrice : le rôle des différents indices de dureté des tissus dentaires	158
4-Cas particulier des hominidés : Evolution de l'occlusion	163
4.1-Les différents types d'articulé	166
4.4.1-type archaïque	166
4.4.2-Type transitionnel	167
4.4.3-Type moderne et supra moderne	168
4.2-Evolution du secteur antérieur : du bout à bout à la supracclusion.....	168
4.3-Evolution des secteurs prémolo-molaires	170
4.4-Conséquences sur le développement des maxillaires : le rôles des cuspides.....	172
E- Conclusion sur les macro-usures	175
IV- Les micro-usures dentaires	178
A- Définitions-Généralités	178
1- Les micro-usures dentaires: définition	178
2- Les différents types	178
2.1- Les ponctuations.....	179
2.2- Les stries.....	179
2.3- Autres descriptions.....	179
B- Les agents responsables des micro-usures dentaires et les facteurs d'influences	180
1-Usure par abrasion.....	180
1.1- La charge abrasive des aliments : abrasions occlusale, vestibulaire et linguale. .	181
1.1.1- Le phytolithe.....	181

1.1.2- le quartz et autres minéraux	184
1.2- l'abrasion interproximale	185
2- usure par attrition	185
3- usure par érosion	187
4- Les facteurs d'influence des micro-usures dentaires.....	188
4.1- la position de la molaire	189
4.2- le type de facette.....	190
4.3- L'âge et le sexe.....	190
4.4- La structure de l'émail.....	191
4.4.1- La structure biochimique	191
4.4.2- La microstructure de l'émail.....	192
4.5- la taphonomie	194
 C- Les micro-usures et la biomécanique mandibulaire	196
1-Rappels :description du cycle de mastication de l'homme	196
2-Les micro-usures dentaires et les facettes	198
2.1- Facettes des molaires.....	198
2.1.1- Faces occlusales.....	198
2.1.1.1- définition	198
2.1.1.2- Micro-usures et type de facettes d'usure.....	202
2.1.2- Faces vestibulaires des dents jugales	204
2.2- Facettes sur les incisives supérieures	205
2.2.1-définition.....	205
2.2.2- détermination du comportement d'ingestion	206
2.3- les micro-usures d'origine parafunctionnelle.....	207
3- Micro-usures dentaires et morphologie mandibulaire.....	207
4- micro-usures dentaires et directions du mouvement mandibulaire.....	208
 D- Les techniques d'étude	210
1- Historique	210
2- La méthode expérimentale	210
2.1- La réplique des surfaces d'usure	210
2.1.1- La réplique en négatif.....	211
2.1.2- La réplique en positif.....	212

2.2- Les moyens d'observation.....	215
2.2.1- La microscopie optique.....	216
2.2.1.1- Principe général	216
2.2.1.2- Les limites	216
2.2.1.3- L'aspect des surfaces étudiées en MO par la méthodes des répliques de Wolf en 1940 (cité par Kirz 1989).....	217
2.2.1.4- Exemple d'utilisation dans l'étude des micro-usures.....	217
2.2.1.5- La microscopie confocale à balayage	218
2.2.1.5.1- principe	218
2.2.1.5.2- Intérêts	219
2.2.1.5.3- applications : l'analyse de texture des micro-usures	219
2.2.1.6- la stéréomicroscopie à faible grossissement	220
2.2.1.6.1- Principe	221
2.2.1.6.2- l'aspect des micro-usures	222
2.2.1.6.3- limites	223
2.2.1.6.4- intérêts	223
2.2.1.6.5- Expérience au laboratoire de Géobiologie, Biochronologie et Paléontologie humaine de Poitiers UMR 6046	224
2.2.2- La microscopie électronique à balayage	226
2.2.2.1- le principe général	226
2.2.2.2- inconvénients.....	228
2.2.2.3- intérêts	228
2.2.2.4- la microscopie mécanique à balayage	228
2.2.3- Conclusion sur les moyens d'observation	229
2.3- Approche qualitative	230
2.4- Approche quantitative	230
2.4.1- surfaces occlusales.....	230
2.4.2- surfaces buccales	231
3- Conclusion.....	233

E- RESULTATS ET INTERPRETATIONS:	233
1- Les habitudes alimentaires	234
1.1- Caractérisation des régimes alimentaires en fonction des micro-usures : aspects microscopiques	234
1.1.1- fréquence des micro-usures : approche quantitative	234
1.1.1.1- chez les primates	234
1.1.1.2- chez les hominidés (études quantitatives des fréquences de micro-usures sur les surfaces buccales)	237
1.1.1.3- chez les ongulés	238
1.1.2- la taille des micro-usures : approches quantitative et qualitative	239
1.1.2.1- taille des ponctuations	239
1.1.2.2- taille des stries	240
1.2- la sélection naturelle par spécialisation du régime alimentaire	241
1.3- l'évolution des techniques pour la préparation culinaire	242
2-Les paléoenvironnements	244
3- Micro-usures dentaires parafonctionnelles	245
3.1- les marques culturelles du groupe incisivo-canin	246
3.1.1- l'utilisation des dents antérieures comme troisième main	246
3.1.2- La préférence manuelle	247
3.2-Les marques culturelles interproximales	248
F- Conclusion sur les micro-usures dentaires et leurs applications en paléontologie	249
V- Conclusion générale	251
VI- Références bibliographiques	258
VII- Glossaire	283
VIII- ANNEXES	291
ANNEXE 1	291
ANNEXE 2	291
ANNEXE 3	294
TABLE DES ILLUSTRATIONS	297

I- Introduction

La vie est apparue il y a environ 3,8 milliards d'années. D'abord unicellulaires, les organismes se sont progressivement diversifiés et complexifiés sous de multiples formes et sous d'innombrables espèces. La vie a ainsi lentement évolué sur des millions d'années, marquée par plusieurs extinctions de masse qui, parfois, ont vu disparaître près de 90% des espèces vivantes de l'époque [120].

Les fossiles sont les témoins de cette période. Ils sont les « débris » et les « empreintes » laissées par les animaux et les végétaux après leur mort ^[42,121]. Dès la Grèce Antique, des philosophes comme Hérodote, en avait compris l'origine ^[200]. Hélas, ce savoir se perdit au Moyen Age, pendant lequel les fossiles étaient considérés comme des « jeux de la Nature ». C'est seulement au cours de la Renaissance que Niels Stensen, Léonard de Vinci ou encore Bernard Palissy y ont vu les restes d'êtres vivants disparus [41,200]. Mais c'est le naturaliste français, Cuvier, qui fit de l'étude des fossiles une science à part entière ^[218].

La paléontologie est la « science des êtres vivants ayant peuplé la Terre aux époques géologiques, fondée sur l'étude des fossiles » [120]. C'est une science jeune qui repose sur l'étude comparative, c'est-à-dire l'analogie des caractères principaux des différents groupes d'animaux actuels et disparus, afin de les affilier les uns aux autres [41,200,217]. En 1812, Cuvier en exposait les bases dans le préliminaire de ses *Recherches sur les ossements fossiles* : « Antiquaire d'une espèce nouvelle, il m'a fallu apprendre à déchiffrer et à restaurer ces monuments, à reconnaître et à rapprocher dans leur ordre primitif les fragments épars et mutilés dont ils se composent ; à reconstruire les êtres antiques auxquels ces fragments appartenaient ; à les reproduire avec leurs proportions et leurs caractères ; à les comparer enfin à ceux qui vivent aujourd'hui à la surface du globe : art presque inconnu, et qui supposait une science à peine effleurée auparavant, celle des lois qui président aux coexistences des formes des diverses parties dans les êtres organisés. ». Selon Cuvier, pour comprendre l'ancien monde, il est primordial de bien comprendre le monde actuel. Déjà, il avait admis que les vertébrés étaient tous construits selon le même principe depuis leurs origines, et qu'il était donc possible de corréler la main de l'homme, l'aile de la chauve-souris et la nageoire des cétacés : on parle alors d'homologie [52,217].

Il en est de même pour les dents. Par comparaison avec les animaux actuels, l'examen d'une dent fossile permet d'obtenir beaucoup d'informations sur le mode de vie de son ancien propriétaire.

C'est pourquoi, seront traités dans cette thèse, en parallèle avec les animaux disparus, les vertébrés actuels.

La dent est donc un outil d'investigation paléontologique extraordinaire. En effet, c'est l'organe le plus dur et le plus résistant de l'organisme et, par sa nature minérale, elle est sujette à une fossilisation plus efficace [60,220].

Dès le XVIII^{ème} siècle, Cuvier, encore, comprit l'importance de l'organe dentaire pour la recherche paléontologique. Le crâne gigantesque d'un animal exhumé en 1770 à Maastricht avait suscité l'interrogation de la communauté scientifique de l'époque. C'est par l'étude de ses dents, coniques, recourbées en distal et solidement fixées aux maxillaires, que Cuvier parvint à écarter le fossile des iguanes ou des crocodiliens, et à le rapprocher des [varans](#)⁸⁷. L'examen de ses vertèbres confirmera l'hypothèse de Cuvier. Baptisé [Mosasaurus](#)⁶¹, le fossile est encore, aujourd'hui, considéré comme proche des varans :

« Mais ce qui est important à remarquer, c'est cette constance admirable des lois zoologiques qui ne se démentent dans aucune classe, dans aucune famille. Je n'avais examiné ni les vertèbres, ni les membres, quand je me suis occupé des dents et des mâchoires, et une seule dent m'a pour ainsi dire tout annoncé » (Cuvier cité par Taquet, 1994).

Il est vrai que l'étude des dents peut être très riche d'enseignements.

Par son examen, le sexe, la taille et l'âge de l'animal peuvent être déterminés. Il est également possible d'en préciser le régime alimentaire, le mode de vie et même parfois la [phylogénie](#)⁶⁹ à travers l'évolution des dents et des maxillaires. Par exemple, c'est la structure histologique des dents des amphibiens [labyrinthodontes](#)⁵ qui a permis de les rapprocher des poissons [rhipidistiens](#)⁷² à nageoires lobées [60].

De plus, son étude peut témoigner du paléoenvironnement. Ainsi, il a été possible d'évaluer la température de l'océan [Téthys](#)⁸⁴ grâce à l'O¹⁸ retrouvé dans l'émail des dents fossiles de requins [120].

La paléo-pathologie, la paléo-démographie, la primatologie et la paléo-anthropologie sont d'autres sources d'analyse possible de l'organe dentaire. La liste n'est évidemment pas exhaustive.

Mais ce sont les usures dentaires qui nous intéressent ici. Effectivement, leur observation ouvre d'importantes perspectives sur l'ensemble des domaines liés à la paléontologie.

L'usure dentaire peut être définie comme toute perte de substance tissulaire de l'organe dentaire quel qu'en soit l'origine, mécanique ou chimique, suite à un phénomène physiologique et continu [103,104].

Le but de ce travail est de nous éclairer sur le comment, le pourquoi et même le rôle des usures dentaires, ainsi que l'importance que revêt leur analyse en paléontologie. Ainsi, en faisant « parler » la dent fossile, elle nous révélera les secrets de son propriétaire disparu : son régime alimentaire, son mode de vie, sa classification dans le règne animal et même peut-être une partie de sa phylogénie.

Pour cela, en ouverture, seront succinctement exposées l'évolution, l'histologie et la morphologie de l'organe dentaire.

Puis, dans une première partie, l'accent sera porté sur les macro-usures et leurs contributions dans l'exercice de la paléontologie. Leurs techniques d'analyse seront traitées, puis les mécanismes de la polyphyodontie chez les non-[mammifères](#)⁵³, ainsi que l'étiologie, les conséquences et le rôle des usures dentaires non seulement sur la fonction masticatrice, mais aussi vis-à-vis de l'évolution des maxillaires chez les mammifères et les [hominidés](#)⁴².

Dans une seconde partie, l'étude des micro-usures permettra de comprendre l'intérêt de ce nouveau moyen d'analyse afin d'approfondir nos connaissances en paléontologie moderne. Leurs techniques d'études seront abordées, de même que leurs étiologies et leurs conséquences sur la fonction masticatrice.

II- Généralités sur l'évolution, l'histologie et la morphologie de la dent :

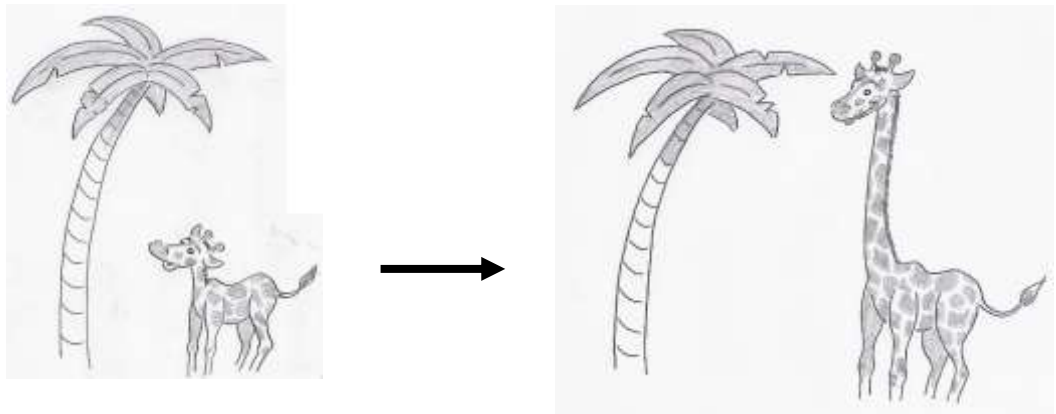
De l'évolution [43,79].

Il est important dans le cadre d'une thèse traitant de la paléontologie et de l'évolution des êtres vivants de clarifier une notion indispensable à la compréhension des mécanismes de l'évolution. Ceci est important, car à plusieurs reprises seront proposées dans cette thèse des hypothèses ou des interrogations sur l'évolution des animaux et de leurs dents en relation avec leurs usures dentaires. En effet, l'erreur très courante est de croire que face à un nouvel environnement, un animal donné va s'adapter en modifiant un caractère anatomique, pour répondre à de nouvelles conditions. C'était l'hypothèse, maintenant rejetée, de Lamarck illustrée par un petit animal devant un grand palmier : afin de pouvoir manger ses feuilles, l'animal se serait alors doté d'un grand cou pour donner l'espèce connue qu'est la girafe. Dans son célèbre ouvrage : *L'origine des espèces*, Darwin avança une autre théorie qui, bien qu'encore aujourd'hui vivement débattue par les spécialistes, propose un principe de base désormais reconnu par tous. Même Stephen Jay Gould [79], un des plus grands spécialistes de l'évolution du XX^{ème} siècle, mis de nombreuses fois cette théorie en question afin de l'enrichir et de mieux la comprendre, mais en a toujours conservé les notions fondamentales. La théorie de Darwin repose sur le fait que plusieurs caractères anatomiques différents existent à fréquence variable au sein d'une même population. Face à un nouvel environnement, seul un de ces caractères va répondre de façon satisfaisante aux nouvelles conditions. Sa fréquence va donc s'accroître pour progressivement devenir un caractère dominant. Cette théorie est illustrée par plusieurs animaux à diverses longueurs de cou devant un haut palmier : seul celui qui a un grand cou peut répondre à la contrainte environnementale qu'est le palmier, et va donc se multiplier pour donner l'espèce dominante : la girafe. La différence majeure avec la théorie de Lamarck, c'est que les autres animaux ayant des cous plus courts ne disparaissent pas obligatoirement ou complètement : ils peuvent persister, mais ils seront alors considérés comme des sujets portant une anomalie anatomique. Ces derniers deviendront peut-être un jour mieux adaptés à un nouvel environnement pour devenir à leur tour dominants [41,119].

L'exemple du cou de la girafe est bien sûr caricatural. En effet, les caractères anatomiques se modifiant ainsi par mutation sont bien plus discrets, et avant d'obtenir une nouvelle espèce, il faut au moins plusieurs milliers d'années et de nombreuses mutations successives.

Les dents sont, elles aussi, soumises aux mêmes lois de l'évolution.

- 1- Théorie de l'évolution selon Lamarck : la girafe va acquérir un grand cou pour pouvoir répondre à son environnement (le palmier) :



- 2- Théorie de l'évolution selon Darwin : seule la girafe au grand cou va survivre à la sélection naturelle car elle est la seule à répondre à son environnement (le palmier) :

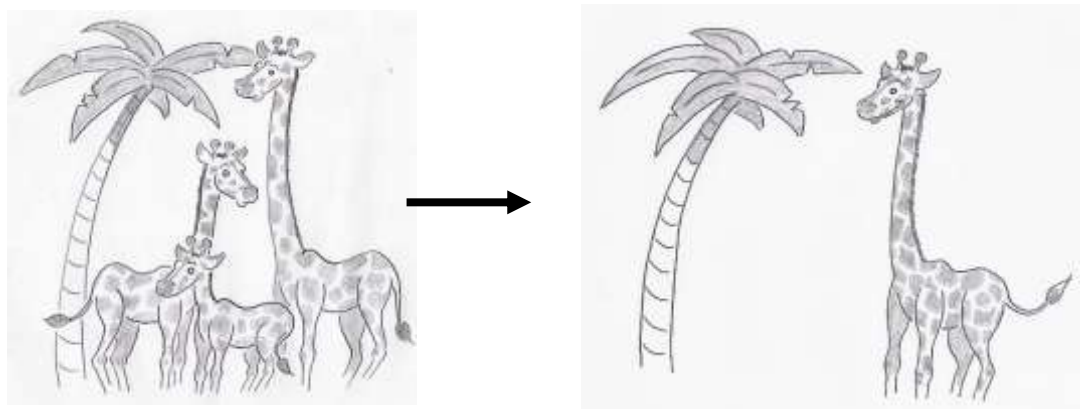


Fig 1- Représentation imagée de la théorie de l'évolution selon Lamarck (1) et selon Darwin (2), d'après Darwin [41,119].

Les usures dentaires sont le résultat d'un processus complexe impliquant de multiples facteurs. La mécanique articulaire des mâchoires, la morphologie de l'organe dentaire et enfin l'histologie semblent être les acteurs prépondérants du mécanisme de l'usure dentaire. À ces trois éléments principaux, viennent s'ajouter d'autres facteurs dont le rôle n'en est pas moins négligeable. Peuvent être cités, l'éthologie, c'est-à-dire le comportement des animaux, le développement de l'organe dentaire et enfin les caractéristiques génétiques et individuelles [89,103,121,125].

Dans cette première partie, seront présentés les trois éléments anatomiques et histologiques directement associés à la mécanique des usures dentaires dans le règne animal : les mâchoires, la morphologie dentaire, et enfin l'histologie de l'organe dentaire.

A- Apparition et évolution de la mâchoire

L'évolution de la mâchoire est très étroitement liée aux usures dentaires. En effet, comme on pourra le constater, mises à part de rares exceptions, l'organe dentaire est indissociable de la mâchoire. Or, la mâchoire implique en conséquence une mécanique de préhension, puis de mastication des proies, et les usures résultent de ce processus [52,104,118]. Les différents mécanismes des usures dentaires ont donc évolué en parallèle au développement de la mâchoire. C'est pourquoi, afin de bien comprendre ce lien qui les unit, il est intéressant de comprendre les grandes lignes de son évolution.

La denture, ainsi que la mâchoire, est propre au règne animal, et spécifique aux vertébrés [38,60,103,119,124]. Il est vrai que l'on retrouve parfois quelques structures anatomiques pouvant rappeler des mâchoires chez quelques espèces végétales, comme certaines plantes carnivores, mais qui n'ont rien en commun avec ce qui est observé chez les animaux, sinon un rôle de préhension comme chez la dionée (*Dionaea muscipula*) [119,192].

L'apparition de la mâchoire a été un bond formidable dans l'évolution, pour ce qui est d'abord de la fonction de nutrition [38,60,119]. Mais elle a entraîné ensuite dans son sillage une quantité de nouvelles adaptations et une ouverture vers de nouvelles niches écologiques. Toutes les grandes fonctions s'en sont vues alors grandies, comme la reproduction, la respiration mais surtout la digestion et la locomotion [32,60,119].

1- Les invertébrés

L'hétérotrophie, c'est-à-dire le mécanisme qui implique qu'un être vivant obtienne son énergie vitale en se nourrissant d'autres êtres vivants, n'a cependant pas toujours nécessité de mâchoires ou de dents [2,103]. En effet, avant l'apparition des vertébrés, la « Nature » a su mettre en oeuvre d'autres moyens variés de préhension en vue de la nutrition.

Les microbiologistes (Alberts et coll 1995) s'accordent à dire que les premiers organismes vivants de la planète étaient unicellulaires et qu'ils se sont ensuite progressivement réunis en colonies, avant de former des organismes pluricellulaires [2,103,119]. L'observation des paramécies permet de constater que même à l'état unicellulaire, la prédation existe, par le biais de la phagocytose, et l'action des lysosomes [2,95,103,119].

Les [cnidaires](#)²⁴ (méduses, polypes, anémones...), sont vraisemblablement les premiers animaux de l'évolution à disposer d'une « bouche », qui n'est en réalité que l'entrée d'un l'estomac primitif, soit une cavité tapissée d'un tissu digestif appelée gastroderme [95,103,119].

Ensuite, la préhension buccale va se diversifier, et même s'articuler [38,49,50,103,119,124].

Les [chaetognathes](#)²¹, par exemple, sont des organismes planctoniques dont les fossiles les plus anciens datent du Cambrien. Leur bouche est entourée de crochets chitineux mobiles qui servent à capturer, blesser leurs proies, et même à injecter un venin [103,119].

[Anomalocaris](#)⁸, probablement l'un des plus grands prédateurs des mers du Cambrien, possédait quant à lui, un agencement complexe de plusieurs pièces buccales, associé à deux sortes d'antennes préhensiles, lui permettant un broyage efficace des proies [119].

Les [céphalopodes](#)¹⁹, apparus également au Cambrien, possèdent deux pièces squelettiques mandibulaires articulées, en « bec-de-perroquet », pour la préhension et le broyage des proies [103,119].

Les exemples, évidemment très nombreux, illustrent bien la diversité des formes adoptées par les invertébrés pour se nourrir. Et leur quasi-monopole sur le règne animal, encore aujourd'hui, prouve leur efficacité.

2- Les premiers vertébrés

Les poissons sont les premiers animaux à posséder une colonne vertébrale et un crâne, dont le rôle est de protéger l'encéphale. Cependant, ces caractères, qui permettent de classer ces animaux parmi les vertébrés et les craniates, ne sont pas nécessairement ossifiés [49, 50, 60, 99 119].

Les premiers poissons primitifs étaient agnathes, c'est-à-dire, dépourvus de mâchoires. L'agnathe incontestable le plus ancien est *Arandaspis*, et date du début de l'Ordovicien. Mais, les premiers agnathes pourraient être apparus dès le Cambrien [60,119,148].

Les agnathes fossiles possédaient une ossature interne cartilagineuse, ainsi qu'une carapace osseuse, ce qui leur a valu le nom global d'ostracodermes. De petite taille, ils étaient pour la plupart dépourvus de nageoires paires leur permettant de se stabiliser dans l'eau. Ils ne se nourrissaient donc probablement que de plancton ou de particules extraites des fonds marins. C'est pourquoi leur ouverture buccale était, soit dirigée vers le bas, soit vers l'avant, selon qu'ils étaient [benthiques](#)¹³ ou [pélagiques](#)⁶⁸. Fonctionnant comme une pompe, leur bouche était parfois munie de plaques mobiles, elles-mêmes équipées de crêtes dentinaires, comme c'est le cas chez *Arandaspis* [49,50,60,119].

Deux groupes d'agnathes subsistent aujourd'hui : la lamproie et la myxine [103,148].

L'absence de mâchoire n'implique pas forcément l'absence de dents. Ainsi la lamproie possède une ventouse recouverte de dents cornées entourant la cavité buccale. Toutefois, ces « dents » ne correspondent pas encore à celles retrouvées chez les vertébrés supérieurs : c'est pourquoi, on parle ici de « dents cornées » [103,124]. Effectivement, leur histologie n'est pas tout à fait la même, et se rapproche beaucoup plus de celle des écailles. Ainsi, Lison 1954, les désigne sous le terme d'« odontoïdes », afin de bien les différencier des « dents vraies ».

En effet, la dent est un organe primitivement cutané : son analyse embryologique a permis de mettre en évidence la nature ectodermique de ses tissus minéralisés. Seule la pulpe trouve son origine dans le [mésoderme](#)⁵⁷ [103,123]. Chez les vertébrés inférieurs, et donc, de nombreux poissons, les dents naissent d'une spécialisation de [l'ectoderme](#)³¹, et se rapprochent donc beaucoup des denticules cutanés qui recouvrent le corps des sélaciens et en partie celles des téléostéens.

3- Les premiers gnathostomes

Les premiers vertébrés à mâchoires, ou gnathostomes, seraient apparus durant l'Ordovicien terminal, il y a - 430 Ma, soit environ 70 à 100 Ma après l'apparition des premiers agnathes. Les fossiles connus les plus anciens sont des écailles d'acanthodiens, appelés encore requins épineux [49,50,119].

L'apparition des mâchoires a été une révolution, et a été suivie d'une spécialisation des modes de vie et d'alimentation [39,60,119]. En effet, dotés de la capacité de mordre, les gnathostomes pouvaient désormais saisir et dévorer des proies de plus grosse taille, et délaisser le régime planctonique, moins énergétique. Cela a entraîné alors un accroissement de la taille des animaux, ainsi que le développement de nouveaux moyens de défense. *Dunkleosteus*, par exemple, était un poisson géant du Dévonien supérieur, de 3,50 m de long, et pourvu de lourdes plaques céphaliques protectrices. Enfin, de nouveaux moyens de locomotion et des organes sensoriels inédits sont apparus, aussi bien pour attraper les proies que pour fuir les prédateurs. Dans ce but, l'acquisition des nageoires pelviennes et pectorales, en plus de la nageoire caudale pour la propulsion, va permettre aux poissons d'affiner et de perfectionner leurs déplacements [39,49,50,60,119,148].

Les branchies des poissons agnathes devaient être soutenues, en arrière de l'ouverture buccale, par une rangée d'arcs cartilagineux entre lesquels s'ouvraient les fentes branchiales [39, 49, 50, 60, 99].

L'embryologie des requins a suggéré le lien phylogénétique entre le développement de la mâchoire et celui des arcs branchiaux [49].

Deux théories s'opposent pour expliquer la formation des mâchoires à partir des arcs branchiaux des poissons agnathes.

La théorie de la série (39,49,50,99)

D'après la théorie de la série (*serial theory*), les maxillaires seraient issus du premier, ou du deuxième arc branchial cartilagineux des poissons agnathes. Il se serait articulé en son milieu de chaque côté, et soudé en avant avec son homologue, pour former le maxillaire supérieur et inférieur. L'arc branchial suivant, appelé hyomandibulaire, se serait spécialisé en arrière pour suspendre la mâchoire au neurocrâne par le jeu de ligaments. Cette suspension est dite hyostylique. La fente branchiale, située entre ces deux premiers arcs branchiaux, se serait enfin atrophiée pour ne laisser qu'un petit orifice de part et d'autre, nommé spiracle. C'est la théorie la plus simple et la plus ancienne.

La théorie composite

La théorie composite (*composite theory*) a été proposée par un paléontologue suédois, Erik Jarvik cité par Kardong 2002. Elle repose sur l'observation de crânes fossiles de poissons, ainsi que sur l'embryologie d'espèces actuelles. Selon sa théorie, les mâchoires seraient le résultat d'un jeu complexe de séparation et de fusion entre les segments des arcs branchiaux les plus antérieurs. C'est la fusion de segments issus des deux premiers arcs branchiaux, appelés respectivement arc prémandibulaire et arc mandibulaire, qui serait à l'origine de la mâchoire primitive. Cependant, à l'instar de la théorie de la série, le troisième arc branchial, ou arc hyomandibulaire, formerait l'arc hyoïde pour suspendre la mâchoire au neurocrâne, et donc mettre en place la suspension hyostylique décrite précédemment. Les autres segments, issus de ces arcs branchiaux, seraient fusionnés au neurocrâne, ou perdus.

L'anatomie squelettique des requins illustre bien ces deux théories, et donc la première étape évolutive de l'élaboration de la mâchoire. En effet, contrairement aux mammifères dont le maxillaire inférieur est directement articulé au crâne, la mâchoire primitive serait articulée au neurocrâne par une suspension hyostylique : elle n'aurait été donc rattachée au crâne que par des ligaments via l'os hyomandibulaire, comme observé chez le requin (49). Une disjonction d'ailleurs bien utile, car elle leur permet de projeter leur mâchoire vers l'avant au moment de l'attaque [103,119].

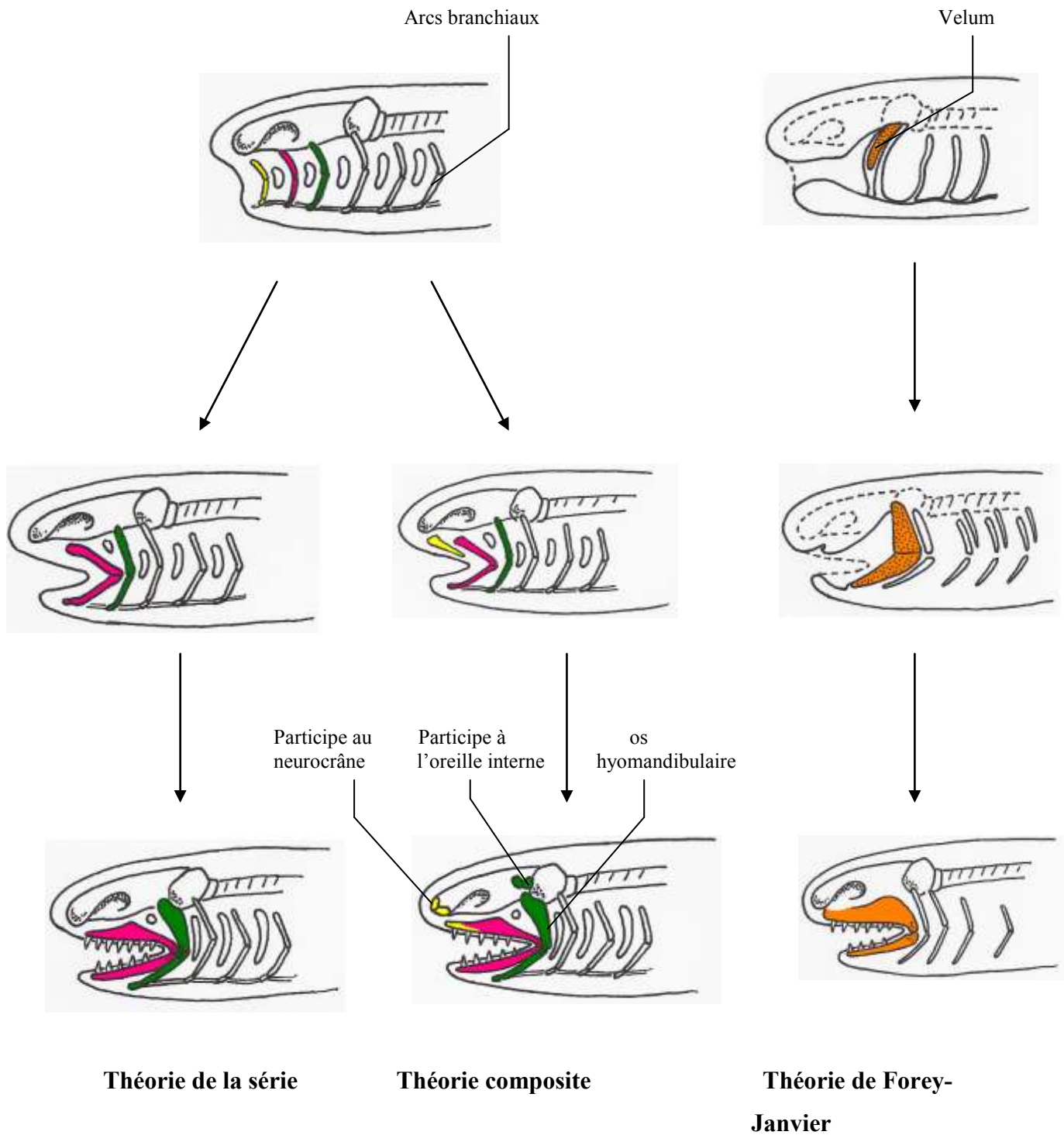
De plus, ces deux théories sont en accord avec un ancien postulat qui avançait que plus un poisson avait de fentes branchiales, plus il était primitif. Effectivement, comme les arcs branchiaux contribueraient à la formation des mâchoires, il est aisé de penser que les premiers agnathes auraient possédé deux fentes branchiales de plus que les premiers gnathostomes, et que l'évolution en aurait ensuite progressivement diminué le nombre. Or, si *Cladoselache*, un des tous premiers requins du Dévonien, n'en possédait que cinq comme la plupart des requins actuels, on en compte six chez certaines espèces modernes, comme le requin scie flutian, ou même sept comme chez le requin perlon [49,103]. Certaines espèces de requins contemporains possèdent donc plus d'arcs branchiaux que certains requins disparus. Devant cette contradiction, une nouvelle théorie a été proposée en 1993 pour tenter d'expliquer l'apparition des mâchoires [49].

La théorie de Forey-Janvier citée par Cuny 2002.

Compte-tenu du paradoxe mis en évidence par le nombre de fentes branchiales observées chez les requins préhistoriques et modernes, Cuny expose une troisième théorie développée par Forey et Janvier. Ces derniers supposent que les mâchoires primitives seraient issues des cartilages de soutien du velum, organe qui permet aux agnathes de pomper l'eau pour filtrer le plancton ou autres particules nutritives, et non des arcs branchiaux. Ces derniers se développeraient donc indépendamment de la mâchoire. Ceci impliquerait que leur nombre peut diminuer ou augmenter selon les espèces, et permettrait alors d'expliquer le paradoxe décrit ci-dessus.

La théorie de Forey-Janvier suppose aussi une suspension différente de celle dite hyostylique et observée chez les requins. Les mâchoires les plus primitives seraient directement fixées au neurocrâne par le maxillaire supérieur, indépendamment de l'arc hyomandibulaire, comme chez le parasélacien du Carbonifère, *Debeerius*. Les autres modes de suspension retrouvés chez les [chondrichtyens](#)²³ dériveraient en fait de ce type primitif. Si la mâchoire supérieure fusionnait avec le neurocrâne, on obtiendrait la suspension holostylique caractéristique des [chimères](#)²². A l'opposé, si elle se séparait du neurocrâne et ne s'articulait avec lui que par l'intermédiaire de l'arc hyomandibulaire, on aboutirait à la suspension hyostylique des requins.

Fig 2- Théories de l'apparition de la mâchoire :
(D'après, Canel 2005a, Cuny 2002, Kardong 2002)



Si on en croit les théories classiques qui considèrent que les arcs branchiaux sont à l'origine de la mâchoire des gnathostomes, la suspension hyostylique des requins en serait alors le type le plus primitif. Ce n'est que secondairement que la mâchoire se serait jointe, puis soudée au neurocrâne pour former les autres types de suspension.

La théorie de Forey-Janvier fait au contraire de cette suspension hyostylique, une spécialisation de la mâchoire primitive.

Les dents seraient enfin apparues dans la peau qui borde l'ouverture buccale, par spécialisation ectodermique [13,119]. En effet, les dents les plus primitives, dites « cornées », résulteraient probablement d'une spécialisation des denticules cutanés des poissons qui, se limitant à la cavité buccale, auraient évolué vers la fonction digestive [13,39,119].

La théorie de Forey-Janvier a permis d'expliquer le paradoxe de l'augmentation du nombre de fentes branchiales observées chez les requins actuels, en contradiction avec l'idée de leur diminution, suite à la formation des mâchoires primitives. Cependant, est-il erroné d'imaginer que le nombre de fentes branchiales ait pu augmenter chez certaines espèces au cours de l'évolution, suite à la perte des deux arcs branchiaux nécessaires selon les théories classiques à la formation des mâchoires ?

Le débat sur les origines des gnathostomes, reste donc très controversé et nécessite encore de nombreuses recherches afin de pouvoir départager ces théories qui, malgré tout, restent intéressantes.

4- Evolution de la mâchoire du crâne et des mâchoires

Depuis, le crâne et la mandibule des gnathostomes se sont progressivement modifiés au cours de l'évolution afin d'aboutir aux puissantes mâchoires des mammifères.

En effet, dans les premiers temps, la mâchoire inférieure était composée de plusieurs os, dont le plus grand était l'os dentaire car c'était celui qui supportait l'ensemble des dents inférieures. Cette organisation osseuse était encore observée chez les reptiles mammaliens [39, 40, 60, 99, 103, 166].

De plus, il semble que la tendance évolutive du crâne soit à la réduction de la quantité d'os. Ainsi, chez les amphibiens et les reptiles primitifs, le crâne était une « boîte » osseuse sans ouvertures autre que les orbites et les fosses nasales. Ce type de crâne est dit anapside. Les muscles masticateurs s'y attachaient au bord inférieur [60,99,119].

Le développement progressif d'espaces vides, appelées fenêtres ou fosses temporales, entraîne non seulement un allègement du crâne, mais il offre surtout une surface d'attache plus importante aux muscles masticateurs, permettant d'augmenter par là même leur puissance [37,99,119]. Ainsi, à partir du crâne des reptiles primitifs anapsides, se seraient développés trois nouveaux types principaux de crânes. Ils sont la base de la classification des reptiles et de leurs descendants.

Le crâne anapside modifié [60,99,103,119]

Le crâne anapside modifié des chéloniens – ou tortues – ne présente toujours pas de fenêtre temporale, mais les os maxillaires, pré-maxillaires et dentaires ne sont plus pourvus de dents. Il existe toutefois chez les tortues actuelles un bec corné.

Le crâne diapside et ses dérivés

Les diapsides présentent deux fosses temporales superposées en arrière de l'orbite. Ils regroupent le super-ordre des lépidosauriens, qui rassemble les squamates et les reptiles primitifs, ou sphénodons, et le super-ordre des [archosaures](#)¹⁰, incluant les oiseaux ainsi que les thécodontes et leurs descendants : dinosaures, ptérosaures et crocodiliens [60,119,165,192,200].

D'autres types de crânes découleraient des diapsides.

Les squamates, qui regroupent les lézards et les serpents, possèdent en tant que diapsides, deux fosses en postérieur de l'orbite. Toutefois, suite à la disparition de l'os quadratojugal, les lézards ont perdu la barre osseuse formée par l'os jugal qui délimitait vers le bas la fosse inférieure. En conséquence, celle-ci reste ouverte inférieurement et laisse la place à l'insertion de muscles maxillaires plus grands. Les serpents présentent également la même disposition, mais ont perdu en plus l'arc intermédiaire, formé par l'os squamosal et

l'os post-orbitaire, qui séparait la fosse temporale supérieure de la fosse inférieure. Leur crâne, ainsi ouvert au maximum, permet dorénavant une mobilité maximale des mâchoires, leur conférant alors la capacité d'avaler de plus grandes proies [5,60,99,119].

Il existe chez les archosauriens, en plus des deux fosses temporales propres aux diapsides, une fenêtre antéro-orbitaire qui s'ouvre latéralement devant l'orbite. Bien visible chez les dinosaures, elle disparaît secondairement chez les crocodiles, et fusionne avec l'orbite chez les oiseaux. Chez ces derniers, les deux fosses temporales auraient en plus convergé ensemble et fusionné avec l'orbite [60,99,103,119,165,219,230].

Le dernier dérivé du crâne diapside est le crâne euryapside. Ce crâne, semblable à celui des lézards, ne présente qu'une fosse temporale bien délimitée, et aurait donc perdu sa fenêtre inférieure. Toutefois, à l'opposé des lézards, ce crâne aurait conservé l'os quadratojugal et l'os jugal qui délimitent l'arc osseux inférieur du crâne diapside. Ce crâne qui n'est plus retrouvé chez les espèces actuelles, était présent chez les familles de reptiles marins du mésozoïque telles que les nothosaures, les plésiosaures, les [ichtyosaures](#)⁴⁶ ou les placodontes [60,99].

Le crâne synapside [37,60,99,119]

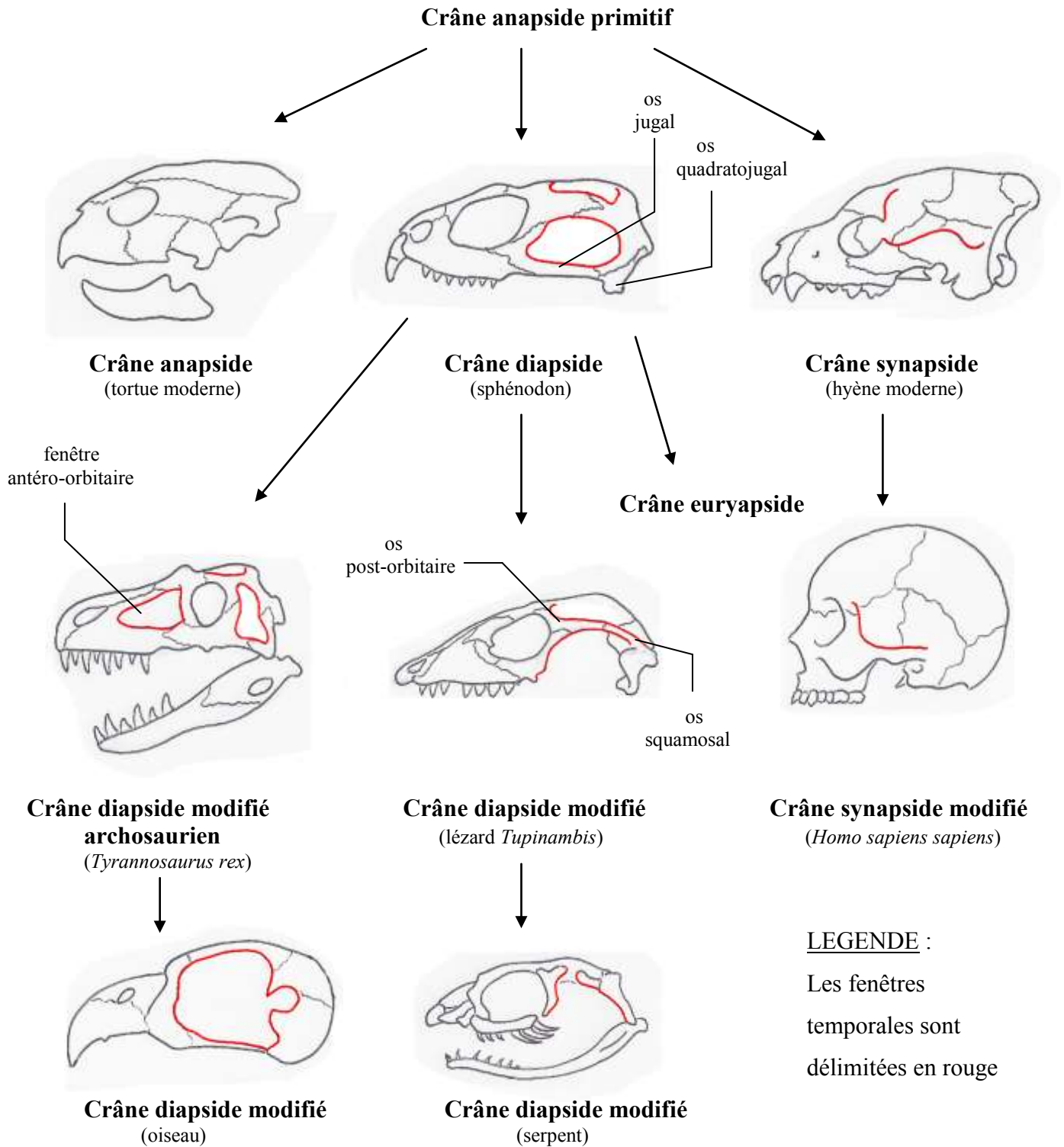
Ce dernier type de crâne ne présente qu'une seule fenêtre temporale à l'arrière de l'orbite. Propre aux reptiles mammaliens, elle aurait convergé avec la fosse orbitaire chez les mammifères.

Chez les premiers mammifères, le crâne est plus haut et l'ouverture synapside plus grande, afin d'y loger les muscles temporaux, plus longs. Le maxillaire inférieur n'est plus constitué que d'un seul os : l'os dentaire, et s'articule directement avec le neurocrâne par l'intermédiaire de l'os squamosal, ou encore appelé os temporal chez l'homme. La mandibule est désormais munie d'un processus coronoïde élevé où s'attachent efficacement les muscles temporaux. Les petits os qui s'articulaient avec l'os dentaire à l'arrière de la mâchoire inférieure chez les reptiles mammaliens, auraient migré dans l'oreille interne (96).

Le crâne des mammifères, ainsi que leurs ouvertures temporales, continue cependant à évoluer selon les nombreuses espèces. Par exemple, on constate chez l'Homme, une fermeture postérieure de la fosse orbitaire par une paroi osseuse, et donc une séparation secondaire de l'orbite et de la fosse temporale [119].

Fig 3- Evolution du crâne chez les vertébrés

(D'après Dougal cité par Dixon et coll 1990, Kardong 2002, Lecointre-Guyader 2001, et Thomas 1997)



L'évolution de la mâchoire s'est donc illustrée par une spécialisation progressive de ses maxillaires. Constituée initialement d'une simple charnière munie de dents dont le rôle unique était d'attraper les proies, les mâchoires se sont ensuite complexifiées afin de répondre aux besoins de nouvelles niches écologiques à investir [40,60,119]. Puis, de plus en plus, chez les mammifères, les mâchoires ont gagné en puissance et en mobilité par le jeu de leurs muscles afin d'extrapoler leurs capacités à la mastication. Les dents ont vu, elles aussi, leur morphologie et leur histologie évoluer selon le régime alimentaire, ou l'éthologie des animaux [60,103,124].

Les usures dentaires découlent directement de cette évolution de la fonction de nutrition, car, selon le mécanisme articulaire de la mâchoire, et selon la ou les morphologies des dents qui la garnissent, les processus d'usure seront complètement différents d'une espèce à l'autre.

B- Morphologie des dents : évolution des formes, des dimensions

Comparés aux autres vertébrés, les dents des mammifères présentent une importante différenciation selon leur rôle. Déjà Pline l'ancien avait remarqué cette relation qui existe entre la morphologie dentaire et le régime alimentaire, et avait succinctement comparé les dentitions de différents animaux [200].

La dent est un « organe dur, blanchâtre, implanté sur le bord des mâchoires de la plupart des vertébrés, qui sert à la prise de nourriture et, parfois à la mastication et à la défense » [121].

A cette définition peut se rajouter le caractère sexuel de la dent comme c'est le cas chez bon nombre de mammifères : les [narvals](#)⁶³, les éléphants, et les morses, par exemple, en témoignent par la longueur ou la forme de leurs défenses [60,103,124]. Quant aux [grands singes](#)³⁹ mâles, ils présentent souvent de plus grandes canines que les femelles.

En paléo-odontologie, la morphologie dentaire est le premier élément d'étude. En effet, elle permet d'identifier l'appartenance de la dent à tel ou tel animal, voire d'en préciser le sexe et le mode d'alimentation.

De plus, la datation du fossile grâce aux couches géologiques, associée à l'analyse de sa morphologie, permet d'étudier l'évolution des formes dentaires.

Il est primordial de bien comprendre que les usures dentaires sont intimement liées à la morphologie des dents. En effet, de la forme de l'organe dentaire découle le régime alimentaire [103,200], et par conséquent l'étiologie principale de l'usure. Ainsi, un herbivore n'utilisera pas ses dents à la même vitesse et avec la même intensité qu'un carnivore. De plus, la morphologie dentaire implique une mécanique de nutrition particulière. Certains prédateurs avalent leurs proies d'un coup, quand d'autres mastiquent lentement et sur de très longues durées. Il y en a encore qui lacèrent et déchirent, et d'autres qui écrasent. Tous ces modes d'alimentation différeront selon la morphologie dentaire observée.

1-Rappels et généralités

Qu'elles soient simples ou complexes, les dents déploient des conformations caractéristiques qui dépendent en général principalement du mode d'alimentation de l'animal. Leurs mécanismes d'usure seront par conséquent différents.

Les dents des carnivores sont pointues, plus ou moins longues pour attraper leur proie, et recourbées pour mieux la retenir.

Elles sont soit nombreuses, comme chez la murène [13] ou *Ichtyostega*, le premier amphibien connu [59], soit fortes, à l'instar des crocs des mammifères comme le « tigre à dents de sabre » *Smilodon*, le marsupial préhistorique *Thylacosmilus*, ou les dinosaures théropodes tel *Tyrannosaurus rex* [51,60].

Chez les mammifères, la dernière prémolaire supérieure et la première molaire inférieure se sont transformées en dents carnassières coupantes. Allongées longitudinalement en lames acérées, elles fonctionnent comme une paire de ciseaux lors de la mastication [117].

Les dents des herbivores possèdent une morphologie propre au broyage des végétaux. Elles sont longues, plates, avec une surface ondulée et fonctionnent comme une meule chez certains ongulés tels les éléphants ou les mastodontes. Les lézards herbivores possèdent quant à eux, des dents cylindriques rondes et émoussées [60,99,103,124].

Les omnivores, dont le meilleur exemple est bien sûr l'homme, possèdent des dents jugales bunodontes, c'est-à-dire à cuspides rondes. Ce type de dents se retrouve chez des familles d'animaux pourtant classées parmi l'ordre des carnivores, mais qui ont adopté une alimentation mixte, comme les *ursidae* par exemple. Il en est de même pour les *suines* qui rassemblent le sanglier, le babiroussa et leurs cousins. Ce sont des ongulés, super-ordre qu'ils partagent avec de très nombreux herbivores, mais ils sont également omnivores. Ils présentent donc eux aussi, des dents plus rondes aux cuspides plus mousses que les autres ongulés, exclusivement végétariens [60,103,119].

Enfin, les durophages, c'est-à-dire les animaux qui se nourrissent de coquillages et autre faune à coquille, ont souvent des dents épaisses, rondes à surface plane comme chez les raies ou en postérieur de la mâchoire comme chez le requin préhistorique *Hybodus*

[49,103,217], ou bien des molaires à cuspides mousses retrouvées par exemple chez la loutre de mer [103]. Cette morphologie dentaire leur permet de bien écraser les coquilles de leurs proies afin d'en extraire les parties molles.

Ces exemples ne sont pas exhaustifs, mais ils permettent de bien comprendre l'étroite relation qui existe entre la morphologie dentaire et le régime alimentaire.



Fig 4 - Dents mousses d'un poisson durophage *Sphaerodus* sp., Miocène (Helvétique). Les Faluns, Savigné ^s/ Lathan. (Collection privée de Mr J. Huin)

La connaissance de l'environnement de l'animal fossile permet de déterminer avec plus de facilité son régime alimentaire. Effectivement, compte tenu que les dents des durophages et de certains herbivores peuvent présenter conjointement des cuspides rondes et mousses, c'est leur milieu de vie qui va permettre de définir le régime alimentaire du fossile. Dans un milieu marin, on privilégiera donc un régime durophage au régime herbivore.

Inversement, il est possible de préciser l'environnement du fossile à partir du mode d'alimentation, déterminé par l'observation morphologique de ses dents.

Enfin, il est parfois nécessaire d'observer le crâne du fossile car la musculature est une information supplémentaire pour en définir le régime alimentaire [217].

En résumé, deux grandes familles de morphologie dentaire semblent se distinguer dans le règne animal : les animaux haplodontes, à forme simple, et les plexodontes, à forme plus complexe. Nous verrons dans la suite, que les mécanismes d'usure diffèrent aussi beaucoup entre ces deux groupes morphologiques.

2- Le type haplodonte : poissons, amphibiens, reptiles, oiseaux

Le terme « haplodontie » résulte du mot grec « *haploos* » qui signifie « simple » [121].

2.1-Les homodontes

Typique des non-mammifères, les dents haplodontes possèdent donc une morphologie primitive, simple, ne comportant en général qu'une seule pointe cuspidienne. Ce type de denture va souvent de paire avec l'homodontie, caractérisée par la présence de dents identiques pour toute la denture [103,119].

La fonction des dents haplodontes se limite généralement à la préhension et à la contention. Leur morphologie trop simple ne permet pas une mastication efficace de la nourriture [89]. C'est pourquoi, ces animaux se contentent souvent d'avaler leurs proies d'un coup. De ce fait aussi, les mâchoires des haplodontes sont en général des plus simples : l'articulation consistant en fait en une charnière qui permet un mouvement unique d'ouverture et de fermeture. Le serpent illustre de façon spectaculaire cette capacité d'ingurgiter des proies sans les mastiquer. Le grand requin blanc (*Carcharodon carcharias*) utilise quant à lui, ses dents en scie pour déchirer des morceaux de chair par de grands mouvements de tête avant de les avaler. Enfin, il a été retrouvé des pierres, appelées gastrolithes, que les dinosaures herbivores avalaient afin de nettement améliorer le broyage des végétaux coriaces dans leur estomac [60,217,232].



Fig 5- Dents coniques d'un crocodilien *Pristichampus sp.*, Eocène, Robiac. (Collection privée de Mr J. Huin).



Fig 6- Dents d'un requin *Carcharodon megalodon*, Les Faluns, Savigné^s/Lathan. (Collection privée de Mr J. Huin).

De plus, les dents homodontes des non-mammifères sont généralement séparées par des diastèmes ou viennent s'encaster en alternance les dents antagonistes lorsque l'animal ferme sa gueule [25,124].

C'est pourquoi, l'usure dentaire chez les haplodontes devrait donc être beaucoup moins marquée que chez les animaux qui mastiquent leur nourriture. Nous verrons plus tard qu'il n'en est rien : seule le mécanisme d'usure change.

Pour la préhension, les dents sont soit fortes, coniques à pointes vives comme c'est le cas chez les crocodiliens, soit aplaties à bord plus ou moins tranchant comme chez les requins.

Pour la contention, les dents sont préférentiellement longues et fortes, nombreuses et recourbées vers l'arrière pour empêcher la fuite de la proie. Les dents de la murène, dites « en carde », en sont un parfait exemple. Mais d'autres dispositions existent, et surtout chez les poissons. Petites, courtes et nombreuses, les dents sont dites « en lime ». Longues, fines et toujours en nombre, elles sont « en soie ». Mais si elles sont fortes, les dents sont décrites « en brosse » [13,124].

Ainsi, comme on peut le constater, la disposition et la morphologie des dents haplodontes sont variées et multiples.

Ce type de denture se retrouve donc chez toutes les classes du règne animal, même chez les oiseaux. En effet, la sous-classe des odontornithes regroupait des oiseaux datant du Crétacé, qui étaient pourvus de dents semblables à celles des reptiles marins ichtyophages [37,165].

Seuls les odontocètes, c'est-à-dire, les cétacés à dents comme le cachalot, le dauphin ou l'orque, sont des mammifères haplodontes et homodontes. Leurs dents sont toutes coniques, droites, relativement courtes et signent une parfaite adaptation au milieu aquatique et au régime piscivore [29,103,119].

2.2- Les hétérodontes

Cependant, bien que l'homodontie soit la règle, il n'est pas rare de trouver des cas d'hétérodontie chez les haplodontes [94,124]. Cela signifie que bien que leurs dents soient de forme simple, on note des morphologies différentes au sein d'une même denture.

On constate plusieurs cas chez les durophages. Ces derniers possèdent en général, des dents antérieures incisiformes pour détacher les coquillages des rochers ou pour attraper leurs proies à coquille, comme les ammonites, et des dents postérieures épaisses, à surface arrondie et mousse pour les broyer efficacement [13]. C'est le cas par

exemple de l'actuel requin Port-Jackson (*Heterodontus portus-jacksoni*) [49], du requin disparu *Hybodus* [49,50,60], et même de certains reptiles comme *Placodus*, un saurien semi-aquatique du Trias [60].



Fig 7- Mâchoire de requin Port-jackson.

Les *Heterodontosauridés* étaient des dinosaures dont le nom témoigne de la particularité de leur formule dentaire, unique parmi les dinosauriens et même la plupart des reptiles. Il semblerait en effet qu'il y ait eu convergence avec la denture des mammifères. Le phénomène de convergence indique une ressemblance anatomique sans aucun lien évolutif entre les lignées. Ainsi, leurs dents antérieures et supérieures étaient petites et pointues rappelant les incisives des mammifères. Avec, ils arrachaient probablement les feuilles en s'aidant du bec corné dépourvu de dents qu'ils possédaient à l'avant de la mandibule. Venaient ensuite deux paires de dents de grande taille se rapprochant des canines mammaliennes. Puis leurs dents postérieures hautes, et en ciseaux pour déchiqueter les feuilles [25,60].

Néanmoins, il est parfois difficile de bien définir la limite qui permet de séparer les haplodontes des plexodontes, aux dents morphologiquement complexes.

Comme nous l'avons expliqué précédemment, les dents haplodontes possèdent une morphologie simple. Toutefois, il est fréquent d'observer des dents haplodontes comportant des cuspides accessoires. Ainsi, les dents de *Cladoselache*, ou *Odontaspis*, comme d'autres espèces de requins actuels, possèdent une pointe centrale associée à une ou deux paires de cuspides latérales plus petites [49,60]. *Notidanus* en comptait plus encore. De plus, beaucoup d'amphibiens modernes présentent des dents bicuspidées [37,186].



Fig 8- Dents de requin *Notidanus primigenius*, Miocène (Helvétien), Les Faluns, Savigné^{s/} Lathan. (Collection privée de Mr J. Huin).



Fig 9- Dents de requin *Odontaspis sp.*, Miocène (Helvétien), Les Faluns, Savigné^{s/} Lathan. (Collection privée de Mr J. Huin).

Les reptiles thériodontes qui sont les probables ancêtres des futurs mammifères, et qui présentent des dents tricuspidés alignées mésio-distalement, sont-ils eux aussi encore des haplodontes à dents « moins simples » progressant vers une plexodontie vraie, ou sont-ils les précurseurs d'une plexodontie primitive ?

Cette question illustre les difficultés de la paléontologie, qui cherche à comprendre l'évolution des êtres vivants en les organisant dans la phylogénie le plus logiquement possible et selon des caractères propres. Or, l'évolution implique forcément un changement très progressif de ces caractères. C'est pourquoi, il existe obligatoirement une multitude « d'intermédiaires » évolutifs entre les animaux haplodontes et plexodontes, et par conséquent, entre les mécanismes d'usure dentaires qui les caractérisent.

2.3- Cas particulier des dinosaures

Les dinosaures ont dominé la Terre durant près de 185 millions d'années. Ils illustrent bien cette ambiguïté entre l'haplodontie à tendance plexodonte et la plexodontie primitive. En effet, de par leur nature reptilienne, les dinosaures devraient préférentiellement être sujets à l'haplodontie. Toutefois ils présentaient déjà pour un certain nombre d'entre eux des caractères dentaires se rapprochant des mammifères, en plus de nombreuses autres convergences notables.

Les [prosauropodes](#)⁷⁶, dinosaures primitifs du Trias, qui avaient des dents émoussées, rondes et cylindriques pour un régime herbivore, étaient donc des dinosaures clairement haplodontes [60,219].

À l'opposé, les Hypsilophodontidés, et plusieurs autres dinosaures herbivores, présentaient une disposition dentaire de type face occlusale contre face occlusale plutôt qu'en quinconce comme c'est classiquement le cas chez les haplodontes. De plus, leurs dents formaient une rangée régulière sans large diastème afin d'augmenter la surface de mastication et de broyage des végétaux [25,60]. L'inclination à l'usure de leurs dents jugales afin d'obtenir une meilleure efficacité masticatoire rappelle celle observée chez les mammifères [brouteurs](#)¹⁴ [25,60,219]. Cette convergence avec les ruminants semble culminer chez *Dryosaurus* par leur absence de dents antérieures maxillaire remplacées par un bourrelet muqueux [60].

Ces caractères dentaires qui peuvent rappeler la plexodontie observée chez les mammifères, est probablement le résultat de la très forte occupation des niches écologiques du Mésozoïque par les reptiles dominants, et semblait privilégier les herbivores, car les [Théropodes](#)⁸⁵, ou dinosaures carnivores, disposaient de dents typiquement haplodontes, longues, pointues et fortes, bien séparées par des diastèmes [51,60].

3- Le type plexodonte : les mammifères

La plexodontie définit un ensemble de dents à la morphologie complexe. Propres aux mammifères, elle se rencontre occasionnellement chez les autres vertébrés. Cette complication de la forme de l'organe dentaire implique une fonction spécialisée, et engage ainsi un nouveau mode d'usure dentaire, propre aux mammifères, en rapport avec la fonction principale de mastication. Longtemps considéré comme dépendante des seuls facteurs génétiques, la complexité croissante de la morphologie dentaire résulterait en fait principalement de facteurs environnementaux [94], corroborant ainsi la théorie de Darwin [46].

Avec la plexodontie, c'est cette fois l'hétérodontie qui est de rigueur : on commence à parler chez les mammifères d'incisives, de canines, de prémolaires et de molaires selon leur morphologie et surtout de leur position au sein de l'arcade dentaire [99,124].

Si on considère que la dentition des insectivores est la plus primitive, celle des [primates](#)⁷⁴ n'a que peu très évolué comparée à celle des autres mammifères aussi bien en ce qui concerne le nombre de dents que leur morphologie [60,96,119,166,231].

3.1-Théories sur l'origine des plexodontes

Les dents plexodontes des mammifères, et parmi elles, celles des hominidés, sont le fruit d'une très longue évolution. Comme nous l'avons dit préalablement, l'étape charnière entre l'haplodontie et la plexodontie n'est pas évidente et semble ponctuée de nombreux chaînons intermédiaires, preuve d'un processus de mutation très lent.

Si l'on excepte certains poissons, et même les *Heterodontosauridés*, un grand nombre de scientifiques s'accordent à dire que les reptiles mammaliens seraient les premiers animaux à acquérir une dentition hétérodonte vraie [39,40,60,89,99,119,166]. D'abord insectivores pour la plupart, les reptiles mammaliens se seraient probablement multipliés et diversifiés au travers des nombreuses niches écologiques laissées vacantes par les dinosaures, suite à la fameuse crise Crétacé-Tertiaire il y a 65 millions d'années. Leurs régimes alimentaires se seraient diversifiés et leur morphologie dentaire se serait transformée.

Plusieurs théories ont été proposées pour tenter d'expliquer l'origine des plexodontes, donc celle des dents mammaliennes et par conséquent celles des hominidés.

3.1.1-Théorie de la concrescence [49,124]

Lison 1954, présente dans le Traité de zoologie de Grassé une théorie développée par Kükenthal, Röse, et Eternod dès 1892. Ces derniers ont proposé une hypothèse comme quoi les dents multicuspidées découleraient en fait de la fusion des dents simples et coniques des reptiles, suite au chevauchement des germes dentaires provoqué par le raccourcissement typique de la mâchoire des mammifères.

Il existe de nombreuses variantes à cette théorie. Mais si cette conception évolutive est très convaincante pour les dents en plaques des poissons pulmonés, les [dipneustes](#)²⁸, et chez certains sélaciens et téléostéens, elle reste cependant insuffisante pour expliquer l'origine des dents multicuspidées des mammifères plexodontes, ceci en raison de la trop grande différence qui existe entre les dents ainsi formées et les molaires mammaliennes. De plus, il n'a pas été retrouvé de fossiles présentant des premiers signes de concrescence et pouvant ainsi étayer l'hypothèse de Kükenthal, Röse, et Eternod.

3.1.2-Théorie des dimères [60,89,99,124]

La théorie des dimères a été également exposée par Lison 1954, d'après les recherches du naturaliste Bolk. Déjà, selon lui, la dent plexodonte des mammifères était issue de la dent triconodonte. Cette dernière, tricuspidée et alignée mésio-distalement, était propre aux reptiles thériodontes (ou thérapsides) et aux premiers mammifères [marsupiaux](#)⁵⁶ protodontes.

Cette théorie repose sur plusieurs principes.

Tout d'abord, selon Bolk, la dent conique haplodonte des reptiles serait en fait le résultat d'une réduction secondaire d'une dent primitivement triconodonte. Bolk aurait proposé cette hypothèse après des analyses embryologiques qui lui auraient révélé chez certains crocodiliens, d'après lui, des germes dentaires de première génération tricuspidées. Ne faisant jamais leur éruption, ces germes seraient ensuite suivis par les nombreuses générations de dents coniques simples qu'on leur connaît.

, Bolk en conclut, d'après des études embryologiques, que la dent des mammifères résulterait cette fois de la fusion de deux germes de dents triconodontes reptiliennes, appartenant à deux générations dentaires successives, et qui se seraient concentrées dans le

temps. L'ensemble formerait donc un dimère d'un total de six tubercules faisant leur éruption en une dent unique.

Enfin, il pensait que toutes les dents plexodontes des mammifères découleraient ensuite de cette forme à six tubercules. Celles qui en possèdent moins, comme l'incisive ou les prémolaires auraient donc secondairement perdus certaines de leurs pointes cuspidiennes

Mais, bien qu'elle soit intéressante, la théorie de Bolk n'en repose pas moins sur des bases embryologiques trop fragiles qui ont été remises en questions par des études scientifiques. De plus, non seulement son application n'est pas applicable aux dents très complexes des ongulés, mais en plus, elle s'accorde peu aux résultats de la recherche paléontologique.

3.1.3-Théorie de la différenciation progressive

[60,89,109,124,158,166]

Comme on peut le constater, les deux théories exposées brièvement ci-dessus ne parviennent pas à expliquer complètement et de façon pleinement satisfaisante, l'origine des dents plexodontes mammaliennes. La troisième théorie, cependant, est plus intéressante, et semble répondre de façon plus conforme aux critères paléontologiques et embryologiques qui paraissent faire défaut aux précédentes conceptions.

Cette troisième théorie repose sur le postulat comme quoi les dents compliquées des plexodontes résulteraient d'une transformation progressive de dents primitivement simples, donc haplodontes.

Là aussi, il existe de nombreuses variantes à cette hypothèse, mais les recherches actuelles semblent s'accorder à faire de la théorie de la trituberculie la plus séduisante d'entre elles.

D'abord haplodonte, la dent se serait donc progressivement différenciée en dent tricuspidée, alignée mésio-distalement : la dent triconodonte. Déjà, Bolk faisait de la dent triconodonte l'origine des dents plexodontes. Cette dent, comme il l'a déjà été dit, était typique des reptiles mammaliens thérapside et des tous premiers mammifères, et apparaît donc comme une étape évolutive importante entre ces deux classes d'animaux. La cuspidé

principale, en position médiane, était flanquée en mésial et en distal de deux autres tubercules plus petits, mais de taille similaire.

Il y a environ 210 millions d'années, au Trias supérieur, les trois cuspides de la dent triconodonte se seraient ensuite graduellement agencées en une disposition triangulaire : c'est la dent trigonodonte, trituberculaire, ou encore appelée trigonale. Retrouvée chez les pantothériens, possibles ancêtres communs de la plupart des mammifères modernes, ces dents étaient probablement adaptées à un régime insectivore ou frugivore [60].

Au maxillaire, la cuspidé principale se situe en palatin et se désigne comme le protocône. Elle correspond à la pointe du triangle occlusal formé par les trois cuspides dont la base est par conséquent parallèle au vestibule. Les deux cuspides accessoires qui composent cette base sont respectivement le paracône en mésial, et le métacône en distal.

A la mandibule, la disposition du triangle occlusal est inversée : cette fois, la cuspidé principale est en vestibulaire, et les deux autres sont en lingual. Les cuspides correspondantes s'appellent ici protoconide, paraconide et métaconide.

Les trigonodons avaient conservé une occlusion dite cunéiforme, ce qui désigne des dents s'engrenant alternativement, comme c'est classiquement le cas chez les haplodontes.

Ce serait donc à partir de cette dernière configuration qu'aurait dérivé l'ensemble des formes dentaires complexes des mammifères. Cette évolution serait due à des ajouts, des suppressions et ou une nouvelle disposition des cuspides qui la composent. Peut-on y voir cette fois le début d'une plexodontie vraie ? Si c'est le cas, alors les trigonodons seraient donc encore des haplodontes, et les trigonodons, les premiers plexodontes de l'évolution.

Ce serait vers la fin du Jurassique, il y a environ 135 millions d'années, que seraient ensuite apparus les trituberculés. Ces petits mammifères insectivores auraient développé en distal de leurs couronnes dentaires mandibulaires trigonodontes, une nouvelle cuspidé appelée talonide. Cette cuspidé se serait alors mise en contact avec la face interproximale de la dent distale adjacente. Ainsi, grâce à ces points de contact, toutes les dents mandibulaires qui étaient primitivement séparées par des diastèmes, comme c'est classiquement le cas chez les animaux haplodontes, se seraient retrouvées accolées les unes contre les autres.

A l'opposé, les dents supérieures, toujours en alternance avec l'arcade dentaire inférieure, auraient conservé leur disjonction, et seraient venues s'encaster avec les dents mandibulaires, leur trigone se mettant en occlusion avec le talonide.

Puis, il aurait ensuite évolué sur ce dernier, trois nouveaux tubercules : l'hypoconide en vestibulaire, l'hypoconulide en position médiane, et enfin l'endoconide en position linguale. Ces trois cuspides, émoussées, seraient disposées autour d'une cuvette dans laquelle viendrait se placer le tubercule principal de la dent antagoniste : le protocône, jouant ainsi le rôle d'un pilon dans un mortier.

De ce fait, à l'origine lacératrice, la dent mammalienne serait devenue masticatrice. C'est pourquoi ces nouvelles dents mandibulaires étaient dites « tribosphéniques » ou « qui broie en coin ».

C'est à partir du talonide que, selon la théorie de la différenciation progressive, se seraient ensuite lentement et graduellement développées toutes les dents mandibulaires modernes.

Le talonide se serait progressivement mis dans le même plan que le trigonide, avant d'entamer de multiples modifications diverses du nombre et de la forme des cuspides qui le composent.

Au maxillaire, comme les dents ne disposaient pas de talonide, leur évolution aurait été différente de celles des dents mandibulaires. Les deux cuspides vestibulaires auraient ici diminuées en volume au profit de deux nouvelles cuspides, créant un nouveau trigone : le paraconule en mésial et le métaconule en distal. Puis, une autre cuspide, homologue cette fois au talonide mandibulaire : l'hypocône, serait apparue en distal du protocône. Comme le talonide à la mandibule, l'hypocône aurait permis le contact des faces interproximales des molaires supérieures les unes avec les autres.

Les molaires maxillaires modernes seraient donc également le résultat d'un long processus de différenciation progressive des formes et du nombre de leurs cuspides, différent selon les classes zoologiques, comme ce fut le cas pour les dents mandibulaires [89,124].

La théorie trituberclaire est intéressante, et semble actuellement, être l'hypothèse la plus plausible, au vu des nombreuses données paléontologiques qui l'illustrent. Toutefois, ces données sont bien évidemment ici résumées dans le but d'en comprendre le principe, car il serait bien trop compliqué de rentrer dans le fourmillement de détails qui caractérise la théorie de la trituberculie. Mais, c'est cette complexité qui permet, encore aujourd'hui, d'ouvrir d'importantes perspectives d'études sur l'évolution des dents, et donc des plexodontes.

Fig 10- Evolution de la morphologie dentaire chez les vertébrés selon la théorie de la différenciation progressive

(D'après Dixon 1990, Heim 2001, Lison 1954, et Patte 1934. Moulages issus du Laboratoire de Géobiologie, Biochronologie et Paléontologie humaine de Poitiers)

Dents haplodontes



Dents triconodontes :



Dents triconodontes ou trituberculaires :

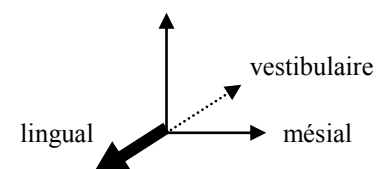
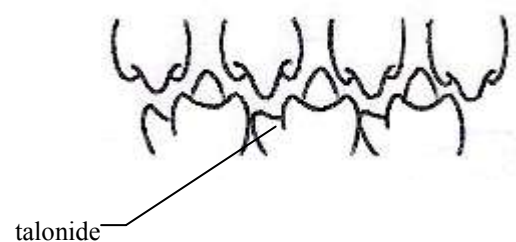
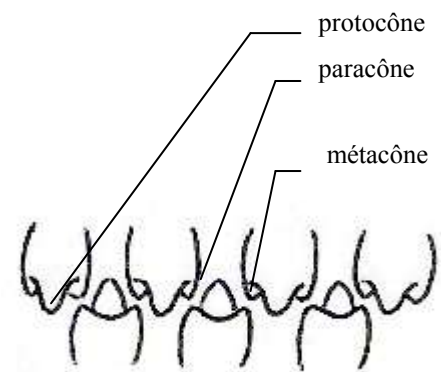
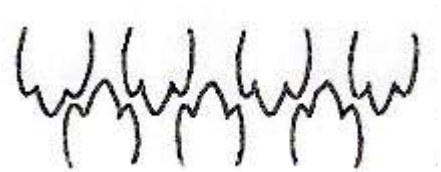


Dents triconodontes avec talonide :



Dents multicuspidées

Schémas de l'articulé :



A l'issue de cette longue évolution, la formule dentaire des mammifères primitifs compte quarante quatre dents : trois incisives (I1, I2, I3), une canine (C), quatre prémolaires (P1, P2, P3, P4) et trois molaires (M1, M2, M3) à chaque cadran dentaire, répondant ainsi au concept d'Owen, célèbre paléontologue américain pour ses recherches sur les dinosaures [68,217,233]. De cette formule de base, s'en seraient ensuite suivies les multiples formules dentaires correspondantes aux différents groupes zoologiques des mammifères.

I1	I2	I3	C	P1	P2	P3	P4	M1	M2	M3	(Mammifères primitive)
I1	I2	C	P3	P4	M1	M2	M3	(Humain)			

Fig 11: formule dentaire des mammifères primitives et formule dentaire de l'humain.

Les rongeurs, par exemple, ont perdu l'ensemble de leurs prémolaires et de leurs canines, laissant un large diastème entre leurs incisives et leurs molaires.

L'Homme, pour sa part, n'a perdu que deux prémolaires (P1 et P2) et une incisive(I3) [68,89].

Des formules intermédiaires existent chez certains primates actuels et fossiles qui ont conservés P2 en plus de P3 et P4.

Mais certaines formules dentaires se sont plus complexifiées encore. Celle des éléphants actuels, ou proboscidiens, en est un bon exemple. D'après Frade 1955, au prémaxillaire, la première incisive est inconstante, et suivie d'une deuxième incisive transitoire chez l'éléphanteau. Seule leur troisième incisive est définitive, et pousse indéfiniment pour donner leurs célèbres défenses. Il est pourtant généralement admis que la défense serait la deuxième incisive et non la troisième. Cette nuance pourrait être la conséquence de l'inconstance de la première incisive ou de la perte rapide de la seconde, selon Frade 1955. Ces défenses, plus longues chez les mâles, présentent en plus un dimorphisme sexuel. A l'inverse, exceptée la première incisive, toujours inconstante, l'éléphant moderne n'a ni de deuxième ni de troisième incisive à la mandibule. Aucune canine non plus, n'est observable au maxillaire ou à la mandibule. Seules les molaires sont au même nombre sur les deux arcades, à raison de quatre molaires lactéales, dont la première est elle aussi incertaine, et trois molaires définitives à éruption successive [65]. Beden propose des formules légèrement différentes, mais qui confortent l'idée d'une formule complexe, et variant probablement selon les individus [16].

3.2-Cas particulier des hominidés

Bien que cette thèse traite des usures dentaires dans le règne animal, elle s'attache aussi à les analyser chez les hominidés car ils sont le sujet d'étude privilégié des paléontologues. C'est pourquoi, l'évolution des dimensions et de la morphologie dentaires sera ici plus détaillée [89].

Comme nous l'avons développé précédemment, les dents actuelles, et bien sûr celles des hominidés, procèdent d'une longue évolution. Depuis les australopithèques, leurs dents n'ont cessé de se modifier, en taille et en forme. Toutefois, les chercheurs admettent aujourd'hui que jamais les hominiens n'ont eu de denture similaire à celle observée chez les simiens, ou grands singes. Ils en ont conclu que les hominiens et les simiens descendraient d'un ancêtre commun, et que c'est suite à cette division phylogénique que les dentures qui les caractérisent chacun se seraient développées. Ainsi, les hominiens n'auraient jamais possédé de crocs ou de diastème en mésial des premières prémolaires mandibulaires, caractères propres aux grands singes [57,89,67]. La formule dentaire à 32 dents, typique d'*Homo sapiens*, se retrouve chez plusieurs primates : les cathariniens, les [cercopithèques](#)²⁰, les [anthropoïdes](#)⁹ semi-redressés et les hominidés.

Mais avant de rentrer dans les détails de l'évolution des dents des hominidés, il est important de bien différencier les primates, les hominidés, les hominiens et les singes. Les définitions suivantes ont été exposées dans l'ouvrage dirigé par Coppens et Picq : Aux origines de l'humanité- De l'apparition de la vie à l'homme moderne, édité en 2004 :

Les Primates correspondent à l'ordre zoologique regroupant les [lémuriens](#)⁵⁰, les singes et les humains [89,103,119,121].

Les Hominiens en est un des sous-ordres, et comporte l'espèce humaine [119].

L'autre sous-ordre important des primates regroupe les simiens, c'est-à-dire les singes proprement dits. Parmi ceux-ci, les grands singes, qui sont actuellement les chimpanzés, les bonobos et les gorilles en Afrique, et les orangs-outangs en Asie [103].

Enfin, les Hominidés rassemblent toutes les formes humaines actuelles et disparues, ainsi que les grands singes, eux-mêmes actuels et disparus [119,121].

De très nombreux anthropologues ont travaillé sur la morphologie des dents chez les hominidés. Ces travaux sont extrêmement riches et témoignent d'une grande complexité de l'évolution dentaire chez nos ancêtres, en parallèle avec leur arborescence phylogénique.

3.2.1-Les dents temporaires

3.2.1.1-Dimensions

Les différentes analyses qui traitent des mensurations des dents lactéales dans les populations préhistoriques semblent toutes tendre vers la même conclusion : le diamètre des dents temporaires n'aurait que très peu varié depuis l'époque du [Pléistocène](#)⁷¹ inférieur [117]. Même, les Hommes de Neandertal, qui pourtant se démarquent souvent des autres espèces du genre *Homo*, ne paraissent pas cette fois déroger à la règle [89].

3.2.1.2-Morphologies

L'examen morphologique des dents déciduales des enfants néandertaliens a mis en évidence quelques critères retrouvés sur les dents permanentes de populations d'hominidés primitifs comme une conformation incisive nettement en pelle, ou encore des canines plus fortes et longues que chez l'Homme moderne. Il semblerait que la présence du tubercule de Carabelli [132], comme chez les adultes, se manifeste aussi par une fréquence et une ampleur plus importantes qu'aujourd'hui [89].

3.2.2-Les dents permanentes

3.2.2.1-Dimensions

Les études sur les dimensions des dents chez les hominidés ont mis en évidence depuis les débuts du Quaternaire, une tendance à la réduction de leur taille [13,68,93].

Au Pléistocène inférieur, il y a environs quatre millions d'années, les australopithèques possédaient des dents antérieures d'une taille similaire à celle d'*Homo sapiens sapiens*, mais leurs dents jugales étaient beaucoup plus volumineuses : environs 2,5 fois plus grandes, selon Heim et Granat 2001. Toutefois, ce phénomène semblait beaucoup plus marqué chez *Australopithecus robustus* que chez les autres espèces d'australopithèques.

En effet, le groupe des australopithèques était très vaste, et la taille de leurs dents semble avoir été très différente selon les espèces au sein même du genre.

Ainsi, *Australopithecus anamensis* présentait des dents volumineuses aux racines fortes et longues. *Australopithecus gracilis* avait des incisives et des molaires aux proportions plus petites si on les compare à celle d'*Australopithecus robustus* [89]. Ce dernier possédait des molaires très volumineuses et larges, avec des incisives et des canines plutôt réduites. De ce fait, *Australopithecus gracilis* devait probablement être omnivore alors qu'*Australopithecus robustus* devait être de préférence végétarien, comme le témoignent ses larges molaires [34].

Au cours du Pléistocène moyen, la diminution des dimensions dentaires aurait été notable au sein même du genre *Homo erectus*. En effet, entre - 1 900 000 et - 900 000 ans, ce dernier disposait de dents plus grandes qu'actuellement, mais chez d'autres fossiles d'*Homo erectus* plus récents, datant de - 780 000 à - 250 000 ans, les dimensions sont similaires à celles retrouvé chez l'Homme moderne [89].

Au Pléistocène supérieur, il y a - 120 000 ans, les deux dernières communautés d'hominidés vivants sur notre planète, étaient celle des futurs Hommes modernes, ou *Homo sapiens sapiens*, et celle des Hommes de Neandertal, ou *Homo sapiens neandertalensis*.

Chez ce dernier, les dents étaient encore très robustes, mais restaient toutefois de taille modérée, implantées dans le volumineux maxillaire qui caractérisait ces hominidés [89].

Il existait pourtant chez ces derniers une grande variabilité des dimensions de leurs dents, les rapprochant tantôt d'*Homo sapiens sapiens*, tantôt d'*Homo erectus*, voire même d'*Homo habilis* aux dents encore plus larges. Cette grande variabilité touchait surtout les prémolaires. Les incisives auraient conservé en moyenne une couronne plus volumineuse qu'actuellement.

Une donnée constante était la dimension relative des trois molaires. Comme c'est le cas actuellement chez *Homo sapiens sapiens*, la première molaire des néandertaliens était plus volumineuse que la seconde, elle-même plus volumineuse que la troisième [89,93].

Cette diminution progressive des dimensions dentaires au cours du Pléistocène se serait ensuite stabilisée au [Miocène](#)⁵⁹. Les données anthropologiques ne fournissent en effet plus de grandes variétés de taille à partir de cette époque comme ce fut le cas pour les périodes antérieures [13,68].

Pourtant, des études montreraient que les couronnes dentaires seraient plus grandes aujourd'hui qu'au Moyen-âge [68,247]. Certains affirment même que cette disposition à la croissance se poursuivrait encore aujourd'hui. La tendance serait-elle donc en train de s'inverser ? Ou la raison est-elle ailleurs ?

Selon la théorie de Guagliardo, décrite par Gagnon-Poulot 2006, les carences alimentaires et les conditions pré-natales difficiles de l'époque médiévale pourraient en effet être une cause d'augmentation de la fréquence de la microdontie dans les populations. Néanmoins, il n'est pas précisé ici si les études menées ont tenu compte des usures interproximales, importantes à l'époque en raison d'une alimentation moins raffinée, et qui tendent à faire diminuer la longueur de la surface occlusale dentaire. Et, bien que l'on puisse penser que cette donnée ait été prise en compte, on peut se demander dans quelle mesure elle l'a été ? Même ces dernières années, les habitudes alimentaires ont beaucoup évoluées, et par conséquent la nature qualitative et quantitative des usures dentaires.

Il semblerait donc que selon l'opinion scientifique, les dents aient progressivement diminué de taille au cours du Quaternaire, et ce jusqu'au Miocène, où l'on constaterait une stabilisation du phénomène. Aujourd'hui, la tendance pourrait même, à l'opposé, être à l'accroissement des dimensions dentaires.

La première molaire semblerait être la dent ayant le moins changé depuis le Pléistocène, tandis que la troisième molaire serait, au contraire, celle qui aurait le plus rétréci [89,93].

Il est cependant intéressant de mettre en corrélation cette tendance à la diminution des dents au cours du Quaternaire et l'importance des usures dentaires au cours de cette même période. En effet, la nature abrasive de l'alimentation des hominidés a énormément diminué au cours des siècles en parallèle avec les dimensions des dents. Il est donc tentant de faire un rapprochement entre ces deux phénomènes, et d'imaginer que les hominidés auraient progressivement vu leurs dents se réduire à mesure que leur alimentation se ramollissait et se raffinaît [13,68]. Cette réduction progressive des dimensions pourrait donc être le résultat d'une adaptation à l'alimentation de l'Homme.

3.2.2.2- Morphologies

Les paléontologues admettent actuellement que les grands singes et les hominiens descendraient tous d'un ancêtre commun, mais non l'un de l'autre. Ils partagent donc quelques critères dentaires, mais ont également de nombreuses divergences l'un avec l'autre [34].

L'étude de la morphologie dentaire qui est chez les hominidés très complexe, est un axe d'étude majeur pour la communauté scientifique anthropologique.

Chez les cercopithèques, les molaires présentaient encore une série de tubercules alignés en crête qui leur permettait d'obtenir un instrument efficace de broyage des aliments [207].

Par la suite, les simiens et les hominiens ont développé une denture assez semblable mais comportant pourtant des différences.

Ainsi, la couronne incisive des hominiens s'est globalement élargie mésio-distalement [89].

Leurs canines, au contraire des simiens chez qui elles deviennent des crocs géants avec un diastème en regard pour leur permettre de s'y loger en occlusion [103,118], restent chez les hominiens de taille modeste [89].

Les prémolaires maxillaires des hominiens et des simiens, c'est-à-dire des hominidés en général, sont homomorphes. C'est-à-dire qu'elles ont deux cuspides de taille identique. Les choses sont cependant différentes à la mandibule. Les simiens ont une première prémolaire monocuspide et leur deuxième en compte plusieurs. Les prémolaires inférieures des hominiens sont hétérotrophes, avec une cuspide vestibulaire principale et une deuxième linguale plus petite [89].

Les molaires, comme les prémolaires, sont plus bombées sur la face vestibulaire chez les simiens que chez les hominiens. La première molaire mandibulaire primitive qui aurait compté 6 cuspides aurait perdu sa cuspide mésio-linguale. En parallèle, les cinq cuspides restantes auraient progressivement évoluées pour obtenir des tailles similaires. Le sillon occlusal, commun aux cinq cuspides, était, comme on le retrouve encore chez nous, en Y. On dit qu'il est en Y5 car il relie cinq cuspides. Au cours de l'évolution, on a pu retrouvé chez les hominidés une multitude de variation du schéma du sillon principal : Y6, Y5, Y4 et même X5 ou X4 quand ce sillon forme une croix, comme un X [89].

Sur les molaires maxillaires, le tubercule de Carabelli était manifestement plus fréquent et plus volumineux dans les populations anciennes qu'actuellement [13].

Au sein du groupe des hominidés, et principalement des hominiens, l'évolution de la morphologie dentaire est très complexe. Les descriptions suivantes ont pour but d'essayer d'en tracer une trame générale.

Au Pléistocène inférieur, trois genres se sont côtoyer : *Ardipithecus*, *Australopithecus*, et *Homo*.

A cette époque, une spécialisation des caractères morphologique des secteurs prémolaires semble indiquer une augmentation de la puissance masticatrice [89].

Ardipithecus ramidus, il y a - 4 500 000 ans, possédait de nombreux caractères morphologiques, entre autres dentaires, en commun avec les simiens. Il n'est d'ailleurs pas considéré aujourd'hui comme un hominien.

Australopithecus afarensis, il y a entre - 4 100 000 et environs - 3 000 000 d'années, possédait quant à lui, des dents à caractères plutôt modernes, et présentait même des signes de spécialisation à son alimentation. Toutefois, à l'instar des grands singes, ses incisives avaient une nette morphologie en pelle. Son plus célèbre représentant est la fameuse Lucy, mise à jour par l'équipe d'Yves Coppens.

Australopithecus anamensis, *Australopithecus africanus*, *Australopithecus robustus*, et *Australopithecus boisei* disposaient tous de prémolaires à deux racines. Seul *Australopithecus bahrelghazali* en possédait à trois racines.

A l'opposé de Lucy, les dents antérieures d'*Homo habilis* et d'*Homo rudolfensis*, il y a entre - 2 000 000 et - 1 300 000 années, présentaient cette fois une forme plus proche de celle retrouvée actuellement. La morphologie de leurs prémolaires et de leurs molaires déclinait la même variabilité également. Leur première molaire mandibulaire présenterait même une configuration des sillons en Y5, très proche d'*Homo sapiens sapiens*, et n'aurait que très peu évolué depuis. Leur troisième molaire était cependant plus longue et était pourvue de davantage de cuspides. *Homo habilis* conservait toutefois plusieurs autres caractères de non spécialisation, qu'il aurait hérité des primates et des mammifères primitifs.

Plus récemment, entre -1 900 000 et -900 000 ans, on pouvait voir chez *Homo erectus* et *Homo ergaster* des caractères de spécialisation dentaires : un taurodontisme, un bourrelet cingulaire incisif marqué, ou encore une inclinaison importante des arcades dentaires. Leurs incisives étaient encore en pelle et les racines de leurs prémolaires étaient aussi encore très robustes.

Au Pléistocène moyen, la morphologie dentaire d'*Homo erectus* semble avoir été sensiblement la même qu'à présent, chez *Homo sapiens sapiens*. Il est intéressant de noter, que c'est également chez *Homo erectus*, qu'on a retrouvé des dents aux dimensions proches des nôtres. Une multiplication des tubercules dentaires accessoires est également observée en distale de la troisième molaire.

Il y a -500 000 ans, *Homo erectus pekinensis*, ou *sinanthropus*, avaient des dents jugales plus petites, mais aussi avec une face très ridulée. Leur molaire était brachyodonte et possédait un bourrelet cervical important, comme on a pu le voir au Pléistocène inférieur. Un taurodontisme existait également. Il semblerait donc qu'*Homo erectus pekinensis* ait été une forme archaïque d'*Homo erectus*.

Là encore, comme pour les dimensions, on pourra remarquer qu'au sein même de la population d'*Homo erectus*, la morphologie de leurs dents a tendance à se rapprocher de celles de l'Homme moderne.

Au Pléistocène supérieur, l'Homme de Neandertal présentait peu de différences morphologiques avec les dents d'*Homo sapiens sapiens*, sinon un léger taurodontisme. Leurs incisives étaient également en pelle, mais avec une concavité moindre que celle observées chez les premiers *Homo erectus* du Pléistocène inférieur. *Homo sapiens neandertalensis* possédait malgré tout, quelques caractères dentaires primitifs. Ainsi, Leurs deuxièmes prémolaires mandibulaires étaient à symétrie cruciforme avec quatre cuspidés comme chez *Homo habilis* et non comme chez l'Homme moderne qui n'en compte que deux. Enfin, leurs molaires révélaient une grande variabilité de forme, mais peu marquées, comme les molaires actuelles.

Chez les premiers *Homo sapiens sapiens*, très peu de différences existent avec l'Homme moderne. Leurs incisives avaient une forme en pelle légèrement plus soutenue, le tubercule de Carabelli était inconstant et le taurodontisme rare.

Ainsi, comme on peut le constater, contrairement aux dimensions qui semblent suivre un schéma manifeste, la morphologie des dents définitives chez les hominidés paraît plutôt suivre des voies multiples et variées. Les divergences entre les dentures des différents hominidés, bien que faibles, sont nombreuses et confirment par là, l'évolution buissonnante, admise de l'Homme.

4-Les types de croissances dentaires

La croissance des dents, elle aussi, est déterminante dans le mécanisme de l'usure dentaire. Propres aux plexodontes, il en existe trois modes différents.

Ce type de croissance se retrouve chez la plupart des animaux, et entre autres, chez les hominidés.

La formation de ces dents, dites brachyodontes, commence par l'élaboration de la couronne. Puis, la rhyzagenèse a lieu durant l'éruption de la dent, et s'achève par la fermeture de la racine et la formation de l'apex. La couronne est entièrement recouverte d'émail, et le ciment est limité à la racine [99,123,124].

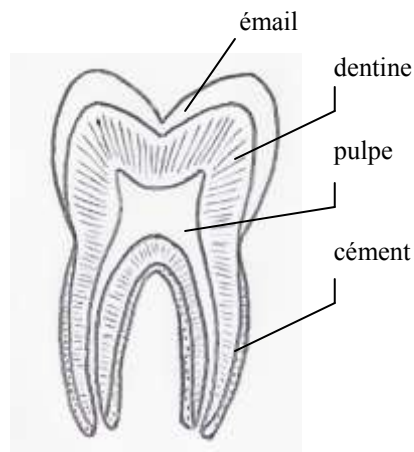


Fig 12 : Schéma d'une dent brachyodonte.

L'usure coronaire n'est pas compensée ici par rajout de substance dentaire. C'est pourquoi le volume de l'organe dentaire diminue progressivement au fil du temps, ce qui est un indice très pratique de détermination de l'âge.

4.2-La croissance prolongée

Les dents à croissance prolongée ont un développement relativement lent. Leur couronne est longue, et la distance qui sépare la surface occlusale et la pulpe est importante. Leurs racines sont également très allongées et ne se referment que très tardivement. La croissance de ces dents, dites hypsodontes, ou encore hypselodontes [99,124], est parfaitement adaptée au régime herbivore. En effet, ce mode d'alimentation, très abrasif, entraîne des usures très importantes de la couronne, et l'éruption prolongée de la dent permet de compenser ce phénomène d'attrition [13,119].

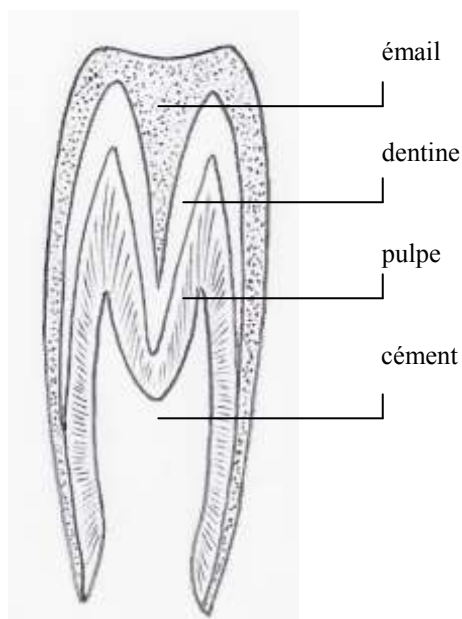


Fig 13 : Schéma d'une dent hypsodonte.

L'usure résorbe donc très rapidement les pointes cuspidiennes et réalise graduellement une surface occlusale très abrasive, ceci grâce aux différentes valeurs de dureté entre l'émail, la dentine et le cément qui recouvre ici l'émail coronaire au niveau des sillons occlusaux. Le schéma occlusal ainsi obtenu, change selon l'usure, et selon l'âge de l'individu [24,89,99,124].

Ce type de croissance se retrouve beaucoup chez les ongulés herbivores comme les équidés ou les ruminants.

Les éléphants sont encore un cas particulier. En effet, leurs dents jugales rentrent bien en fonction avant d'avoir complètement terminé leur éruption, mais l'éruption ne s'effectue pas de façon verticale, mais horizontalement, les unes après les autres, entraînant la perte et le remplacement des précédentes [16,65,99].

4.3-La croissance continue

La croissance continue se retrouve chez tous les types de dents et tous les ordres de mammifères connus [124]. Ici, la racine dentaire est très longue, et demeure ouverte à l'apex. La rhyzagenèse de ces dents est donc permanente, et permet ainsi de compenser l'usure très importante qui leur est soumise.

Inversement, l'usure est primordiale chez ces animaux. Effectivement, les vétérinaires connaissent bien ce problème : un rongeur qui ne parvient pas user ses incisives à croissance permanente verra ces dernières croître sans s'arrêter jusqu'à créer des troubles graves chez l'animal [7,41].

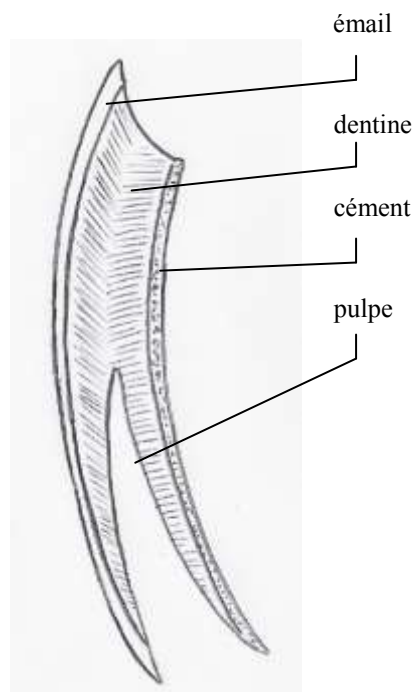


Fig 14 : Schéma d'une dent à croissance continue.

Ce type de dents présente généralement un émail que sur une partie de la couronne, comme c'est le cas chez le castor. Chez ce dernier, seule la face vestibulaire des incisives centrales est recouverte d'émail. Sa différence de dureté avec la dentine permettrait ainsi d'aiguiser le bord occlusal des incisives [99,124].

Ces dents qui peuvent croître en ligne droite si elles sont prismatiques, ou en courbure si les dents sont en demi-cercle, dénotent parfois d'un caractère sexuel comme on peut le voir chez les éléphants, les narvals ou les babiroussas [103,124].

C-Histologie

Un descriptif succinct et non exhaustif de l'histologie de la dent des vertébrés est présentée. Il sera ainsi possible de situer les principales caractéristiques des tissus histologiques afin de mieux comprendre le rôle et l'influence de la structure des différents tissus sur la formation de l'usure mais aussi leur transformation face à cette agression (ex : hypercémentose).

1-L'email [58,63,72,91,107,123,124,135,164,173,190]

D'origine ectodermique, l'email n'est pas présent dans toutes les dents. De nombreux poissons ont comme tissus de recouvrements des dents une variété de dentine très dure appelée vitrodentine. Pendant la formation du germe dentaire, la présence du réticulum étoilé (réticulum cellulaire entre l'épithélium améloblastique interne EAI et l'épithélium améloblastique externe EAE) semble lié à la formation d'email dans la future dent. En effet là où il n'y a pas d'email, ce réticulum est toujours absent. (ex : face concave des incisives des rongeurs).

Chez les vertébrés inférieurs, et donc, de nombreux poissons, les dents naissent d'une spécialisation de l'ectoderme, et se rapprochent donc beaucoup des denticules cutanés qui recouvrent le corps des sélaciens et en partie celles des téléostéens.

Peyer, afin de définir l'email, le caractérise par sa croissance centrifuge contrairement à la dentine qui a une croissance centripète. Le problème posé par cette définition est qu'en pratique il est difficile de repérer cette distinction.

L'email est une structure minérale à 95/96%. Il est formé de cristaux d'hydroxyapatite : $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$, il contient peu de matières organiques (environ 4%), essentiellement des protéines telles que l'amélogénine qui disparaît en grande partie après la maturation de l'email et les énamélines.

L'énaméline, protéine de l'émail, a conservée 76 acides aminées durant 250 Ma d'évolution des mammifères. Une étude menée par Delgado et coll (2007) essayait de retrouver des séquences du gène de la protéine chez un Xénope (tétrapode). L'étude met bien en évidence une séquence d'ENAM chez ce dernier. L'origine de cette protéine serait donc très ancienne. D'autre part ENAM pourrait être l'ancêtre de l'amélogénine.

Cette pérennité pourrait s'expliquer par le fait que l'émail serait resté et resterait indispensable à l'ensemble des animaux, dans le but toujours essentiel de se nourrir, et ainsi de conserver l'espèce. Sans émail, les dents étant plus fragiles, comme dans l'amélogenèse imparfaite, elles se cassent. La possibilité de se nourrir efficacement se réduit. C'est la dure loi de la sélection naturelle de Darwin, que l'on retrouve. La protéine jouerait aussi un rôle clé dans la minéralisation. Si l'on connaissait véritablement son évolution au sein des vertébrés on pourrait mieux comprendre l'apparition de la minéralisation dans les premières structures dentaires chez le conodont. (Delgado et coll, 2007)

On retrouve aussi environ 1% d'eau.

L'émail est chez l'homme la structure la plus dure du corps humain.

1.1- La structure de l'émail chez les mammifères

L'organisation prismatique des cristaux d'hydroxyapatite est la caractéristique principale de l'émail des mammifères.

Ces prismes peuvent être allongés, flexueux ou tassés. Ils sont englobés dans la substance interprismatique. Chaque prisme est sécrété par le procès de Tomes d'un seul améloblaste.

Chez les mammifères l'architecture des prismes d'émail est très variable. Nous allons exposer ces variations à travers l'exemple de deux stratégies de différenciation de l'émail chez les marsupiaux et chez les [euthériens](#)³³.

1.1.1- Exemple de deux stratégies de différenciation de l'émail chez les marsupiaux et les euthériens, article de Von Koenigswald (2000)

Tout d'abord un premier émail avec une disposition radiaire des prismes et comprenant toutes les caractéristiques communes à l'émail des mammifères se développe vers la fin du Triasique. Cet émail est dominant chez les marsupiaux, il est commun au mammifère de petite taille comme chez le rongeur. Koenigswald et coll (1994) ont démontré que la molaire à croissance continue de certains rongeurs avait un émail aux prismes à direction radiaire, sur sa bande d'émail servant d'appui. Cette bande se trouve sur le côté en contact avec la dent antagoniste pendant la mastication. Cet émail est plus rare ou se modifie chez les mammifères de grande taille.

Il présente certain avantage. Les prismes pénètrent la surface occlusale avec un angle droit, ce qui a pour effet de diminuer l'effet de l'abrasion.

L'émail radiaire a été ensuite complété, au cours de l'évolution, par différentes combinaisons pour former le complexe de [Schmelzmuster](#)⁸⁰. A cette période de différenciation de l'émail on a associé aussi la séparation des euthériens et des marsupiaux, et cette deuxième phase est aussi reliée à la radiation des mammifères durant le tertiaire et le quaternaire.

Chez les euthériens, les prismes d'émail ondulent et forment des bandes claires et sombres observées au microscope par Hunter (1778) et Schreger (1800), ce sont donc les bandes d'Hunter-Schreger (BHS). La présence de ces bandes est une des caractéristiques des euthériens. Elles sont plus distinctes avec l'augmentation de la taille du corps. Elles apportent une protection contre les forces de tensions générées par la mastication (Koenigswald et coll 1987 cité par Koenigswald 2000).

En effet la l'ondulation stoppe le mécanisme de fissure de l'émail. Une exception est retrouvée chez le [Vombatidae](#)⁸⁸, un marsupial dont les incisives et les molaires à croissance continue présentent ces bandes.

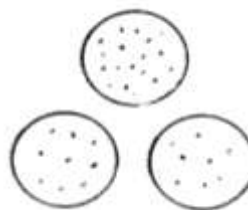
Ces différences dans l'organisation architecturale de l'émail, nous montrent que chaque espèce est capable de s'adapter en fonction des nécessités de survie qui lui sont imposées par son habitat, les conditions de vie, par sa biologie. Ici l'émail est le reflet de deux stratégies d'évolution parallèles différentes pour la survie de l'espèce.

1.1.2- Les trois différents types d'organisation décrit par Boyde 1989 [128,135]

Boyde 1989 repris par Mahoney (2005) et Maas (1991) distingue 3 types communs d'organisation de l'émail chez les mammifères.

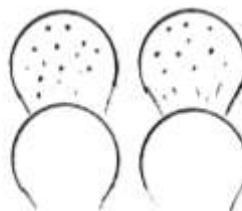
Le modèle 1 : chaque prisme est circulaire et complètement entouré par la substance interprismatique. Les frontières des prismes sont complètes.

Fig 15 : coupe transversale
de prismes : modèle 1.



Le modèle 2 : les frontières des prismes sont incomplètes, des prismes sont empilés en rangée longitudinale et la substance interprismatique forme des feuillets continus entre chaque prisme.

Fig 16 : coupe transversale
de prismes : modèle 2.



Le modèle 3 : les frontières des prismes sont incomplètes même si les prismes sont en rangée longitudinale, ils sont aussi disposés en quinconces.

Fig 17 : coupe transversale
de prismes : modèle 3.



Les trois modèles peuvent être retrouvés plus fréquemment, respectivement chez *lémur*, *Ovis* et *Homo* (Maas 1991). Tous les modèles peuvent être retrouvés chez les humains.

L'émail présente des formes très variées chez les mammifères, le caractère essentiel de l'émail est l'organisation des cristaux d'apatite en prismes, leur agencement étant lui au contraire très divers mais dans l'ensemble présentant une direction radiaire avec des particularités suivant les espèces. Ces différents agencements ont comme conséquence des propriétés de résistance à l'abrasion, à la fracture variable. Enfin l'émail en règle général recouvre toute la couronne dentaire, mais il est parfois absent chez certaines espèces (incisive du Narval) ou présent partiellement chez d'autres (extrémité de la défense des [Proboscidiens](#)⁷⁵).

1.2- La structure de l'émail chez les non-mammifères

Sander 2000, aborde l'étude de l'émail aprismatique chez les [amniotes](#)⁴, qui comprend les reptiles, les oiseaux, et les mammifères. Il s'intéresse tout particulièrement aux non-mammifères dont l'émail dans la plupart des cas est aprismatique. Il affirme que le peu d'étude à leur sujet est, en outre, dû au fait que l'émail aprismatique ne peut être étudié de façon adéquate qu'avec le microscope électronique à balayage.

Une des caractéristiques majeures de l'émail des non-mammifères est donc qu'il est le plus souvent aprismatique.

L'amélogénèse de l'émail aprismatique est fondamentalement différente de celle existante pour l'émail prismatique des mammifères.

Nous préciserons aussi que chez ces derniers l'émail aprismatique existe. Chez les humains, il est présent à la surface des dents, en fine épaisseur (30µm) ainsi qu'à la jonction amélodentinaire [72]. Il est sécrété par un améloblaste qui n'a plus de procès de Tomes qui n'en possède pas encore.

Chez les poissons il existe une variété importante d'émail et parfois des doutes subsistent quant à la nature du tissu [124].

Chez les téléostéens, la présence d'email est de règle, il est homogène et sans structure. Certains auteurs y voient de la vitrodentine. Les deux peuvent être associés comme chez le [Gadidae](#)³⁸ de Bargmann et Fisher. D'autres auteurs ont identifié de l'email avec des canalicules le traversant et s'ouvrant sur la zone extérieure. Mummery le nomme « *l'email tubulaire* », et Thomasset « *l'email inversé* ».

Chez les amphibiens, l'email aura une structure simple et très mince.

Chez les reptiles, on retrouve une couche d'email plutôt mince et homogène dans l'ensemble excepté chez les crocodiliens qui peuvent avoir une épaisseur plus importante et qui se retrouvera alors avec une « trame fibrillaire organique développée dans les trois directions de l'espace » (Marcus et Schulte cités par Lison 1954).

On distinguera aussi de l'émailloïde à trois couches, typique des requins modernes alors que les requins primitifs comme *Hybodus* n'en avait qu'une correspondante à la couche externe d'une forme à trois couches. On peut penser qu'une spécialisation au régime durophage ait entraîné la disparition de cette forme moderne à trois couches car moins résistante aux fortes compressions

L'email présente de nombreuses variations inter-espèces. Il est en règle générale prismatique chez les mammifères et non prismatiques chez les non mammifères (poissons, amphibiens, reptiles). Sa présence n'est pas constante au sein du groupe des vertébrés, et il est alors souvent remplacé par de la vitrodentine. Ses caractéristiques architecturales conféreront à la dent des propriétés physiques particulières de résistance à l'abrasion ou à la fracture.

1.3- l'épaisseur de l'email

L'épaisseur de l'email a aussi été sujette à controverse au sein de la communauté des paléontologues. Effectivement, la question est de savoir si l'épaisseur de l'email peut être un bon indicateur taxonomique, et quelles indications donne-t-elle sur la phylogénie [123] ?

Tous les mammifères présentent des dents recouvertes d'email. Or la complexité de l'email et ses variations soulève la question de sa signification évolutive [72].

Il semble évident, comme un grand nombre de caractères, que l'email face aux pressions de l'environnement, à la sélection naturelle, ait subi des variations, comme nous avons pu le constater entre les marsupiaux et les euthériens. Alors l'épaisseur de l'email est – elle un bon indicateur phylogénétique ?

On peut supposer que les espèces mangeant des aliments plutôt durs possédaient un email épais. Martin et coll (2003) ont examiné cette hypothèse. Ils s'attardent aussi sur la microstructure de l'email et les régimes alimentaires de singes Platyrrhiniens. Ils concluent que l'email épais n'est pas un pré-requis chez les espèces durophages, et l'ondulation des prismes d'email joue aussi un rôle fondamental dans sa résistance à la propagation de fissures.

Il est pourtant reconnu que les singes africains actuels *Pan* et *Gorilla* ont un email plus fin que le *Pongo* et l'Homme [123].

Pourquoi l'Homme a-t-il développé cet email et pourquoi le *Pan* et *Gorilla* ont-ils développé un email fin ?

Lequel des deux est le précurseur ?

Car les singes du Miocène avaient déjà un email épais [47].

Martin (1983 cité par Martin et coll 2003) émet l'hypothèse que l'email épais formé rapidement est la condition primitive chez le clade des humains et des grands singes, et que l'email fin des singes africains est apparu secondairement par une réduction de la vitesse de sécrétion de ce dernier. Shellis et coll (1998) contredisent Martin en proposant l'hypothèse selon laquelle l'email s'est épaissi suite à une augmentation du temps d'apposition de l'amélogenèse, et non suite à une augmentation de sa vitesse de sécrétion.

Or Beynon et coll (2000), en mesurant l'espace entre les lignes de croissance de l'émail essaient de déterminer le taux de sécrétion pour une même dent chez les [hominoïdes](#)⁴⁴. Ils découvrent que pour une même dent le taux de sécrétion varie et qu'il n'est alors pas évident que la diminution du taux de sécrétion de l'émail des singes africains soit la cause de la faible épaisseur d'émail. Ils suggèrent aussi que l'émail fin ait pu être la condition primitive.

Il est malgré tout admis que l'émail des premiers hominidés a eu une épaisseur croissante et qu'ils ont eu un émail plus épais que les primates actuels [227,238,242].

Il semblerait que la présence d'émail épais chez les premiers hominidés était utile pour résister à la consommation d'aliments durs mais était aussi une adaptation pour prolonger la vie de la dent face à un régime alimentaire de plus en plus abrasif [202,243,242].

Aujourd'hui avec notre alimentation de plus en plus tendre, et de plus en plus riche en sucres, on peut se demander si la situation ne va pas s'inverser. Ou bien allons nous petit à petit développer une stratégie de protection contre les érosions chimiques et contre l'altération par attrition provoquée par des bruxomanies ?

2-La dentine [72,123,124,213]

Seul tissu dont la présence est constante dans les dents des vertébrés. La dentine présente de nombreuses caractéristiques histologiques trop différentes pour en faire une définition simple. Elle est d'origine mésodermique et sa sécrétion par l'odontoblaste est liée à la présence de l'épithélium améloblastique interne.

Il y a un véritable polymorphisme des structures dentinaires qu'il est difficile de classer et de décrire.

Ici on n'abordera que les grandes catégories.

2.1- L'orthodentine

Tissu minéralisé à 70%, avec un peu de matière organique (18 à 22%) et d'eau (7 à 12%). Il est traversé par des tubuli réguliers, parallèles entre eux, et perpendiculaires à la surface de la dent. Ces tubuli contiennent les prolongements odontoblastiques des odontoblastes, cellules responsables de la sécrétion de la dentine [123, 164].

On décrit une variation anatomique (Owen), la plicidentine, liée aux replis plus ou moins important de la cavité pulpaire. On la rencontre chez les Amphibiens [stégocéphales](#)⁶, chez les Reptiles Ichtyosauriens, Champsosauriens et les Varanidés actuels, et chez certains Poissons. (Lison 1954)

L'orthodentine peut être traversée de vaisseaux sanguins, chez les mammifères cela est rare ou pathologique, alors que chez certains téléostéens, ou cétacés, ou d'autres encore ceci paraît normal [124].

Chez l'Homme l'orthodentine présente elle-même des caractères très variés. Elle est à différencier de la mantle dentine présente à la jonction émail-dentine. Cette mantle dentine varie car elle est sécrétée par des odontoblastes aux prolongements cytoplasmiques multiples mais pas encore allongés, elle est donc traversée par de nombreux canalicules et présente une résistance moins importante [124].

Ensuite l'orthodentine se constitue : [123, 164]

- de la prédentine : non minéralisée,
- et de la dentine circumpulpaire qui se constitue elle-même de la dentine intertubulaire et de la dentine péritubulaire.

Mais le plus intéressant, d'un point de vue des abords dentaires, est aussi la distinction entre :

- la dentine primaire : sécrétée avant la fin de la rhizagenèse, dont l'épaisseur est constante,
- la dentine secondaire : sécrétée après la fin de la rhizagenèse, et aux dépens de la cavité pulpaire, dont l'épaisseur augmente avec le temps,
- la dentine tertiaire : sécrétée face à une zone d'irritation (caries, usures), que l'on nomme dentine réactionnelle si l'irritation est faible, et dentine de réparation si l'agression est forte. La dentine réactionnelle est très proche de l'orthodentine, alors que la dentine de réparation est constituée d'une première couche d'ostéofibro dentine avec des inclusions cellulaires, et d'une deuxième couche d'orthodentine.

Face à l'usure dentaire une forme de dentine tertiaire peut donc être sécrétée.

2.2- La vasodentine [124, 213]

D'abord décrite par Owen comme la dentine enfermant des canaux vasculaires. Ce dernier y incluait les cas d'orthodentine traversées par des canaux vasculaires. La définition a donc été reprise par Tomes : « dentine renfermant uniquement des canaux vasculaires sans canalicules dentinaires ». Ces canaux prennent leur origine dans la pulpe, ils forment des anses d'anastomoses au sein de la dentine mais n'atteignent jamais la surface. La dentine externe est donc une zone de tissu compact sans canalicule ni vaisseaux.

Fischer (cité par Lison 1954) montre qu'au cours de la sécrétion de la dentine par l'odontoblaste, alors que ce dernier se déplace vers la pulpe, les vaisseaux pulpaux eux, se trouvent englobés dans la dentine sécrétée, et ne migrent pas.

Ce type de dentine est retrouvé chez les Poissons téléostéens.

2.3- Les ostéodentines [124, 213]

Dentines dont l'histologie ressemble à celle de l'os.

La définition de Lison est donc la suivante : « dentines pourvues de canaux, anastomosés ou non, renfermant des éléments pulpaux, vaisseaux et cellules d'origine conjonctive : dans la substance fondamentale sont présents des canalicules non parallèles entre eux et sans relation définie avec la surface de la dent, renfermant des prolongements cytoplasmiques issus des cellules contenues dans les canaux ».

Les odontoblastes sont ici des cellules d'aspect simple, et on ne retrouve pas souvent de cavité pulpaire, mais elle existe parfois.

Lison 1954, fait une distinction entre l'ostéodentine trabéculaire, qu'on retrouvera chez [*Esox*³²](#) et l'ostéodentine haversienne (en référence avec l'organisation haversienne de l'os), retrouvée chez le dipneuste [*Protopterus*⁷⁷](#).

2.4- Les vitrodentines-durodentines-pérodentines

[124, 213]

La vitrodentine : (Rose citée par Lison 1954) est de la dentine compacte sans canalicule, présente à la surface de la dent, et d'après Rose constituerait la couche superficielle des dents de squalés et des téléostéens.

La durodentine, de Schmidt, est une dentine qui avec le temps se renforce en hydroxyapatite et perd de son collagène. Schmidt la retrouve chez le squal de nouveau, chez les plaques dentaires de *Myliobatis*⁶² et d'*Aetobatis*¹ en surface.

La pétrodentine, dentine très dure, est présente sur toute la profondeur de la dent, et contient des prolongements odontoblastiques. Elle est présente chez *Protopterus* dont les dents ont une croissance continue qui sont fortement soumises à l'abrasion. Elle confère ainsi aux dents de ce dernier une grande résistance.

Ces trois types de dentines sont des dentines de grande dureté, et semblent remplacer l'émail dans sa fonction de résistance à l'usure.

D'autres types sont décrits comme la dentine colonnaire des Bradyodontes qui étaient des poissons du Carbonifère dont descendraient les actuelles chimères. Ils se caractérisaient par un remplacement très lent de leur denture et par une dentine dite colonnaire, dont la structure histologique en tube confère aux dents une très grande résistance aux pressions occlusales. Ces poissons étaient évidemment durophages.

3-Le ciment

Le ciment est un tissu calcifié retrouvé principalement sur la surface radiculaire des dents, en recouvrement de la dentine sous-jacente. Il fait partie de l'ensemble du système d'attache dentaire qui comprend en plus : os alvéolaire, ligament alvéolo-dentaire (LAD), et gencive. Ce système d'attache (implantation dans une alvéole ou thécodonte) est existant chez les mammifères et les crocodiliens mais il n'est pas ubiquitaire. D'autres systèmes existent tels que : l'implantation par ankylose, ou encore par syndesmose retrouvés chez la plupart des vertébrés, sauf les sélaciens [124].

Le ciment se compose de : [151]

- 60% de matériels inorganiques : hydroxyapatite en majorité mais aussi d'autres cristaux de calcium,
- 40% de matériels organiques : collagène de type I, eau ...

Sa composition se rapproche de celle de l'os, et ses propriétés physiques aussi, mais à la différence de l'os, il est avasculaire et non innervé et sa résorption est plus lente.

Son origine embryologique vient du follicule dentaire c'est-à-dire ectomésenchymateuse, comme tous les constituants du système d'attache auquel il appartient.

Il est de constitution ou structure différent suivant les régions où il se situe :

- le tiers cervical : fine couche de ciment acellulaire à fibres extrinsèques c'est-à-dire synthétisées par les fibroblastes du LAD (= fibres de Sharpey).
- le tiers apical : couche plus épaisse, (comme dans les zones inter radiculaires de dents pluriradiculées), de ciment cellulaire à fibres intrinsèque c'est-à-dire synthétiser par les cémentoblastes. A ce niveau on peut aussi retrouver une superposition des deux ciments [151].

Sa sécrétion est continue au cours de la vie. La sécrétion du ciment compensera donc les phénomènes d'usure occlusale de l'émail afin de garder la dent en fonction. En l'absence d'usure occlusale prononcée, le ciment garde une sécrétion continue et linéaire au cours de la vie. C'est ainsi que certains utilisent cette relation pour déterminer l'âge d'un individu.

On retrouve du ciment sur les couronnes dentaires des ruminants et Pachydermes. Le ciment s'insinue alors dans les replis compliqués de l'émail. Il permet la détermination de l'âge des espèces porteuses de ce type de ciment : c'est la cémento-chronologie, (80) qui examine au microscope polarisant les dépôts saisonniers de ciments dentaires. La présence du ciment sur les faces occlusales des ruminants de façon plus systématique correspond au Miocène alors que la terre connaît un début de réchauffement et un assèchement. Même si on peut déjà relever la présence de ciment sur les faces occlusales de quelques espèces du début de [l'Oligocène](#)⁶⁴.

Le développement de cette partie histologie n'est évidemment pas exhaustif, cela permet de remettre en évidence des notions fondamentales, bien souvent oubliées. De plus l'histologie de la dent a des implications sur notre sujet, à la fois pour étudier la résistance à l'usure suivant l'émail rencontré mais aussi du point de vue des conséquences de cette usure : apparition de la dentine et hypercémentose. Enfin, cette partie a mis au jour une particularité et une évolution de l'histologie de la dent des ruminants qui est la présence de ciment sur la couronne en lien direct avec le fait qu'ils soient herbivores.

D- Conclusion

En conclusion, l'apparition des mâchoires est une étape essentielle dans l'histoire de l'évolution des espèces animales. Pour les gnathostomes, c'est le début d'un développement important de toutes les grandes fonctions. Comme nous l'avons déjà expliqué, l'apparition des dents est indépendante de la formation des mâchoires. Mais c'est la relation entre ces deux organes qui va nous retenir tout particulièrement ici. En effet, les usures dépendront en grande partie du lien qui existe entre la mécanique de mastication, la morphologie et l'histologie dentaires.

Cette première partie nous a donc permis de restituer chronologiquement les événements essentiels de l'histoire du système manducateur. Le bref rappel histologique a mis en relief les différences inter-espèces et a souligné l'importance de l'histologie dentaire dans le processus de l'usure. L'explication des différents modes d'usures ainsi que les implications paléontologiques qui en découlent, seront alors plus aisées à comprendre, même si l'ensemble demeure difficile à synthétiser, ou plutôt à systématiser.

III- Les macro-usures dentaires

A-Définitions – Généralités

1-Les macro-usures : définitions simples

L'usure dentaire peut être définie comme tout phénomène mécanique ou chimique, entraînant une perte de substance dentaire. Physiologique ou pathologique, elle résulterait conjointement de trois phénomènes distincts : l'abrasion, l'attrition et l'érosion. Elle serait due au mode de rencontre des arcades dentaires, entraînant un frottement réciproque des dents. La mastication en est évidemment le principal facteur [68,117,119].

Un quatrième phénomène, plus rare et moins connu, appelé abfraction, peut toutefois se rajouter aux trois mécanismes cités précédemment [22,181].

Les macro-usures correspondent aux pertes de substance dentaires importantes, et donc visibles à l'œil nu, à l'opposé des micro-usures, uniquement visibles par l'intermédiaire d'instruments optiques.

2-Caractéristiques

L'usure dentaire est un mécanisme qui existe depuis que la nature a pourvu les animaux de dents.

Chez les premiers vertébrés, les dentitions étaient remplacées au bout d'un certain laps de temps d'une manière rythmique et continue: c'est la polyphyodontie.

Les mammifères ont perdu cette faculté de remplacer indéfiniment leur dentition au profit de dents morphologiquement plus complexes. Toutefois, l'usure existe bien chez ces animaux, et l'absence de remplacement des dents nécessitent en retour des mécanismes de compensation qui seront développés plus tard.

3-La polyphyodontie

La polyphyodontie désigne le mécanisme de remplacement continu des dents usées, par de nouvelles dents. C'est en règle générale une caractéristique des non-mammifères. Il y a toutefois de rares exceptions, comme les poissons dipneustes [13,49,85,103].

Les dents usées sont donc remplacées de façon successive et continue dans le temps sur un nombre incertain de générations. On en compte plusieurs centaines chez les sélaciens, et environ vingt-cinq pour les crocodiles.

Les dents sont remplacées selon trois modes [124].

- Le mode latéral voit les dents de première génération remplacée par des bourgeons successifs selon une poussée latérale. C'est un mécanisme retrouvé principalement chez les serpents et les lézards [85].

- Le remplacement en « tapis roulant » présente des germes dentaires généralement en position buccale, qui progressent vers le bord labial de la mâchoire, où les dents sont ensuite éliminées. Les requins en représentent l'exemple le plus connu [13,49,50,212].

- Le remplacement vertical implique l'évolution du bourgeon dentaire à la base de la dent fonctionnelle. Il prendra progressivement la place de l'ancienne dent par poussée successive. On le retrouve par exemple chez les crocodiles, mais il est intéressant de préciser que la plupart des mammifères présentent également ce mécanisme pour remplacer leurs dents lactéales par les dents définitives [14,85,124].

Toutes les dents issues d'un même germe dentaire constituent ce qu'on appelle une série. Chacune de ces séries comptant plusieurs générations de dents successives.

Le principe de la polyphyodontie consiste donc à remplacer les dents graduellement sans qu'elles soient forcément usées au sens qu'elles ne sont plus fonctionnelles. Certaines de ces dents éliminées sont fracturées, émoussées, mais d'autres sont perdues alors qu'elles

demeurent encore coupantes et contendantes. La polyphyodontie est donc un mécanisme absolu où l'usure se mesure sur un critère d'ancienneté et non de qualité (14).

4-Les différents types de macro-usures chez les mammifères [85,124]

Les mammifères sont oligophyodontes. Cela signifie, qu'à la différence des polyphyodontes qui possèdent en bouche de multiples générations de dents, les mammifères n'en ont seulement que deux. Il existe en réalité trois types différents d'oligophyodontie [221] :

- La diphyodontie est la plus très répandue chez les mammifères, et correspond à deux dentures qui se succèdent : la dentition lactéale d'abord, la denture définitive ensuite. C'est le mécanisme retrouvé chez les hominidés.

- La monophyodontie apparente est propre aux animaux dont la dentition lactéale avorte avant d'effectuer son éruption. On retrouve ce type de denture chez certains mammifères carnivores marins.

- Enfin, la monophyodontie vraie définit les animaux chez qui la dentition lactéale n'est jamais remplacée, comme c'est le cas des cétacés odontocètes [29].

Les macro-usures chez les mammifères sont étroitement liées au mode de croissance dentaire : limitée, prolongée ou continue, décrits plus haut. Mises en évidence par des facettes d'usure, les macro-usures s'accroissent à vitesse variable au cours du temps, selon les individus et selon leur régime alimentaire.

Les facettes se situent principalement sur les faces occlusales et proximales des dents [17, 88].

4.1-Usures occlusales

L'usure occlusale est la plus évidente des macro-usures car c'est celle qui atteint immédiatement les surfaces les plus facilement observables à l'œil nu. Elle découle principalement de l'abrasion et se décrit par des lacunes dentinaires qui touchent d'abord les cuspides des molaires et des prémolaires avant de s'étendre ensuite à toute la surface occlusale. Lorsque l'usure devient plus importante encore, les secteurs incisivo-canins sont ensuite touchés. Elle s'illustre alors par un bord incisif progressivement moins coupant. L'usure occlusale entraîne donc une diminution plus ou moins rapide de la dimension verticale de l'organe dentaire [21,37,118].

Les plans d'occlusion qui découlent de ces usures sont variés. Ils seront décrits dans la dernière partie de ce travail.

4.2-Usures interproximales [17,117,118]

Les usures interproximales, quant à elles, résultent principalement des mécanismes d'attrition. Ici, les points de contact deviennent lentement des surfaces de contact, et les dents s'accolent de plus en plus intimement les unes contre les autres. Ainsi, il est facile d'évaluer ce type de macro-usure en mesurant la diminution de la longueur mésio-distale des dents, et par conséquent des longueurs d'arcades.

Toutefois, il existe également des usures interproximales résultant d'une composante abrasive. Dans ce cas là, l'usure est d'origine iatrogène et se caractérise par une dépression parfois importante de la face mésiale ou distale d'une dent au niveau ou près de la jonction email-dentine. Cette dépression crée alors une sorte de tunnelisation entre la face labiale et la face linguo-palatine des dents.

4.3-Abrasion – Attrition – Erosion – Abfraction

4.3.1-Abrasion [61,117]

L'abrasion est un mécanisme d'usure généralement physiologique. En effet, il découle en majeure partie du frottement normal des dents avec des substances exogènes. La nourriture en est bien sûr le principal exemple.

Toutefois, comme il l'a été présenté pour les dépressions interproximales, l'abrasion peut aussi être pathologique ou iatrogène. C'est le cas lorsque la substance exogène a pour origine une habitude parafunctionnelle.

Les facettes d'usure abrasives présentent alors une surface d'aspect satiné, émoussé, avec des striations.

4.3.2-Attrition [61,117,251]

L'attrition serait due au contact direct entre les dents elles-mêmes. Elle se rencontre lors de phénomènes physiologiques, comme la nutrition, ou pathologiques comme le bruxisme. L'attrition est, avec l'abrasion, le mécanisme d'usure principal.

Ce frottement dent contre dent entraîne alors la formation de facettes d'usure lisses à angle vif, et touche aussi bien les bords incisifs, que les pointes cuspidiennes ou les faces proximales.

4.3.3-Erosion

L'érosion n'est pas comme précédemment le résultat d'un phénomène mécanique, mais correspond à une perte de substance liée à des agents physico-chimiques [117]. Le processus chimique n'est pas d'origine bactérienne et peut être soit intrinsèque soit extrinsèque. De plus, elle n'est pas constante dans les mécanismes de macro-usure, comme c'est encore le cas pour l'abrasion ou l'attrition [61].

L'érosion s'observe généralement par une dépression peu profonde, lisse, et sur toutes les surfaces dentaires, même non occlusales. On en retrouve par exemple souvent au niveau cervical [102].

4.3.4-Abfraction [85, 133, 181]

L'abfraction est un phénomène peu connu. Elle serait due à des stress occlusaux, très fréquents chez le bruxomane, qui entraîneraient une déminéralisation, et donc des pertes de substances au niveau cervical à la jonction émail-cément. Il ne s'agirait donc pas d'un mécanisme semblable à ceux, purement mécaniques, responsables des myolyses.

L'abfraction semble cependant peu étudiée en paléontologie. Est-ce en raison d'un improbable manque d'intérêt, ou parce que ce type d'usure n'a pas été retrouvé sur des restes fossiles ? Cette seconde hypothèse peut paraître toutefois étonnante en raison des très importantes usures qui sont fréquemment observées en anthropologie. Pourtant, il apparaît que l'abfraction, qui semble absente des restes fossiles, soit en réalité une usure dentaire spécifique aux populations humaines actuelles. En effet, cette usure des collets ne pourraient-elle pas être le résultat d'une combinaison de plusieurs facteurs propres à la vie moderne : le stress occlusal, mais aussi l'alimentation, plus sucrée et surtout plus acide, sans oublier le brossage horizontal très agressif observé chez les individus stressés ? En fait, il a récemment été mis en évidence que les puissantes forces occlusales exercées sur les dents entraîneraient un stress au niveau de la zone cervicale. Cette concentration de stress aurait alors pour conséquence une rupture des liens entre les cristaux d'hydroxyapatite, et ainsi une perte de l'émail cervical.

Quoi qu'il en soit, les trop faibles données paléontologiques qui existent sur l'abfraction ne nous permettront pas d'extrapoler sur ce type de macro-usure.

B-Les techniques d'étude

1-Historique

L'étude des macro-usures sur dents fossiles est en réalité aussi ancienne que la paléontologie elle-même. En effet, elle repose encore aujourd'hui beaucoup sur les principes de bases de la paléontologie classique [217], c'est-à-dire sur la comparaison et l'analogie avec ce qui est observé chez les espèces actuelles, contrairement aux méthodes d'analyse beaucoup plus modernes développées dans le cadre des micro-usures. Mais ce dernier point sera approfondi ultérieurement.

2-Trouver les fossiles

Obtenir des fossiles de dents est plus ou moins facile selon leur nature, et évidemment surtout leur ancienneté.

Les fossiles sont la preuve de l'existence passée d'êtres vivants [41,60,121]. Suite à leur mort, les organismes se décomposent normalement sans laisser de traces persistantes, et dans de brefs délais sous l'influence des nombreuses conditions extérieures et des animaux nécrophages. Pourtant, dans de rares conditions, la fossilisation est possible [41,60,121,195].

Comme il l'a été dit en introduction, la dent est l'organe animal qui se conserve le mieux, ceci en raison de la très grande dureté de ses tissus. En effet, la dégradation de ces derniers est d'autant plus rapide que le tissu organique est constitué d'eau. Or, si la dentine est constituée de 7 à 12% d'eau, l'émail lui, n'en contient que 1% [123]. Jusqu'à 40 000 dents isolées de poissons, reptiles divers, mammifères et mêmes oiseaux par tonne de sédiment ont ainsi été retrouvées par lavage et tamisage de l'argile ces dernières années au site préhistorique de Cherves, en Charente [157].

Les parties molles des organismes se décomposent donc généralement entièrement, laissant les parties osseuses et dentaires contribuer seules à la fossilisation. Ces dernières peuvent en effet demeurer protégées par les sédiments tendres recouvrant complètement les carcasses, comme c'est souvent le cas dans les milieux aquatiques.

L'eau s'y infiltre pourtant toujours. Mais son action n'est plus aussi destructrice sur les tissus. Au contraire, chargée en minéraux, elle consolide peu à peu les couches sédimentaires, de plus en plus épaisses, qui forment progressivement une couche rocheuse compacte et protectrice au-dessus des restes de l'animal. De plus, les minéraux chargés par ces infiltrations d'eau pénètrent également le squelette et remplace aussi progressivement sa matière osseuse.

Dans d'autres cas, l'eau peut décomposer lentement toute la matière organique, ne laissant alors qu'une cavité correspondant au négatif du corps de l'animal. Cette cavité se remplit alors progressivement des dépôts minéraux apportés par les infiltrations aqueuses pour former un moulage naturel du squelette. Si dans le premier cas de figure, il était conservé de l'os, dans le cas présent, le fossile est entièrement d'origine minérale [60,223].

En ce qui concerne la dent, c'est l'extrême dureté et densité de ses tissus qui en permettent une si bonne conservation. Effectivement, ces dernières ne sont que très peu soumises aux phénomènes de décomposition qui s'opèrent avant que ne se dépose sur le corps de l'animal les sédiments et que ne commence la fossilisation. Leur nature minérale les protège non seulement des nécrophages, mais aussi des importants phénomènes érosifs de l'eau. La coque protectrice sédimentaire qui se dépose par-dessus, en parfait ensuite la protection.

La mandibule est l'élément crânien qui se conserve souvent le mieux, sûrement en raison de sa nature d'os, beaucoup plus compacte, comparée à la nature alvéolaire de l'os maxillaire. La mandibule est donc d'autant plus intéressante, qu'elle préserve par la même occasion l'engrènement original des dents qui la composent. Il est donc possible d'y analyser de façon nettement plus approfondie, les mouvements de mastication par l'étude des facettes d'usure [21].

Mais il est vrai que si l'on parvient à retrouver en plus les dents antagonistes, l'analyse occlusale en sera beaucoup facilitée.

La polyphyodontie peut être un avantage dans la recherche des fossiles dentaires. Effectivement, si les dents remplacées tombent en grand nombre tout en conservant une grande partie de leurs tissus, comme c'est le cas chez les néosélaciens, il est relativement aisé de les ramasser dans les carrières géologiques [49,50].

Mais si cela est le cas pour les requins modernes, d'autres groupes d'animaux polyphyodontes, comme les crocodiliens, voient leurs dents remplacées dégradées entièrement, ou presque, par la dent qui lui succède [85,124]. Chez ces derniers, il est donc quasiment impossible de retrouver des dents en dehors de la denture fonctionnelle.

3-Observations et mesures

3.1-Les techniques d'observation classiques

La réplique des surfaces d'usure est principalement utilisée pour l'étude des micro-usures. En effet, l'obtention de réplique en résine [époxy](#)⁷³ permet la diffusion de la lumière mettant en évidence les stries et les puits qui caractérisent les usures microscopiques.

L'étude des macro-usures ne nécessite généralement pas de réplique. En effet, le point de départ de l'analyse des macro-usures dentaires est l'observation macroscopique de ses facettes d'usure [33,42,118]. Celles-ci ont des surfaces très variables pouvant aller de l'échelle millimétrique à l'échelle centimétrique, selon les habitudes alimentaires et les pressions occlusales exercées sur les surfaces dentaires.

L'analyse des usures dentaires est principalement d'ordre qualitatif, mais l'analyse quantitative n'est pas rare.

Des macro-photographies de toutes les surfaces dentaires permettent d'obtenir des images claires des facettes d'usure. Leurs mensurations sont ensuite facilement déterminées grâce à un index millimétré. Des dessins très précis peuvent également être réalisés afin d'en faciliter l'analyse [33].

L'étude métrique des usures interproximales peut s'effectuer très aisément en mesurant la longueur d'arcade et en la comparant avec celle présumée obtenue avec des dents non usées. Pour cela, chaque dent usée est reconstituée telle qu'on estime qu'elle devait être lors de son éruption. Cependant, cette analyse graphique prend en compte, comme on peut le constater, une forte notion de subjectivité. C'est pourquoi, cette technique, bien qu'évaluative, reste très imprécise [17].

Ensuite, ces mesures nécessitent forcément de retrouver l'engrènement mésio-distal des arcades dentaires. Heureusement, il est relativement aisé de reconstituer cet engrènement, même si les dents sont retrouvées isolées les unes des autres. En effet, les facettes d'usures interproximales permettent un emboîtement facile des dents adjacentes entre elles, afin de reconstituer la denture complète [140].

Jusqu'en 1915, l'analyse des macro-usures dentaires chez les ruminants se faisait principalement sur les dents maxillaires car ces dernières étaient plus grandes. Mais grâce aux nouvelles techniques d'observation, il est devenu plus facile d'utiliser les dents mandibulaires. En effet, bien qu'elles soient chez les ruminants plus petites, elles sont souvent plus aisées à manipuler, en raison de la meilleure conservation de l'os mandibulaire [30]. Ces données ne sont évidemment pas vraies chez tous les êtres vivants, et la modernisation progressive des techniques nous permet aujourd'hui d'étudier aussi facilement les dents maxillaires que les dents mandibulaires.

L'utilisation de la loupe binoculaire est en règle générale suffisante pour analyser les macro-usures dentaires. Elle permet de les observer en détails : leur extension, leur forme, leur orientation également, et permet donc une étude comparative intéressante [33]. Mais si la recherche scientifique des données quantitatives plus précises, l'utilisation de techniques plus modernes, comme le microscope électronique à balayage, est alors nécessaire.

3.2-Les autres techniques d'observation

Comme il l'a été présenté précédemment, la méthode d'observation principale des macro-usures dentaires est donc celle qui consiste à en examiner les facettes d'usure, d'abord à l'œil nu, puis à la loupe binoculaire.

Mais il existe bien d'autres procédés pour approfondir leur examen. En effet, beaucoup d'études traitant des macro-usures dentaires ont proposé des techniques nouvelles afin de mettre en évidence des données inédites. Ces méthodes s'inspirent, soit d'autres études, plus anciennes, en tentant de les perfectionner, soit, sont totalement nouvelles [3,24].

Les quatre techniques présentées ci-dessous sont parmi celles qui sont le plus souvent reprises, et qui semblent aujourd'hui permettre l'exploration d'une plus grande source de nouvelles informations.

3.2.1-La microscopie électronique à balayage [91,122]

L'utilisation de la microscopie électronique à balayage est une technique qui permet d'obtenir des photos claires, en trois dimensions, facile à utiliser, et ceci à plus grande échelle que la loupe binoculaire. Son utilisation peut trouver son intérêt aussi dans le cadre des micro-usures dentaires.

De plus, et surtout, la synergie avec l'informatique permet tous les avantages du télétraitement de l'image. Il est donc possible de retoucher les photos pour en faire ressortir certains détails, et de faire des mesures métriques précises.

Toutefois, la microscopie électronique à balayage est une technique plus nuisible. Son utilisation nécessite en effet de recouvrir la surface des dents par une fine couche de métal ou de carbone sur laquelle rebondiront les électrons. Mais c'est surtout la dessiccation suite à la manipulation qui est le plus dommageable pour la dent.

Néanmoins, une solution intéressante est de faire une réplique en époxy de la dent et de l'observer au microscope électronique. Cela permet en effet de conserver la dent originale en l'état.

3.2.2-L'analyse histologique [76,207]

L'analyse histologique est une technique relativement ancienne, et qui nécessite l'utilisation de la loupe binoculaire, ou bien de la microscopie optique.

Malheureusement, tout comme la microscopie électronique à balayage, c'est une technique destructrice qui nécessite de faire des coupes.

Pourtant, l'analyse histologique ouvre des perspectives d'études impossibles en microscopie électronique à balayage. En effet, si cette dernière permet d'obtenir des images très précises des surfaces dentaires, elle ne permet cependant pas d'en voir l'intérieur.

L'histologie, au contraire, accède aux tissus qui composent l'organe étudié, et permet d'en définir la nature, la densité, et par conséquent leur dureté. Ainsi, il a pu être mis en évidence, par exemple, l'étrange dentine colonnaire des *Bradyodontes*, qui confère une très grande résistance à leurs dents, ou encore l'émailloïde à trois couches moins solide, et propres aux néosélaciens [49].

Plus encore, l'analyse histologique des tissus dentaires permet d'en observer l'épaisseur, et en particulier celle de l'émail, intimement liée aux phénomènes des usures dentaires [76,207].

Enfin, l'étude histologique et embryologique des animaux actuels a permis de mieux comprendre le mécanisme cellulaire du renouvellement dentaire chez les animaux polyphyodontes, et est à l'origine de théories sur le lien phylogénique qui lie les mammifères et les reptiles [14,124]. Ce point sera approfondi dans la partie traitant de la polyphyodontie.

3.2.3-L'analyse radiographique [42]

La radiographie est une technique souvent utilisée. Elle est facile, peu coûteuse comparée au scanner, et permet d'obtenir des images relativement aisées à interpréter. De plus, elle est non destructrice, et permet d'obtenir des informations intrinsèques aux fossiles dentaires : l'épaisseur des tissus, ou encore et surtout leur densité. Mais c'est en paléo-pathologie qu'elle semble le plus souvent utilisée. En effet, l'observation des granulomes, des parodontites et des kystes par exemple est radiographiquement très facile.



Fig 18 : image radiographique

3.2.4-L'analyse scanographique dentaire (Computer tomography) [3,38,46, 131]

Le scanner est une technique moderne qui n'a pas ouvert d'importantes perspectives qu'en médecine. En effet, en paléontologie, et en paléo-odontologie, elle permet, comme l'analyse histologique, l'obtention de coupes panoramiques des fossiles dans tous les sens de l'espace, mais sans destruction des fossiles. Elle permet encore de nombreux apports en ce qui concerne le développement dentaire : la formation de la couronne par exemple, ou encore la rhyzagenèse.

De plus, elle présente tous les avantages apportés par l'informatique, comme l'analyse des mensurations, l'affichage multi-images pour une meilleure comparaison, ou encore le zoom, pour mieux analyser les détails. Elle permet par conséquent, une analyse morphométrique tridimensionnelle des fossiles, qui trouve, dans le cas des usures dentaires, tout son intérêt.

Enfin, l'exploration tridimensionnelle permet de décrire une organisation des dents et une cinétique des mâchoires impossible à représenter en deux dimensions, en raison de sa complexité trop importante.

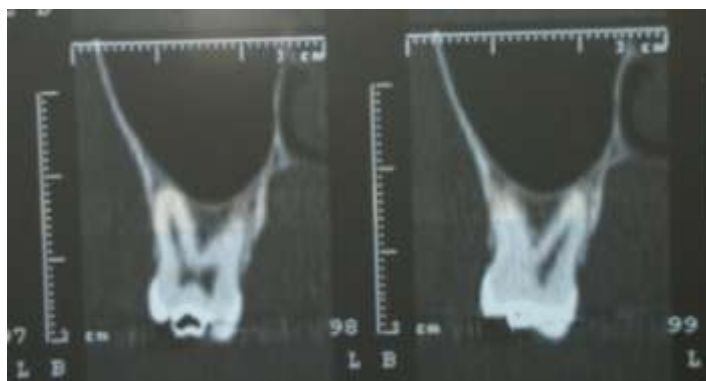


Fig 19- Exemple d'une image par scanner.

Pourtant, même si cette technique apporte de nouvelles sources d'informations, elle nécessite encore d'être améliorée, car elle reste encore limitée en raison des grandes variations individuelles qui existent, mais aussi parce que les logiciels utilisés ne parviennent pas encore à considérer les dents pluriradiculées autrement que si elles étaient monoradiculées, entraînant fatalement des variations biomécaniques non négligeables entre le modèle informatique obtenu et la réalité.

L'analyse scanographique est par conséquent une technique qui possède de nombreux avantages, car elle permet d'obtenir des résultats complémentaires à ceux obtenus grâce à la radiographie conventionnelle ou la microscopie électronique à balayage. Ceci, tout en conservant l'intégrité complète des fossile, ce qui en paléontologie est indispensable.

4-Les échelles de mesure [5,141]

L'étendue des macro-usures dentaires se mesure surtout de façon subjective et comparative. La mesure métrique détaillée des usures n'est faite que pour des besoins particuliers.

De très nombreuses échelles de mesure existent. Beaucoup d'auteurs ont proposé la leur, comme Périer, Broca ou encore Molnar. La présentation de ces échelles n'est qu'à titre d'illustration : elle permet de se faire une idée plus précise de l'étendue possible de ces usures, et des stades caractéristiques de leur progression.

L'échelle d'usure de Pérrier (cité par Maytié et coll 1988)

Cette échelle est semble-t-il souvent utilisée pour déterminer l'âge du sujet à sa mort. Elle repose sur cinq stades.

- Stade 0 : L'usure est nulle. Les dents sont en parfait état.
- Stade 1 : L'usure est limitée à l'émail. Les cuspides sont donc juste émoussées.
- Stade 2 : On note l'apparition d'îlots dentinaires au sommet des cuspides des molaires et des prémolaires, ainsi qu'au bord des incisives.
- Stade 3 : On note le début d'une confluence de ces îlots dentinaires au niveau des secteurs prémolo-molaires.
- Stade 4 : La confluence des îlots est complète. Les cuspides ont complètement disparu et la surface occlusale est complètement plane.
- Stade 5 : On note une usure dentaire jusqu'au collet. La couronne a donc quasiment entièrement disparue.

L'échelle d'usure de Broca (cité par Maytié et coll 1988)

Cette échelle ne comporte pas de stade où l'usure est absente.

- Stade 0 : L'émail est usé sans entamer les cuspides et ne fait pas apparaître la dentine.
- Stade 1 : Les cuspides sont abrasées et la dentine apparaît à l'œil nu.
- Stade 2 : C'est un stade plus avancé où une quantité assez importante de la couronne est désormais usée.
- Stade 4 : C'est le stade ultime où la plus grande partie de la dent est usée pouvant parfois atteindre le collet.

La classification de Molnar (cité par Maytié et coll 1988)

La classification de Broca est la plus précise des trois présentées ici. Elle repose sur huit stades qui décrivent en détails chacune des étapes de la progression de l'usure dentaire.

- Stade 1 : Aucune usure n'est observée. La dent est en parfait état.
- Stade 2 : On note des facettes d'usure amélaire.
- Stade 3 : On note des surfaces d'usure dentinaires débutantes.

- Stade 4 : Les incisives présentent des surfaces dentinaires entourées d'émail.
Sur les molaires, les surfaces dentinaires commencent à fusionner.
- Stade 5 : Les incisives présentent de larges surfaces de dentine toujours entourées d'émail.
On note sur les molaires une progression de la fusion des îlots dentinaires.
- Stade 6 : Les incisives présentent une très large surface de dentine entourée par une corolle d'émail, cette fois plus fine.
Sur les molaires, la fusion des îlots dentinaires est très avancée. Seule une île centrale d'émail subsiste.
- Stade 7 : On observe une très grande surface de dentine avec une grande perte d'émail en bordure sur toutes les dents.
- Stade 8 : On note une perte totale de la couronne dentaire et une mise en fonction occlusale des racines.

Ces trois exemples de classification de l'usure dentaire mettent parfaitement en évidence l'étendue que peuvent atteindre les macro-usures, celles-ci pouvant atteindre le collet et mettre en fonction occlusale les racines.

Il est intéressant également de noter que chacune de ces échelles sont qualitatives et comparatives, comme il l'a été présenté en premier lieu, et non quantitatives ou métriques.

Bien que la plupart des échelles utilisées, comme ces trois exemples, soient des échelles propres à l'Homme, de nombreuses autres classifications existent selon qu'il s'agisse d'autres animaux, comme les ongulés, ou les carnivores.

5-Etudes des populations dites « primitives »

[3,5,17,38,68,140]

L'observation de la dentition chez les populations dites « primitives » : les Inuits, les Aborigènes d'Australie ou encore les Indiens d'Amérique, par exemple, a été une source d'informations très riche jusque dans les années 1970. En effet, les chercheurs de l'époque rapprochaient le mode de vie de ces populations avec celui présumé de l'Homme préhistorique.

Ces études avaient l'énorme avantage de permettre l'observation de restes osseux et dentaires très bien conservés, car non soumis à la dégradation du temps.

De plus, il était également aisé d'observer le mode de vie de ces populations « primitives » contemporaines, et d'en faire encore le rapprochement avec les populations humaines disparues. Ici, la paléontologie se superposait à l'anthropologie.

L'utilisation faite de ces populations pour l'étude paléontologique est aujourd'hui éthiquement discutable, mais, à l'époque, elle a permis d'obtenir de nombreuses réponses pour expliquer entre autres, les usures dentaires extrêmes observées sur de nombreux crânes fossiles. Toutefois, et ce n'est pas des moindres, il est important de préciser que si les Aborigènes d'Australie actuels, tout comme nous par ailleurs, sont morphologiquement et anatomiquement identiques à l'Homme de Cro-magnon, ce n'est pas le cas avec les autres individus du genre *Homo* ou *Australopithecus* disparus. Cette source d'informations possède donc une limite importante et nécessite par conséquent une extrapolation des hypothèses plus importante encore concernant les espèces d'hominidés antérieures à *Homo sapiens sapiens*.

Aujourd'hui, de nombreuses études portent sur les restes osseux des populations médiévales. Ici aussi, les squelettes et leurs dentitions sont généralement bien conservés, car ils sont plus récents que ceux des populations du Pléistocène. La paléontologie se superpose cette fois à l'archéologie.

L'analyse des macro-usures dentaires chez les populations médiévales permet en plus de faire ressortir une possible explication de l'évolution des habitudes alimentaires dans la population humaine au cours des siècles, depuis le Pléistocène jusqu'à aujourd'hui, en passant par le Moyen-âge.

Les techniques d'étude des macro-usures dentaires en paléontologie sont donc multiples et variées. Toutefois, il semblerait que ces dernières demeurent encore très conventionnelles et reposent par conséquent principalement sur les méthodes classiques que sont l'observation des facettes à l'œil nu et à la loupe binoculaire [33]. Il est vrai que l'étude des macro-usures dentaires en paléontologie existent depuis plus d'un siècle, comparée à celle des micro-usures dentaires, beaucoup plus modernes, et que les techniques utilisées ont depuis prouvé leurs efficacité. Pourtant, les chercheurs commencent de plus en plus à proposer l'utilisation de méthodes plus modernes, comme la microscopie électronique à balayage ou même le scanner. Ce dernier est même des plus intéressants car, non seulement il permet l'obtention d'informations très précises, mais surtout parce qu'il s'agit d'un procédé non destructeur. Or, on sait qu'il n'est pas aisé de trouver des fossiles, et tant qu'il nous est possible de les conserver en l'état, il est important de le faire.

Les méthodes qui consistent à observer les populations dites « primitives » pour mieux comprendre nos ancêtres préhistoriques sont actuellement de moins en moins pratiquées, probablement surtout pour des raisons morales, mais aussi parce que ces peuples subissent les lois de la mondialisation, et voit ses générations aux coutumes traditionnelles ancestrales disparaître peu à peu au profit d'une société plus occidentalisée.

Pour conclure, bien qu'elle s'ouvre petit à petit sur la modernité, l'étude des macro-usures dentaires en paléontologie semble encore beaucoup reposer sur des méthodes classiques. En effet, comme on peut le constater à travers les nombreuses échelles qualitatives et subjectives utilisées, l'analyse comparative demeure encore principalement la base de son exercice.

Mais quelque soit la technique utilisée, il apparaît souvent comme difficile, voire impossible, de préciser si les usures observées découlent directement de la mastication, c'est-à-dire d'un mécanisme physiologique, ou si elle sont de nature pathologique.

C-La polyphyodontie : usure et mécanismes de remplacement des dents

La polyphyodontie est un mécanisme physiologique, continu qui consiste à remplacer les dents au bout d'un certain laps de temps par de nouvelles dents plus récentes [23,25,60,93,85,124]. Propres aux non-mammifères, comme il l'a été dit précédemment, il existe dans la mâchoire d'un animal polyphyodonte plusieurs germes dentaires qui donneront chacun une série de plusieurs générations de dents successives. En réalité, leur durée de vie peut varier plus ou moins selon leur position dans la mâchoire, c'est pourquoi cette dernière comporte ordinairement des dents de plusieurs générations en même temps [25,233].

La polyphyodontie est un mécanisme bien orchestré qui fonctionne depuis que les animaux ont des dents [119]. Comme il l'a été dit dans la seconde partie, le principe du remplacement répond ici à un critère temporel de l'usure, et non un critère qualitatif [24]. L'intérêt principal est probablement de remplacer les dents fracturées relativement nombreuses au milieu des autres, en raison des techniques de nutrition souvent violentes des non-mammifères. En effet, la mâchoire et les dents de ces animaux sont souvent leurs seuls instruments d'attaque, à l'opposé des prédateurs mammifères qui possèdent en plus des griffes, et dont les dents ne servent en général qu'à achever la proie [60].

La polyphyodontie est donc un mécanisme qui ne résulte pas de phénomènes externes comme l'alimentation ou des habitudes de l'animal, mais d'un mécanisme physiologique et cellulaire interne à l'organisme. Le remplacement de l'organe dentaire se fait principalement par rhizalyse radiculaire de la dent fonctionnelle, et lorsque cette dernière est perdue, elle est rapidement remplacée par la dent de génération suivante, et ainsi de suite [13,49,50,233]. Il est tentant alors de rapprocher ce mécanisme histologique avec celui observé lors du remplacement des dents lactéales par les dents définitives chez les mammifères. Ce point sera approfondi ultérieurement.

En résumé, le vieillissement dentaire caractéristique des polyphyodontes se fait principalement dans le sens rétrograde, c'est-à-dire par une rhisalyse. A l'opposé le vieillissement de la denture définitive des mammifères serait orthograde, suite à la perte de substance provoquée par l'usure dentaire.

Toutefois, la polyphyodontie n'implique pas forcément l'absence de facettes d'usure. L'homodontie, propre aux animaux polyphyodontes, suppose ordinairement un encastrement des dents maxillaires et mandibulaires lorsque l'animal referme sa gueule [25,50,124]. C'est pourquoi, on n'observe généralement pas de facettes d'attrition résultant de la rencontre dent contre dent. Cependant, les pertes d'émail résultant de la rencontre dent contre aliment ne sont pas si rares chez les reptiles carnivores, comme les crocodiliens, même si elles ne seront jamais aussi importantes que chez les mammifères car la dent sera perdue avant d'avoir atteint un niveau d'usure comparable [25]. Ces facettes résultant de l'abrasion sont aussi très visibles chez les dinosaures herbivores [219].

1-Les poissons

Les poissons sont les premiers vertébrés à avoir été dotés de dents [25,97,119]. Ils sont donc également les premiers à avoir dû développer un système pour les remplacer quand celles-ci étaient usées. Comme nous l'avons déjà dit, les dipneustes, n'étant pas polyphyodontes, dérogent à la règle.

Les descriptions zoologiques décrivent plusieurs processus de polyphyodontie au sein même de l'ordre actuel des poissons.

1.1-Les téléostéens

Le groupe des téléostéens regroupe les poissons les plus « évolués ». Ce clade est énormément diversifié et représente l'écrasante majorité des poissons actuels. Bien que leur particularité soit de capturer leur proie en créant une dépression intra buccale, ces poissons n'en possèdent pas moins de nombreuses dents pour les maintenir fermement avant de les ingérer [119].

1.1.1-Les différents modes de remplacement dentaire chez les téléostéens

Parmi les poissons osseux, les téléostéens à aire dentaire sont les plus nombreux, et probablement les plus primitifs [25,94,119]. En effet, ces poissons ne possèdent pas de crête dentaire spécialisée, mais une aire épidermique plus étendue, et un peu plus épaisse, sur laquelle se développent en quinconce les germes des dents, côte à côte et indépendamment les uns des autres. A chacun, se raccorde le germe de la future dent de remplacement.

Il existe également des téléostéens à crête dentaire. Le mode de remplacement, ici bien organisé, mais plus complexe, a parfaitement été mis en évidence dès 1905 chez le [baliste](#)¹² [25]. Les adultes ont une rangée de huit dents à la mâchoire inférieure et deux rangées à la mâchoire supérieure : huit dents en vestibulaire et six en palatin. Chacune de ces dents a donc pour origine une crête dentaire formée par l'invagination du derme gingival. Quand les deux premières dents fonctionnelles de chaque rangée apparaissent chez le jeune baliste, puis tombent, elles sont remplacées par deux nouvelles dents de deuxième génération. Mais elles sont accompagnées alors de deux dents supplémentaires de première génération : une de chaque côté. Il y a donc maintenant quatre dents. Puis, quand ces quatre dents tombent à leur tour, les deux centrales sont remplacées par des dents de troisième génération, les deux latérales par des dents de deuxième génération, et deux nouvelles dents de première génération prennent également leur place de chaque côté. Puis, à la prochaine phase de remplacement apparaîtront les deux dernières dents de la rangée de huit, et ainsi de suite. Ainsi, il existe plusieurs générations différentes de dents pour une même rangée longitudinale, mais à la différence des sélaciens, cela répond à une règle bien précise.

- Formules dentaires successives chez le baliste selon les observations de Ghigi, décrites par Bertin (les chiffres correspondent à la génération dentaire) :

11	1	22	1	1	2	33	2	1	2	3	44	3	2	n-2	n-1	nn	n-1	n-2				
<u>11</u>	<u>1</u>	<u>22</u>	<u>1</u>	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>33</u>	<u>2</u>	<u>1</u>	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>44</u>	<u>3</u>	<u>2</u>	<u>1</u>	<u>n-3</u>	<u>n-2</u>	<u>n-1</u>	<u>nn</u>	<u>n-1</u>	<u>n-2</u>	<u>n-3</u>

Un troisième type de téléostéens regroupe ceux qui possèdent des alvéoles dentaires [25]. On retrouve ce mode de remplacement chez les poissons à « bec de perroquet ». En effet, les os dentaires et prémaxillaires de ces poissons sont renforcés par des dents qui prendraient naissance dans des alvéoles et qui viendraient progressivement percer la surface du bec. L'alvéole communiquerait avec la surface grâce à un cordon épithélial d'où prendraient naissance les différentes générations d'une série dentaire. Il a même été observé chez certaines espèces, un emboîtement les unes sous les autres des dents successives d'une même série, toutes enlées dans une gaine de ciment.

En fait, beaucoup d'autres mécanismes existent, fonctionnant souvent par vagues de remplacement, à directions diverses selon les espèces, et rappelant un peu le mode qui sera observé chez les reptiles [24,94]. Les trois exemples décrits ci-dessus en donnent un aperçu. C'est en parallèle à leur grande variété de forme que les [téléostéens](#)⁸³ ont dû développer cette multitude de procédés de renouvellement dentaire.



Fig 20- Séries de dents, *Labrodon pavementum*, Miocène (Helvétien), Les Faluns, Savigné^s/ Lathan. (Collection privée de Mr J. Huin)



Fig 21- Séries de dents, *Psychodus coralli*, Jurassique (Portlandien), Haute-Marne. (Collection privée de Mr J. Huin)

1.1.2-L'influence du régime alimentaire sur le remplacement des dents

Huysseune (2000) a mis en évidence l'influence du régime alimentaire sur le renouvellement dentaire chez le poisson africain *Astatoreochromis alluaudi*. Chez cette espèce, deux populations aux régimes alimentaires différents coexistent : certains sont durophages, les autres ont une alimentation plus molle. Huysseune a démontré que les individus durophages possédaient non seulement des dents plus larges, mais que leur renouvellement était aussi plus lent que chez les individus à alimentation molle. Plus encore, il a pu observer que le renouvellement et la largeur de leurs dents changeaient chez un même individu selon que leur régime alimentaire passait d'une consistance molle à une consistance plus dure.

1.2-Les requins et autres chondrichthyens

Les sélaciens sont l'un des exemples les plus connus du remplacement continu des dents usées. Ici, les germes dentaires se développent de façon rapide depuis la base de la face vestibulaire de la lame dentaire qui s'invagine du côté lingual du cartilage maxillaire et mandibulaire du requin. Ce germe évolue à mesure qu'il progresse vers la surface du derme gingival. Ainsi, les germes cheminent comme sur un « tapis roulant » du bord lingual vers le bord fonctionnel de la mâchoire [19,24,49,50,85,124,212]. Les séries sont donc transversales. Comme ces dernières sont de longueurs différentes selon leur position dans la mâchoire, et que leurs usures ainsi que leurs croissances sont inégales, plusieurs générations dentaires se côtoient donc longitudinalement [49,50].

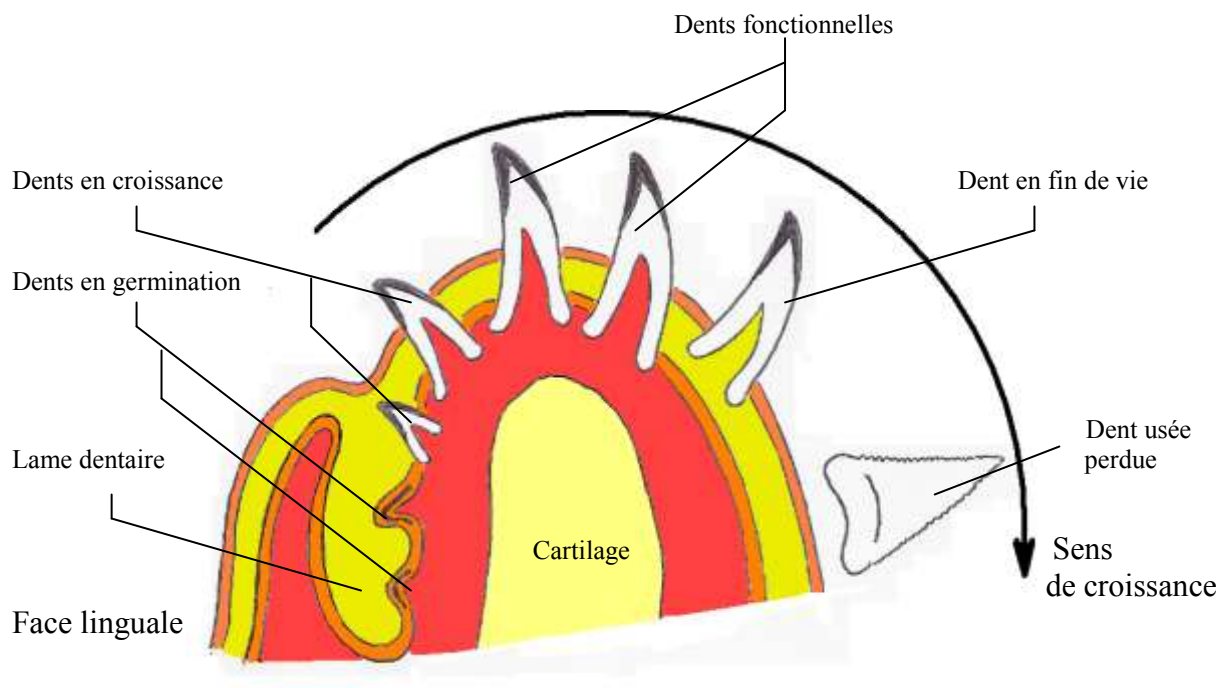


Fig 22- Schéma du mode de renouvellement dentaire chez le requin (dit en « tapis roulant »), d'après, Bertin (1958), Cuny (2002), Smith et Coates (2000).

Comme chez les téléostéens, le mécanisme de remplacement des dents n'est pas le résultat d'un mécanisme musculaire. Les tissus progresseraient en fait par une accumulation progressive de cellules en nombre et en volume depuis la base de la lame dentaire [49,50].

La perte des dents usées se ferait enfin par la nécrose et la destruction de leur racine, et ceci dent par dent et non pour toute une génération en même temps [24,49,50].

1.2.1-Vitesse de renouvellement et préservation des dents usées

Pourtant, bien que l'analyse de la polyphyodontie chez les animaux actuels permette d'aider le paléontologue à mieux comprendre les mécanismes qui existaient il y a des millions d'années, il est peut être erroné de penser qu'ils ont toujours été les mêmes [217]. Les requins en sont encore un parfait exemple. En effet, si aujourd'hui le processus de polyphyodontie fonctionne tel qu'il l'a été décrit précédemment, chez les requins modernes, même parmi les représentants les plus anciens comme *Scapanorhynchus lewisii* ou le célèbre *Carcharocles megalodon*, ce n'était pas le cas chez les requins primitifs.

Ainsi, au Dévonien supérieur, *Cladoselache*, le plus vieux requin connu d'après des squelettes entiers, possédait des dents dont le renouvellement était probablement plus lent que chez les néosélaciens. De plus, sa mâchoire fossile, hérissée de dents, indique que ces dernières ne tombaient probablement pas lorsqu'elles étaient usées mais qu'elles migraient vers le bord extérieur de la mâchoire où elles s'accumulaient les unes à côté des autres [49,50,60].

En fait, à l'opposé des chondrichthyens actuels, on constaterait souvent chez les représentants du Paléozoïque et du Mésozoïque un renouvellement dentaire plus lent, mais aussi la conservation de leurs dents usées sur la mâchoire [49,50,212].

Ainsi, les *Bradyodontes* du Carbonifère, aux larges dents broyeuses, se caractérisaient aussi par un remplacement très lent de leur denture.

Et, tout comme *Cladoselache*, on a retrouvé chez plusieurs fossiles de requins une préservation des dents usées sur le bord externe de leur mâchoire, comme chez les requins épineux *Symmorium* ou *Danaea* du Carbonifère(49).

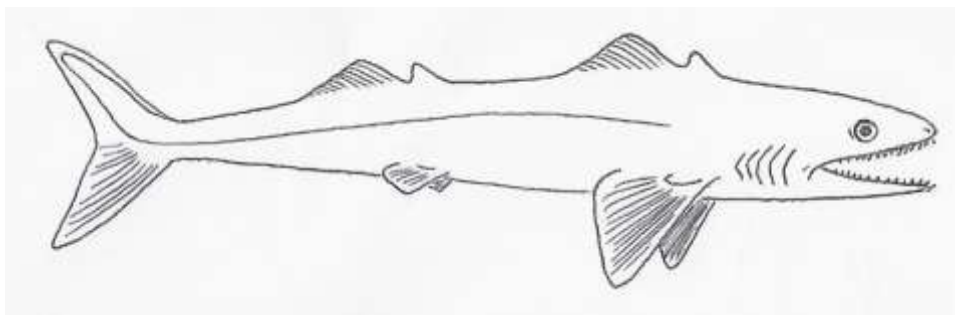


Fig 23- Reconstitution de Cladoselache, d'après Cuny (2000), Dixon (1990) et Kardong 2002.

D'après Berkovitz (2000), la température de l'eau influencerait sur la rapidité du remplacement dentaire des requins. Une accélération du phénomène chez le requin-nurse aurait ainsi été mis en évidence en été, lorsque la température de l'eau avoisine 27 à 29°C, et inversement en hiver [14]. Il est donc tentant de penser que la température moyenne de l'océan à l'époque du Primaire et du Secondaire pouvait être moins importante qu'aujourd'hui. Pourtant, la température des mers n'était probablement pas la raison du phénomène. En effet, grâce à l' O^{18} présent dans les cristaux d'hydroxyapatite des dents fossiles, il a été mis en évidence que l'Océan Thétys était en fait une mer tropicale [120]. Les températures devaient donc être relativement élevées, ce qui va à l'encontre des études de Berkovitz (2000).

On peut penser que la préservation des dents usées chez les requins primitifs soit en fait corrélée à un plus lent développement de leurs germes. En effet, compte tenu que les dents n'étaient plus perdues, il est aisé d'imaginer que si leur mode de remplacement était aussi rapide que chez les représentants actuels, le trop grand cumul de dents sur à la périphérie de leur mâchoire aurait pu devenir alors un handicap.

Toutefois, cette préservation des dents usées ne s'effectuait pas toujours de la même façon. Si certains chondrichtyens les accumulaient au pourtour de leur mâchoire comme c'était le cas pour *Cladoselache*, les dents de générations successives fusionnaient chez d'autres pour donner des plaques dentaires, leur conférant alors une surface de broyage plus étendue. Par exemple, à l'opposé des Bradyodontes qui possédaient de larges dents broyeuses bien distinctes, les fossiles des Cochliodontes, autre ascendant probable des chimères, et également durophages, présentent les plus anciennes plaques dentaires observées [49].

Les Ménapsides, qui font parti également des [Holocéphales](#)⁴¹ comme les Bradyodontes ou les Cochliodontes, présentaient quant à eux, les deux caractères décrits précédemment. Si en postérieur, ces poissons possédaient des plaques dentaires résultant de la fusion des dents de générations successives, leurs petites dents antérieures répondaient au contraire au même mode de remplacement que les requins modernes, c'est-à-dire en « tapis roulant » [25,49,50,212].

Enfin, d'autres requins, comme *Helicoprion*, préservaient certaines de leurs dents usées selon un modèle encore différent. Ce dernier appartenait au groupe des Eugénéodontiformes, groupe qui vivait durant le Paléozoïque. Ce groupe de requins semblait posséder des dents symphysaires dont la disposition était des plus remarquables. Parmi eux, les dents symphysaires des Edestidés par exemple, étaient hautes, et alignées en dents de scie. Chez les Eugénéodontiformes, les dents symphysaires tombaient et étaient remplacées selon le schéma observé chez les requins modernes, et ne comptaient en conséquence jamais plus d'une vingtaine de dents. Dans ce groupe, *Helicoprion* est une exception. Ses dents symphysaires ne tombaient pas, mais s'enroulaient plutôt sur elles-mêmes en une spirale qui, par conséquent s'agrandissait à mesure que les dents s'y ajoutaient. Cette spirale dentaire, retrouvée dans les couches géologiques du Carbonifère et du Permien, pouvait atteindre un diamètre de 30 centimètres et compter plus de 150 dents. Aux premiers temps, les paléontologues du XIXème les avaient confondues avec une sorte d'ammonite, mais l'analyse histologique avait permis de mettre en évidence la nature dentaire de cette spirale. Cette

dernière devait se placer entre les deux branches horizontales de la mandibule, au niveau donc de la symphyse, et venait probablement se loger dans un sillon à l'extrémité de la mâchoire supérieure lorsque la gueule de l'animal était fermée. Ce sillon devait présenter de part et d'autre, deux autres spirales de dents, plus petites et semblables à celle retrouvée à la mandibule [49,50,212].

Le rôle de cette « scie circulaire » reste encore très discuté. L'hypothèse la plus probable explique qu'*Helicoprion* utilisait peut-être sa « scie » symphysaire comme le poisson-scie ou l'espadon utilisent actuellement leur rostre : charger les bancs de poissons ou de mollusques pour en meurtrir le plus possible avant de les consommer.

Les dents postérieures d'*Helicoprion*, convenant à un régime durophage, étaient broyeuses, et étaient remplacées selon le schéma classique observé chez les néosélaciens [49,50,60].

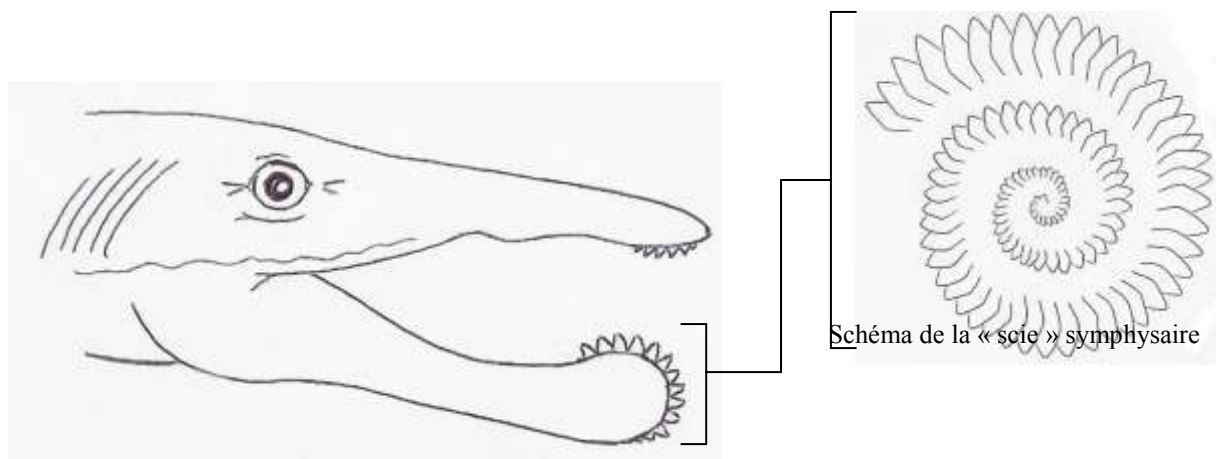


Fig 24- Reconstitution d'*Helicoprion* et de sa « scie » symphysaire, d'après Cuny (2002), Dixon (1990), Smith et Coates (2000).

1.2.2-Les anomalies dentaires

Parmi la multitude de dents présentes chez les requins, il est intéressant de noter la présence occasionnelle d'anomalies morphologiques. Certaines sont par exemple dédoublées, tortueuses, ou même trouées. Mais si certaines doivent être dues à des anomalies génétiques, touchant alors logiquement toute la série dentaire issue du germe « anormal », d'autres résultent d'un traumatisme sur ce dernier.



Fig 25- Malformation d'une dent de requin. (Collection privée de Mr J. Huin)

Dans ce cas, la production de dents est perturbée durant une période plus ou moins longue. Un traumatisme courant est la blessure infligée par l'aiguillon caudal de certaines espèces de raies, qui se plante dans le derme gingival du requin lorsque celui-ci l'ingurgite. Ces dents anormales ne sont pas si rares dans les couches du Carbonifère et du Permien, en Europe. En effet, les xénacanthes, qui vivaient à cette époque, étaient des requins munis de grandes épines dorsales et qui semblaient se nourrir volontiers d'autres xénacanthes [49].

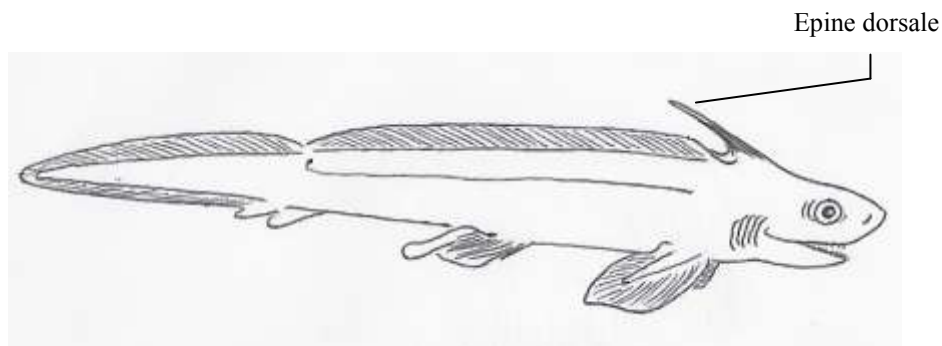


Fig 26- Reconstitution d'un xénacanthé d'après Cuny (2002), Dixon (1990) et Kardong (2000).

En conclusion, si la polyphyodontie chez les espèces actuelles de requins est relativement rapide et abouti ordinairement à la perte des dents usées, le processus semble donc avoir été généralement plus lent chez les espèces primitives [49,60]. De plus, il n'était pas rare de voir ces dernières préserver leurs dents usées au sein de leurs dentures. Celles-ci pouvaient donc s'accumuler sur le bord périphérique de la mâchoire, fusionner pour donner des plaques dentaires ou encore s'enrouler comme c'était le cas chez *Helicoprion*.

Cette préservation des dents remet en question la notion d'usure telle qu'elle a été définie dans la première partie. En effet, la polyphyodontie consiste normalement en un renouvellement continu des dents usées. Toutefois ici, les dents usées demeuraient présentes dans la denture, et pouvaient donc encore y remplir un rôle.

Par exemple, chez *Cladoselache*, bien qu'elles n'aient plus été disposées sur le bord fonctionnel de la mâchoire, leur position à sa périphérie ne les empêchaient probablement pas de servir encore à blesser leurs proies, et peut-être même à participer à leur contention.

Chez les Holocéphales durophages, les dents « usées » qui fusionnaient avec les autres dents de la série pour former des plaques dentaires, participaient par conséquent complètement à la fonction de nutrition. Plus encore, à mesure que l'animal se développait, ces plaques grandissaient, les rendant toujours plus efficaces. Les dents « usées » étaient donc toujours utiles au sein de la denture des Holocéphales, et même toujours davantage à mesure qu'elles fusionnaient ensemble.

Enfin, chez *Helicoprion*, les dents symphysaires usées s'enroulaient pour former la spirale qui leur était si caractéristique. Dès que ces dents quittaient le bord externe de la « scie » symphysaire, elles n'étaient donc plus directement fonctionnelles. Toutefois, elles participaient à la croissance du diamètre de la spirale dentaire qui, toujours plus grande, devenait peut-être alors encore plus efficace, si la théorie selon laquelle *Helicoprion* utilisait cette dernière pour blesser ses proies avant de les dévorer s'avérait correcte.

2-Les amphibiens

Dans la théorie classique de l'évolution, les amphibiens sont les premiers vertébrés à investir l'environnement terrestre. *Ichtyostega* en est actuellement le plus vieux représentant connu. Issus de l'évolution des poissons, les amphibiens disposent comme eux de nombreuses petites dents [60,103,119,186].

Phénomène beaucoup moins connu que chez les requins, les amphibiens sont également polyphyodontes. Si les gymnophones ou les aïstopodes, c'est-à-dire les amphibiens apodes comme *Phlegethontia* du Carbonifère supérieur, et les urodèles affichaient des petites dents coniques aux maxillaires supérieur et inférieur, la tendance est à leur disparition chez les anoures [37,60,119,186].

Pour les paléontologues, les amphibiens auraient évolué à partir de l'un des trois groupes de poissons que sont les poissons pulmonés, encore appelés dipneustes, les coelacanthes, ou [actinoptérygiens](#)² et les rhipidistiens disparus [37,60,90,119]. Néanmoins, si les amphibiens sont polyphyodontes, les dipneustes, comme nous l'avons précisé auparavant, est un des rares groupes de poissons à ne pas l'être [13]. Ceci va donc à l'encontre de leur possible ascendance sur *Ichtyostega* et tous les amphibiens. Mais ce n'est évidemment pas parce que les dipneustes actuels ne sont pas polyphyodontes que les représentants préhistoriques de ce groupe ne l'étaient pas. De plus, les données fossiles restent encore trop faibles pour donner une réponse définitive.

Le renouvellement des dents chez les amphibiens actuels, est un mécanisme *a priori* rigoureux et rythmique. Chez les urodèles, il se fait par vague d'avant en arrière, comme c'est le cas chez les reptiles [37,90,186]. D'autres espèces, au contraire, verraient leurs dents se renouveler selon une séquence inverse [18].

La dent est détruite à sa base, puis tombe, tandis que le bourgeon de la dent à venir s'allonge depuis sa base et glisse à la place laissée vacante par la dent fonctionnelle précédente. Il est fréquent d'observer des emplacements apparemment vides au sein des dentures qui correspondent en fait à la perte récente d'une dent [18,37,186].

Tout comme les requins, certaines espèces comme *Necturus maculosus* sont sensibles aux variations saisonnières, et voient leur renouvellement dentaire ralentir, et même parfois s'arrêter durant l'hiver et une partie du printemps et de l'été, avant de reprendre en automne [18].

Les amphibiens sont les vertébrés dont on a retrouvé le moins de fossiles. Les informations à leur sujet sont donc moins précises et par conséquent très controversées parmi les paléontologues [60]. C'est pourquoi, les données sur la polyphyodontie des amphibiens préhistoriques sont si rares, et reposent donc surtout sur l'histologie des espèces actuelles.

3-Les reptiles

Les reptiles ont été les premiers animaux exclusivement terrestres, même si certains d'entre eux sont ensuite retournés à l'eau. Comme pour les amphibiens et les poissons, les dents des reptiles servent à la contention et à la préhension des proies. Chez les ophidiens, comme les vipères, la contention est illustrée par deux longues dents recourbées, et de plus, est associée à la spécialisation venimeuse [5,60,119].

Les reptiles sont eux aussi polyphyodontes [230]. Chez ces derniers, à l'opposé des sélaciens, la dent de substitution se développe immédiatement en dessous de la dent à remplacer : le remplacement dentaire est donc ici vertical.

3.1-Les différents modes de remplacement dentaires chez les reptiles

Tout d'abord, à l'instar des poissons, la grande diversité de la classe des reptiles implique différents processus histologiques de remplacement dentaire. Trois modèles principaux ont été ainsi observés [90] :

- Chez les reptiles désignés comme pleurodontes, le remplacement de la denture est dit de type iguanidé. Ici, le bourgeon dentaire de remplacement se développe à la base et en dedans de la dent fonctionnelle. Il existe chez cette dernière une dépression de la paroi linguale dans laquelle vient se loger la dent de remplacement.

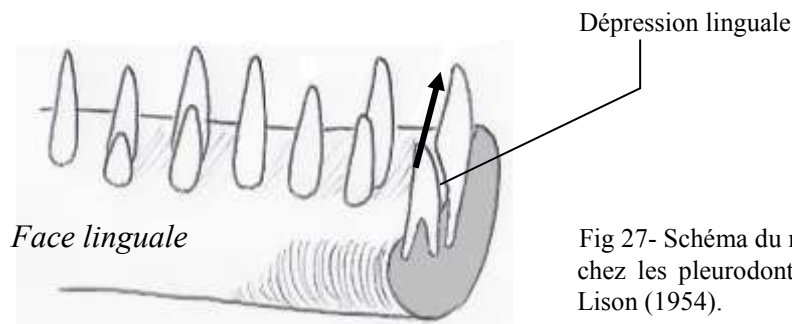
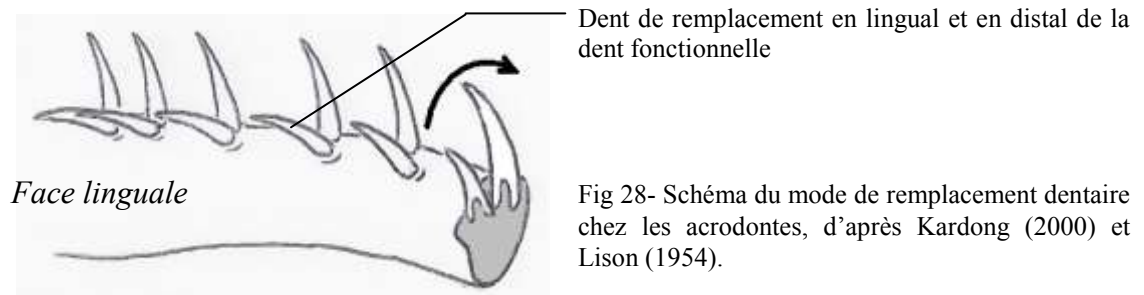
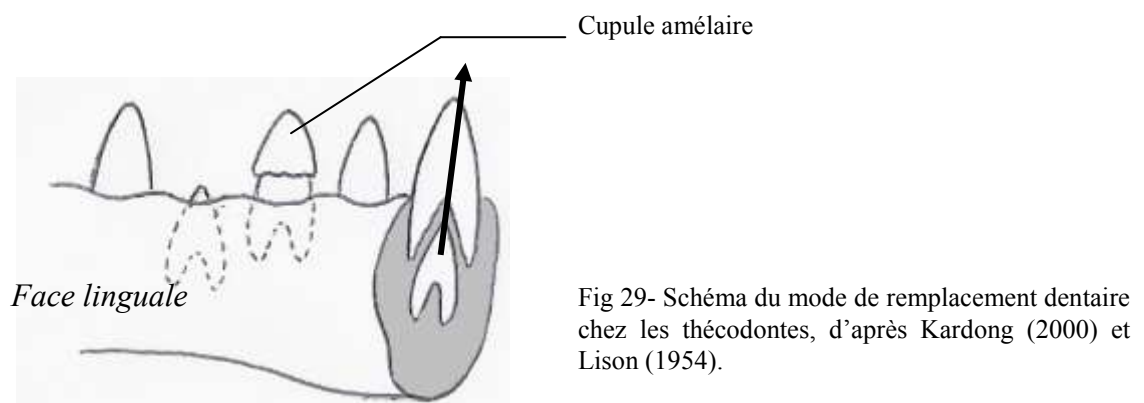


Fig 27- Schéma du mode de remplacement dentaire chez les pleurodontes, d'après Kardong (2000) et Lison (1954).

- Chez les reptiles acrodontes, le remplacement dentaire est de type varanidé. Chez ces derniers, le germe est en dedans et en distal de la dent fonctionnelle qui, cette fois, n'est pas résorbée. Quand elle est perdue, la dent qui lui succède vient s'arranger à sa place avant de poursuivre sa croissance.



- Enfin, le troisième type, dit crocodilien, est observé chez les reptiles thécodontes. Il est caractérisé par la croissance du bourgeon de remplacement à la base de la dent fonctionnelle et dans l'axe de celle-ci. Cette dernière se résorbe alors progressivement jusqu'à ce qu'il ne reste plus qu'une cupule amélaire, coiffant la future dent.



De plus, la succession des générations dentaires ne s'effectuerait pas selon un schéma linéaire. En effet, Bolk aurait observé une apparition alternée des dents chez les reptiles. Il en aurait ainsi déduit une théorie, reprise par Edmund, appelée « distiche », selon laquelle il existerait deux séries alternées de bourgeons sur la face labiale de la lame dentaire des sauriens [14,124]. Les premiers bourgeons, dits pariétaux ou exotiches, seraient disposés en quinconce avec les seconds bourgeons plus tardifs, arrangés à la base de la lame, et décrits comme terminaux ou endostiches

Le remplacement dentaire se ferait alors selon un double processus.

Selon Edmund (cité par Lison 1954) , les bourgeons dentaires d'une même génération se développeraient de façon successive, suivant un axe longitudinal antéropostérieur : les dents les plus anciennes seraient donc les plus mésiales.

En parallèle, lorsqu'un certain nombre de germes dentaires se seraient ainsi développés, la génération suivante de dents apparaîtrait alors en dessous, chacun de ses bourgeons en alternance avec ceux de la génération précédente.

Ce mécanisme est assez difficile à visualiser. La denture fonctionnelle des reptiles regrouperait par conséquent des dents de plusieurs générations, à la fois issues de la lignée pariétale ou endostiche et de la lignée terminale ou exostiche : les séries antérieures, plus anciennes, auraient donc subi plus de remplacements que les séries postérieures. Au sein de la denture, les dents postérieures seraient donc les plus anciennes, mais au sein d'une même série, elles seraient par contre les plus récentes.

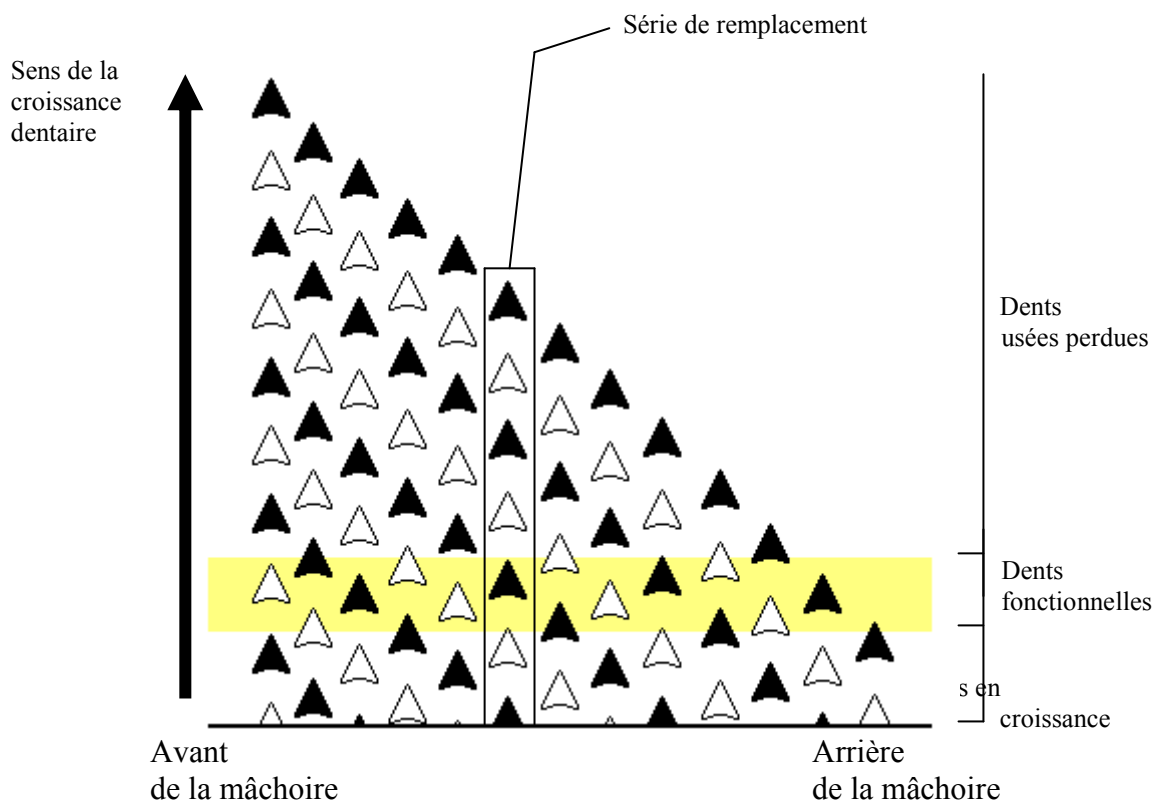


Fig 30- Schéma récapitulatif du mode de remplacement dentaire chez le reptile selon la théorie d'Edmund, d'après Kardong (2000), et Lison (1954).

▲ Dent d'origine pariétale ou endostiche △ Dent d'origine terminale ou exostiche

Cependant, Berkovitz (2000) réfute le schéma développé par Edmund. Selon lui, la vague de remplacement des dents chez le reptile s'effectuerait dans le sens inverse, c'est-à-dire de l'arrière vers l'avant de la mâchoire.

En fait, il semblerait que le sens des séquences de remplacement change selon les espèces. Plus étonnant encore, Berkovitz (2000) fait part d'un hypothétique changement de sens des vagues de renouvellement selon l'âge des individus.

3.2-Cas particulier des crochets venimeux [5,52,60,217]

Bien qu'ils soient hyperspécialisés, les crochets venimeux des ophidiens sont eux aussi régulièrement remplacés. En effet, il est fréquent que ces crochets s'incrustent dans la proie et cassent. Ils sont alors ingérés avec.

Dès 1861, le naturaliste Mitchell aurait observé deux paires de logettes au sein du maxillaire du serpent. Dans les logettes latérales se trouveraient les deux crochets fonctionnels, alors que les bourgeons des futures dents venimeuses se développeraient dans les deux logettes médiales. Dès que le crochet est usé, il tomberait et laisserait alors vacante la logette latérale dans laquelle se placerait ensuite la nouvelle dent fonctionnelle.

Tomes, en 1877, proposa une autre hypothèse. Selon lui, il existerait deux séries parallèles de germes de remplacement pour un seul crochet fonctionnel, qui se placerait alors successivement en position latérale puis en position médiale. L'observation du crâne des vipères met bien en évidence ces deux rangées de crochets qui évolueraient suivant un axe postéro-anérieur, ici aussi comme sur un « tapis roulant ». Cette théorie aurait été plusieurs fois confirmée, et apparaît donc actuellement comme la plus juste.

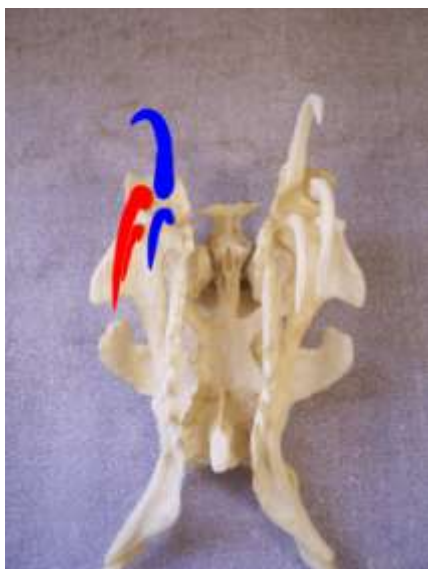


Fig 31- Vue inférieure du crâne d'une vipère du Gabon. En rouge et bleu sont illustrées les deux rangées de crochets successifs, décrites dans la théorie de Tomes. (Collection du Laboratoire de Géobiologie, Biochronologie et Paléontologie humaine de Poitiers).

Chez les reptiles mammaliens, là encore, les dents se renouvelleraient par vague et suivant la théorie de Bolk, comme c'est le cas chez les reptiles actuels.

Toutefois, les thérapsides qui sont les reptiles mammaliens les plus évolués, auraient quant à eux, abandonné ce mode de remplacement très rythmé. Ils n'auraient plus remplacé leurs dents qu'un nombre limité de fois au cours de leur vie. Par conséquent, leurs dents auraient demeuré de façon prolongée en bouche, impliquant le développement de facettes d'usures dentaires plus marquées, et progressivement l'apparition de formes dentaires plus complexes.

4-Les dinosaures

Comme il a été présenté plus haut, les dinosaures sont un cas intéressant en ce qui concerne les usures de leurs dents. En effet, bien qu'ils partagent la classe des reptiles, ils appartiennent aussi à un groupe qui a entièrement disparu. C'est pourquoi, il est impossible aujourd'hui d'étudier des animaux appartenant à cette famille et de faire des rapprochements entre espèces actuelles et espèces disparues. Bien qu'ils soient apparentés aux crocodiles et aux reptiles en général, ils avaient atteint une telle diversité au sein de la faune du Mésozoïque, qu'ils ont peu à peu développé des caractères uniques.

Ils présentent par exemple des dents plexodontes, comme les mammifères mais seraient aussi polyphyodontes, comme les non-mammifères [25,60]. Ils auraient donc eux aussi été soumis à un remplacement dentaire continu qui apparaissait comme principalement vertical [124]. Un remplacement alterné comme il l'a été observé chez les reptiles aurait été démontrée chez un lépidosaure du Jurassique inférieur *Gephyrosaurus*. Il a même été précisé que ce remplacement serait plus lent dans la partie médiane de la mâchoire, et plus encore en postérieur de celle-ci [25].

4.1-Les dinosaures herbivores

Toutefois, et c'est principalement visible chez les dinosaures herbivores, leurs dents étaient aussi enclines à une usure occlusale importante. Effectivement, de nombreuses facettes sont observables sur la surface des dents chez certaines espèces [25,60,219].

Les Cératopsiens, qui regroupent les dinosaures quadrupèdes à cornes et dont le plus célèbre représentant est *Triceratops*, possédaient une batterie de dents jugales dont la surface d'usure indique un fonctionnement en cisaillement. Les végétaux devaient donc être coupés en petits morceaux avant d'être ingurgités. Les gastrolithes, petits cailloux qu'ils avalaient comme beaucoup d'autres dinosaures brouteurs, participaient secondairement au broyage dans leur estomac [60,219,232].

Les Hadrosauridés possédaient un bec « de canard » édenté ainsi qu'un amas de plusieurs centaines de dents jugales losangiques très serrées et par conséquent très efficaces au broyage des végétaux. Elles pouvaient regrouper jusqu'à 2 000 dents imbriquées les unes à côté des autres, formant ainsi une râpe. Mais le plus exceptionnel, était que les bords externes de chacune de ces dents étaient recouvertes d'émail qui s'usait donc plus lentement que la dentine qui constituait le reste de l'organe. Sous l'effet de la mastication, les batteries dentaires devenaient peu à peu des surfaces extrêmement abrasives. Si les mammifères herbivores possédaient et possèdent encore des dents dont la surface abrasive est constitué par la seule face occlusale, c'est l'accumulation de multiples petites dents qui formait chez les dinosaures brouteurs la surface abrasive. Une dent isolée n'aurait pas du tout la même efficacité. Ces dinosaures [ornithopodes](#)⁶⁵ possédaient en plus des muscles masticateurs très puissants permettant en plus des directions de travail variées [25,25,60,219].

4.2-Les dinosaures carnivores

Il a été également observé des facettes d'usures sur les dents coniques des dinosaures carnivores, comme c'est le cas chez certains reptiles contemporains tel les crocodiles. Effectivement, certains théropodes de grande taille, comme *Tyrannosaurus rex*, avait une telle puissance de mâchoire qu'ils devaient très probablement briser les os de leurs proies lors de l'attaque. Certains paléontologues défendent même l'idée que ce grand dinosaure n'ait été en fait qu'un charognard exclusif [60,50]. Quoiqu'il en soit, la confrontation des dents avec les os provoquait forcément des fractures dentaires, mais aussi des pertes d'émail parfois importantes illustrées sur les dents fossiles par des facettes d'usure. Mais le plus étonnant, est qu'il existerait aussi des facettes d'usure provoquées par des phénomènes d'attrition, c'est-à-dire par la rencontre des dents entre elles, et ceci malgré leur encastrement en position gueule fermée propres aux animaux homodontes [25]. En effet, si les facettes d'abrasion sont

fréquemment retrouvées chez les varans, les crocodiles ou autres grands reptiles contemporains, les facettes d'attrition y sont au contraire absentes. Blaine suppose que les tyrannosauridés possédaient en fait une articulation temporo-mandibulaire ainsi qu'une musculature qui leur permettraient d'effectuer des mouvements masticatoires, sinon aussi complexes que chez les mammifères, au moins plus sophistiqués que la simple charnière propre aux non-mammifères [25].

Les dinosaures, et principalement les dinosaures herbivores, auraient donc développé une importante analogie avec les mammifères. Non seulement, on a pu observer chez bon nombre d'espèces brouteuses des dents plexodontes, comme c'est le cas chez *Heterodontosaurus* [33,36], mais il semblerait aussi que certains d'entre eux aient développé une articulation et une musculation propres à une mastication complexe [25]. De plus, les importantes facettes d'usure dentaire retrouvées chez beaucoup de dinosaures herbivores peuvent laisser penser à une analogie avec ce qui a pu être observé chez les reptiles mammaliens thérapside, c'est-à-dire une tendance vers un ralentissement du renouvellement ininterrompu de leurs dents. En effet, si les dents des dinosaures avaient un renouvellement très rapide comme c'est le cas chez de nombreux reptiles, les facettes seraient alors moins décelables.

5-Les oiseaux

La dernière classe majeure de vertébrés non-mammifères est celle des oiseaux. Ces derniers sont d'ailleurs au cœur d'une polémique qui oppose depuis quelques années les paléontologues. En effet, certains d'entre eux soutiennent la théorie selon laquelle les oiseaux descendraient de la lignée des dinosaures tandis que d'autres s'y opposent farouchement [60,119,219]. Toutefois, même si cette théorie reste encore âprement discutée, il est reconnu par toute la communauté scientifique l'existence passée d'oiseaux à dents. Le proverbe rapportant la forte improbabilité aux poules d'avoir un jour des dents trouve ici sa contrevérité.

Peu de fossiles enrichissent toutefois la sous-classe des Odonthornites. C'est le paléontologue Marsh qui a mis à jour en 1870 dans le Kansas, deux de ces oiseaux. Adaptés à l'environnement marin ou côtier de la fin du Crétacé, *Ichtyornis* et *Hesperornis* présentaient

tous deux des dents coniques, simples et pointues, qui leur servaient vraisemblablement à mieux retenir les poissons [60,166].

Peu de recherches semblent avoir été entreprises quant au possible renouvellement de ces dents. Mais il existerait une similitude importante dans leur forme et leur implantation avec celles des reptiles [60,166]. Peut-on par conséquent faire l'analogie avec le mode de remplacement continu des reptiles et imaginer qu'il en est de même chez les odonthornites ? Il est toutefois encore difficile aujourd'hui de répondre à cette question, en raison du manque de données à interpréter sur ces oiseaux dentés, ceci peut-être à cause de la rareté des fossiles.

6-La polyphyodontie et ses répercussions en paléontologie

La polyphyodontie est, comme on a pu le constater, un mécanisme extrêmement ancien et varié. Il se retrouve en effet chez la très forte majorité des espèces non-mammifères, soit la quasi-totalité des vertébrés actuels et disparus. Par conséquent, son analyse pourrait apporter des informations intéressantes sur des espèces très anciennes [94].

Pourtant, son intérêt en paléontologie reste beaucoup plus limité que l'étude des usures dentaires chez les mammifères. Il est vrai qu'il n'existe pas autant d'études traitant du remplacement des dents chez les vertébrés non-mammifères [18].

6.1-Les variations interespèces

L'étude histologique est bien plus riche en enseignements sur la polyphyodontie et ses mécanismes, avec les animaux actuels que sur les ossatures mortes et fossilisées. Il est donc difficile de tirer des conclusions à partir des fossiles seuls sans faire l'analogie avec les organismes actuels, et en émettant l'hypothèse que les mécanismes de renouvellement des dents n'ont pas ou peu évolué entre les différentes espèces d'une même famille d'animaux, au cours des millions d'années qui peuvent les séparer.

Les amphibiens sont un bon exemple de ces variations interespèces au sein d'une même famille. Effectivement, il a été mis en évidence que le mécanisme de polyphyodontie des batraciens actuels se faisait par vagues antéro-postérieure chez certains, et postéro-

antérieure chez d'autres. Plus encore, il a été observé que les dents fonctionnelles alternaient de façon régulière avec un emplacement vide correspondant à la perte récente de la dent précédente. Or, les espèces disparues de *Microsaures*, *Euryodus* et *Cardiocephalus*, n'auraient pas possédé cette alternance dent-alvéole vide mais au contraire un remplacement simultané de leurs organes dentaires.

Enfin, comme il l'a été développé, les reptiles ne semblent pas non plus déroger à la règle des variations inter espèces [18].

Il est donc évident que faire l'analogie avec des espèces actuelles afin d'expliquer et d'interpréter les espèces disparues est inévitable. Mais il est également indispensable de bien comprendre que cela reste un exercice très délicat, dont il est important de connaître non seulement les limites, mais aussi les dangers d'une extrapolation irréfléchie.

6.2-Le paléoenvironnement

Par exemple, au vu de l'influence du climat sur la rapidité du renouvellement dentaire des requins, il était intéressant d'extrapoler et pourquoi pas de tenter de préciser les températures ambiantes moyennes de l'époque [18]. Mais comme on a pu le constater, l'hypothèse d'un environnement mésozoïque plus frais, reposant sur l'observation du requin-nurse, s'oppose aux données obtenues par l'analyse du taux d'O¹⁸ des dents fossiles, qui indique au contraire un environnement à tendance tropicale [120].

L'influence de la physiologie de l'espèce animale influe en réalité probablement beaucoup plus sur le mode de remplacement des dents. Leur plus lent développement moyen chez les requins préhistoriques devait certainement être un caractère propre à leur espèce, plutôt que la conséquence du climat seul.

Toutefois, il reste très probable que le renouvellement dentaire devait, comme c'est le cas actuellement, être aussi dépendant des températures extérieures.

L'étude d'Huysseune (2000) a permis également de mettre en évidence l'influence du régime alimentaire sur le renouvellement des dents chez les non-vertébrés, et principalement chez les poissons osseux. Il est évidemment tentant de penser que cette influence n'est pas exclusive aux téléostéens, mais qu'elle touche également d'autres espèces de poissons, et pourquoi pas d'autres familles de non-vertébrés.

Toutefois, il est difficile encore d'extrapoler sur le régime alimentaire des animaux fossiles par la seule observation de la fréquence de leur renouvellement dentaire. En effet, non seulement, il n'est pas toujours aisé de déterminer la rapidité du remplacement des dents chez les animaux disparus, mais l'influence génétique propres aux différentes espèces demeure encore inconnue.

Il semble certain toutefois que le mécanisme de la polyphyodontie soit étroitement lié aux facteurs génétiques et aux facteurs environnementaux, comme le régime alimentaire et le climat ambiant entre autres.

6.3-La phylogénie des espèces

L'analyse phylogénétique des espèces à travers l'observation de leurs mécanismes de remplacement dentaire est néanmoins intéressante. Effectivement, la polyphyodontie se révèle un mécanisme aussi ancien que l'apparition des dents au sein de la mâchoire des poissons, et il semble s'être développé différents mécanismes au cours de l'évolution, à mesure que les groupes se sont différenciés au travers des niches écologiques. Compte tenu que la polyphyodontie a traversé les grandes périodes géologiques et touchent toutes les classes d'animaux ou presque, il est séduisant d'essayer de relier les différents taxons entre eux en utilisant les caractères communs existant au sein des différents mécanismes de renouvellement dentaire [94].

On observe par exemple une corrélation entre les amphibiens et les reptiles, chez qui les dents se succèdent par vagues de remplacement similaires. De plus, comme il l'a été dit précédemment, il est également tentant de relier, par l'implantation de leurs dents, et si on extrapole, leur renouvellement, les reptiles et les odontornithes. Mais il est vrai que les informations sur les dents des oiseaux restent pauvres car peu de fossiles d'odontornithes subsistent, et il est vraisemblable que les oiseaux aient rapidement perdu leurs dents pour ne conserver que le bec qu'on leur connaît aujourd'hui.

Les reptiles mammaliens thérapside sont un autre exemple. Leur mode de remplacement dentaire se rapprocherait de celui observé chez les reptiles, mais le ralentissement du mécanisme, en parallèle à l'apparition d'une morphologie plus complexe, tenterait à les rapprocher des mammifères.

Lison (1954), va même plus loin : une théorie basée sur l'analyse histologique et embryologique des germes dentaires défendrait l'hypothèse selon laquelle la diphodontie des mammifères découlerait directement de la polyphyodontie des reptiles. La diphodontie consiste en réalité en un remplacement unique de la denture. Chez les mammifères, il s'agirait alors de la denture lactéale remplacée par la seule denture définitive. Toutefois, il ne considère pas le remplacement de la denture lactéale comme le résultat d'une usure intégrale de ses organes, bien que l'on puisse facilement faire l'analogie avec un reliquat de polyphyodontie.

Les reptiles mammaliens, principalement les thérapside, auraient progressivement diminué leur nombre de générations dentaires pour n'aboutir qu'à deux générations successives. La première denture, donc lactéale, serait issue des bourgeons pariétaux ou exotiches et la seconde des bourgeons terminaux ou endostiches. Les dents, alors en situation prolongée dans la cavité buccale de ces animaux, se seraient vues soumises à d'autres formes de perte de substance, et par conséquent, d'autres mécanismes de compensation, qui seront développés en détail dans la sixième partie.

Pourtant, cette analyse phylogénétique n'est pas toujours évidente. La relation cladistique entre les différents groupes de téléostéens par exemple est très difficile à établir à travers la comparaison de leurs mécanismes de polyphyodontie. Les poissons à aires dentaires semblent détenir le mode de remplacement le plus primitif, tandis que d'autres paraissent plus évolués comme c'est le cas du baliste [13], mais la trop grande variété de genres et de mécanismes observés chez les téléostéens, tend à rendre difficile l'analyse approfondie de leur phylogénie, reposant sur la seule observation de leurs modes de renouvellement dentaire. De plus, les fossiles de poissons sont souvent peu exploitables pour ce qui est de leurs dents, sauf en ce qui concerne les requins, dont les dents fossilisées se retrouvent en nombre. En effet, sur ce point, les dents de requins préhistoriques font parti des restes fossiles les plus simples à retrouver en raison de leur multitude en bouche. Les Hybodontes, par exemple, possédaient plus de 500 dents, réparties en une quarantaine de familles. Toutes ces dents, soumises au mécanisme de polyphyodontie, se retrouvent donc en nombre aujourd'hui [49].

Ainsi, il semblerait que l'analyse phylogénétique, grâce à l'observation des mécanismes de polyphyodontie, entre les grandes classes que sont les poissons, les amphibiens, les reptiles, les mammifères et même les oiseaux soit plus évidente qu'entre les espèces au sein de ces mêmes classes. Pourtant, ces mécanismes sont riches et variés, et par conséquent, il ne semble pas incohérent d'y voir là un moyen supplémentaire d'approfondir nos connaissances en [taxonomie](#)⁸².

D-Les macro-usures dentaires chez les mammifères

Les mammifères sont oligophyodontes. Ils possèdent deux dentures successives, et ne peuvent donc plus remplacer indéfiniment leurs dents. De ce fait, ces dernières persistent de façon parfois très prolongée en bouche et sont par conséquent soumises à des usures qui marqueront définitivement l'organe [124].

Ces facettes d'usure sont une source d'informations incroyable sur le mode de vie de son défunt propriétaire [67].

L'étiologie de ces usures, ainsi que leurs conséquences sur l'organe dentaire, permettent par exemple de définir non seulement le régime alimentaire associé, mais aussi les habitudes fonctionnelles et parafunctionnelles pratiquées du vivant du porteur de ces dents [67]. Il est également possible d'analyser, parfois de façon très approfondie, l'évolution de la fonction masticatoire et occlusale [17,37,89].

Comme le démontre les différentes échelles utilisées, l'usure, principalement occlusale, peut atteindre des degrés extrêmement variés [127,147] Elle peut être à peine discernable ou bien entraîner l'abrasion de toute la hauteur coronaire de la dent [17,117,140]. Dans tous les cas, l'importance de cette usure est directement et logiquement corrélée à l'âge de l'individu [17,127]. C'est pourquoi, les usures dentaires seraient un marqueur intéressant dans l'estimation de l'âge du décès de l'animal, comme le cheval par exemple.

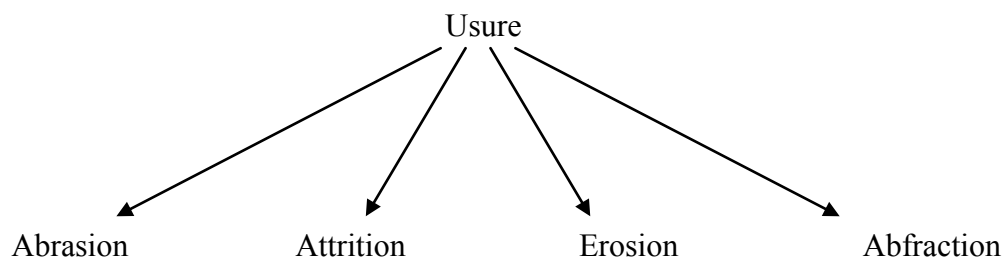


Fig 32 : Schéma récapitulatif des quatre formes d'usure existantes, pouvant interférer et coexister les unes avec les autres.

1-Etiologies des usures dentaires

1.1-Abrasion

1.1.1-Alimentation

La nutrition est une des grandes fonctions de la vie, comme c'est le cas de la respiration, la locomotion ou encore la reproduction. Mais c'est aussi une fonction qui implique forcément l'intervention d'éléments extérieurs. En effet, qu'elle soit d'origine végétale ou animale, l'alimentation entraînera des usures diverses sur l'organe dentaire [12,65,68,207]. L'histologie de la dent aura également d'importantes répercussions sur l'usure d'origine alimentaire [33,123].

L'influence de l'alimentation retentit toujours sur la morphologie des dents, et c'est logiquement la surface occlusale qui est principalement touchée. Ainsi, selon la nature et surtout la consistance des aliments, l'usure sera plus ou moins intense [52,207]. Comme cela sera développé dans la partie traitant des micro-usures, ce sont les végétaux et surtout les [phytolithes](#)⁷⁰ qui les composent, qui sont les éléments les plus abrasifs pour l'organe dentaire [45,57,53,87,95,117,207,249].

Les hominidés et les ongulés sont deux exemples très intéressants pour bien comprendre les effets de l'alimentation sur les usures dentaires.

Les ongulés sont un super-ordre qui regroupe une très grande quantité d'êtres vivants. Ils sont si nombreux que les zoologistes débattent encore sur l'appartenance ou non de nombreuses espèces à ce groupe. Ainsi, dans leur *Classification phylogénétique du vivant*, Lecointre et Le Guyader (2001) y classent par exemple, les cétacés ou les proboscidiens, comme les éléphants.

Mais classiquement, les ongulés sont décrits comme des mammifères terrestres, herbivores dominants, aptes à digérer la [cellulose](#)¹⁸ des végétaux, et qui occupent principalement les habitats ouverts comme la savane et les grandes plaines. On y retrouverait donc entre autres, les ruminants, les équidés ou même encore les suines [59,119,120].

Leur longue évolution, ainsi que leur régime herbivore fait d'eux, par conséquent, un sujet d'étude incontournable pour cette thèse.

1.1.1.1-Influence de l'environnement

Heim et Granat (2001) ont mis en évidence une configuration d'usure différente chez les hominidés selon leur régime alimentaire.

Ainsi, ils auraient remarqué qu'*Australopithecus africanus* présentait une usure dentaire dite « en gouttière ».

Cela signifie que la gouttière occlusale physiologique normale serait nettement approfondie sous les effets de la mastication. Cette usure serait, d'après eux, caractéristique du régime omnivore.

L'usure hélicoïdale correspondrait également à un régime identique [68,89].

Ce mode d'usure est caractérisé à la mandibule par une table occlusale biseautée vers le vestibule en mésial de la moitié occlusale de la deuxième molaire, puis en direction linguale en distale de celle-ci [17,32,68]. Ce type d'usure qui sera traitée de façon approfondie ultérieurement, a été retrouvé chez *Homo habilis* et quelques représentants d'*Australopithecus robustus*.

A l'opposé, l'usure en plateau des dents, c'est-à-dire une usure complètement plane des surfaces occlusales, serait propre au régime végétarien, donc très abrasif. Cette usure a été également observée chez *Australopithecus robustus*.

Il est étonnant de retrouver chez ce dernier deux types d'usures occlusales bien distinctes, chacune correspondant à un régime alimentaire différent. Il est donc tentant de penser qu'il existait peut-être plusieurs populations d'*Australopithecus robustus* qui ne possédaient pas le même régime. Certaines devaient en effet préférer une alimentation omnivore quand d'autres favorisaient le régime végétarien, certainement selon leur environnement proche et la disponibilité des ressources.

Inversement, on peut s'étonner aussi qu'un même régime alimentaire, ici omnivore, engendre deux anatomies d'usure différentes : « en gouttière » et hélicoïdale. Ce phénomène résulte peut-être du fait qu'une de ces deux anatomies serait une étape intermédiaire avant l'obtention de la deuxième. Quoiqu'il en soit, l'usure dite « en gouttière » ne semble être

décrite que dans très peu d'articles, comparée à l'usure plane, hélicoïdale ou même croisée et « *ad palatum* ». Est-ce parce que l'usure en gouttière est rare ? Et cette rareté, serait-elle due à la diversité individuelle, ou à une cause génétique ? Une chose est certaine, les données sur ce type d'usure semblent aujourd'hui trop sporadiques pour en tirer des conclusions pertinentes.

Le réchauffement du climat au cours du Miocène

L'environnement aurait donc d'importantes répercussions sur la nature des aliments à travers la disponibilité des ressources, et par là même, sur l'abrasion des dents. Le raffinement des aliments, tel qu'il sera décrit ultérieurement, ne serait donc pas le seul facteur responsable de la diminution des usures dentaires chez l'Homme [57].

L'évolution du milieu favoriserait une modification des régimes alimentaires chez les populations, et donc une variation de l'ampleur des usures dentaires.

Il est donc possible d'évaluer le paléoenvironnement grâce à l'analyse des facettes d'usures observées sur les dents fossiles, et parfois même, de connaître l'évolution de ce milieu. En effet, si la nature des abrasions changent au cours des siècles, il est possible, en déterminant le régime alimentaire correspondant, d'expliquer si le biotope devenait par exemple, plus ou moins boisé, ou s'il existait à proximité une montée ou une baisse des eaux [46,57,60].

Inversement, on peut donc également analyser l'évolution du régime alimentaire des espèces étudiées à travers les changements environnementaux qui ont marqué leur histoire [46,57,60].

La théorie du Rift, ou « East Side Story », développée par Coppens en 1983 met en avant, par exemple, une étape géologique et climatique essentielle dans l'évolution des hominidés et de leurs habitudes alimentaires.

Cette hypothèse repose sur la formation d'un rift qui aurait séparé l'Afrique du Nord au Sud entre -17 et -7 millions d'années. A l'est de ce rift, les pluies auraient cessé provoquant alors un assèchement du climat, et par conséquent la disparition des biotopes boisés au profit des plaines et des savanes. Selon Coppens, face à ce nouvel environnement, les grands primates humanoïdes s'adaptèrent aux grandes étendues et aux variations saisonnières. Ils se seraient ainsi progressivement mis debout afin de courir plus vite, et repérer les prédateurs et

les proies de plus loin. C'est l'époque probable de la séparation des lignées conduisant aux singes ou à l'Homme moderne : l'Hominisation [207].

Les dernières découvertes de Brunet remettent en question la théorie de Coppens quant au lieu géographique de cette dichotomie avec la découverte d'Abel (*Australopithecus bahrelghazali*) et de Toumaï (*Sahelanthropus tchadensis*) [34,35].

L'ouverture des forêts aurait entraîné chez les hominidés non seulement un nouveau mode de vie, mais aussi un nouveau régime alimentaire basé principalement sur la consommation de tubercules, de racines ou de graines, et non plus de fruits ou de bourgeons. D'une consistance plus dure, cette nourriture aurait été plus abrasive pour les surfaces dentaires et auraient entraîné alors des usures plus importantes [90,207].

De plus, ce nouveau régime alimentaire aurait nécessité chez les hominidés une nouvelle dentition adaptée. Celle-ci sera développée dans la partie traitant des conséquences physiologiques des usures.

A l'instar des hominidés, le régime alimentaire des ongulés aurait lui aussi évolué en parallèle aux modifications environnementales, et principalement climatiques. La famille des équidés, en Amérique du Nord, illustre bien ce phénomène [57,60,140].

Effectivement, le climat plus sec du Miocène aurait, comme dans l'est de l'Afrique, progressivement remplacé les forêts humides par de grandes plaines herbeuses et des savanes. Les espèces qui quittèrent les sous-bois pour occuper ces nouveaux espaces auraient alors vu leur taille croître et se seraient également adaptés à la course par la diminution progressive du nombre de leurs doigts [60,89].

Mais dans ce nouvel environnement, les ressources alimentaires disponibles auraient également changé. L'alimentation tendre des arbres et des arbustes auraient ici aussi, laissé place à une nourriture plus coriace constituée d'herbes et de graminées, responsables d'usures dentaires beaucoup plus importantes [57,60,89,140].

A mesure que les espèces d'équidés ont évolué et se sont succédées au sein de ce nouveau biotope, les facettes observées sur les surfaces dentaires étaient de plus en plus nombreuses et intenses. Face à ce régime extrêmement abrasif, les équidés auraient alors développé une morphologie, une histologie et une croissance dentaire parfaitement adaptée : l'hypsodontie [57,60,89].

1.1.1.2-Rumination

Beaucoup d'ongulés sont des ruminants, comme les bovidés, les girafidés, ou encore les cervidés [119].

La rumination est « un mode de digestion qui consiste à emmagasiner dans la panse l'herbe non mâchée, puis à la ramener sous forme de boulettes dans la bouche, où elle subit une trituration avant de redescendre dans le [feuillet](#)³⁶ et la [caillette](#)¹⁵ pour y subir la digestion gastrique » [119,121].

Faisant parti de l'ordre des ongulés, les ruminants ont un régime herbivore, et les usures dentaires observées sur leurs dents jugales sont par conséquent très importantes.

Pourtant, lors de la rumination, les aliments deviennent progressivement de consistance molle à mesure que l'animal mâche, et ne seraient donc plus aussi abrasifs pour les surfaces dentaires (Kardong 2000).

En effet, au cours de la rumination, les ruminants remâchent encore et encore leurs aliments, et ceci durant de très longues durées, pouvant atteindre parfois jusqu'à trois heures, comme c'est le cas chez le chevreuil.

L'intense usure observée chez ces animaux serait, en réalité, plus le fait de la rencontre prolongée des dents les unes contre les autres que de la seule nature abrasive de leur alimentation.

Ce phénomène se rapprocherait donc beaucoup de l'attrition, et non plus seulement de l'abrasion.

1.1.2-Mode de préparation des aliments

L'analyse des usures dentaires chez les hominidés a permis de proposer d'intéressantes hypothèses quant à l'évolution des habitudes alimentaires depuis leur apparition.

En effet, si l'on observe les dents des fossiles hominidés, ou bien celles des natifs de populations dites « primitives », de très grandes facettes dentinaires y sont très fréquemment observées [17,68,140].

La prédominance d'une alimentation végétale, coriace et fibreuse a fortement contribué à l'importante abrasion des surfaces dentaires, comme on a pu le constater chez *Australopithecus africanus* et certains spécimens d'*Australopithecus robustus* [89].

De plus, les aliments ramassés à même le sol, comme les tubercules ou les racines par exemple, peuvent présenter des particules de sable ou de terre. Selon Brunet, Picq (2004) et Maytié (1976) , ces éléments minéraux exogènes amplifiaient logiquement l'abrasion des surfaces dentaires, comme ce qui a pu être observé chez les individus du genre *Australopithecus* ou *Ouranopithecus*.

Même ultérieurement, quand les hominidés commencèrent à chasser au détriment de la cueillette, l'alimentation carnivore restait encore très coriace et très ferme. Évidemment, la viande non cuite ainsi que l'interposition involontaire des os lors de la mastication auraient favorisé l'abrasion des dents.

Les hominidés de l'époque ne savaient pas encore comment raffiner leur nourriture, c'est-à-dire la réduire en une pâte plus délicate et plus riche en valeurs nutritives, même après qu'*Homo erectus* parvienne à maîtriser le feu et à cuire ses aliments. C'est pourquoi, ils devaient mastiquer beaucoup plus longtemps, et avec plus de force qu'*Homo sapiens sapiens* actuellement [17,68,140].

De plus, la faible richesse nutritive de leur subsistance nécessitait, à l'époque, de manger en quantité plus importante qu'aujourd'hui, ce qui impliquait donc encore une mastication prolongée.

Plus tard, la préparation des aliments dans des écuelles en pierre, ou l'utilisation des premières meules en roche tendre, ont certainement concouru à enrichir la nourriture en nouvelles impuretés abrasives non digestives [52, 118].

Au cours du Néolithique, l'Homme est passé du statut de prédateur à celui de producteur. Bien qu'il ait commencé à raffiner sa nourriture, les abrasions demeuraient importantes.

Effectivement, les facettes d'usure restaient encore considérables jusque dans les populations médiévales. Il était encore très fréquent d'observer des usures atteignant le collet des dents, et ceci même parmi les jeunes individus, entre le VIII^e et le XVI^e siècle. La fréquence d'usure touchant seulement le sommet des cuspides augmenterait selon Gagnon-Poulot et Maytié de façon significative à partir du XVII^e. Ils voient là le début d'un raffinement de l'alimentation [17,68]. Aubry (2001) attribue ce phénomène à la consistance plus molle de l'alimentation médiévale, plutôt qu'à une modification des aliments eux-mêmes.

C'est quand débute l'ère de l'industrialisation que l'usure dentaire devient réellement minime [17,68].

1.1.3-Habitudes fonctionnelles et para fonctionnelles

L'utilisation des dents comme d'un outil, ou d'une « troisième main », est également une cause non négligeable d'abrasions dentaires dans les populations humaines [17,67,147].

Les incisives sont souvent et logiquement les premières dents atteintes. En effet, aujourd'hui encore, celles-ci servent fréquemment de « pince » pour maintenir un outil, et participent même parfois à « couper ». Les couturières sont un bon exemple : elle maintiennent souvent entre leurs dents les aiguilles, et il n'est pas rare qu'elles coupent l'extrémité du fil de couture avec.

Certaines coutumes contribuent aussi à la formation d'usures dentaires insolites [59,67]. Les « femmes-plateaux », en Afrique présentent ainsi des abrasions très particulières. Et aujourd'hui, dans les sociétés occidentales, le piercing lingual, ou labial, favorise lui aussi des usures singulières au niveau incisif.

L'utilisation du cure-dent, quant à lui, est un facteur qui pourrait être responsable des importantes usures inter-proximales d'origine non physiologique observées chez certains sujets [174].

Aujourd'hui enfin, le brossage horizontal traumatique pratiqué par les sujets stressés entraîne une dénudation gingivale vestibulaire du collet des dents, et la formation de myolyses, principalement du côté opposé à la main « forte » de l'individu.

Mais les habitudes parafunctionnelles ne sont pas exclusives aux hominidés.

En effet, les rongeurs par exemple, comme le castor préhistorique *Steneofiber* du Miocène inférieur, devait comme ses représentants actuels, couper et ronger le bois avec ses incisives, engendrant ainsi d'intenses usures [60,103,124,166].

Il n'est pas non plus improbable que *Metridiochoerus*, un phacochère géant du Pliocène inférieur, utilisait ses défenses pour se défendre, ou peut-être même, pour marquer son territoire en grattant les troncs d'arbre, comme le font actuellement les sangliers modernes. Une telle utilisation des défenses entraînait probablement la formation de facettes d'usures très caractéristiques [60,103].

Des égratignures sur l'ivoire des défenses recourbées du mammoth laineux *Mammuthus primigenius* indiquent que ce dernier les utilisait probablement pour déblayer la neige et la glace qui recouvrait la végétation basse, caractéristique de la toundra dans laquelle il vivait au cours du Pléistocène supérieur [60].

Deinotherium, un proboscidien qui a prospéré du Miocène au Pléistocène, utilisait certainement ses défenses d'une manière similaire. En effet, ces dernières, recourbées vers le bas, devaient servir à détacher l'écorce des arbres, ou à gratter le sol et à déterrer des tubercules [60]. Si on observe ces défenses, on peut constater que les facettes d'usure sont situées principalement sur le bord antérieur de la pointe. *Deinotherium* devait donc opérer des mouvements de tête de l'arrière vers l'avant lorsqu'il fouillait la terre à la recherche de nourriture.



Fig 33- Extrémité d'une défense de *Deinotherium cuvieri*., Miocène (Burdigalien), Thenay. (Collection privée de Mr J. Huin)

Facette d'usure
mésiale

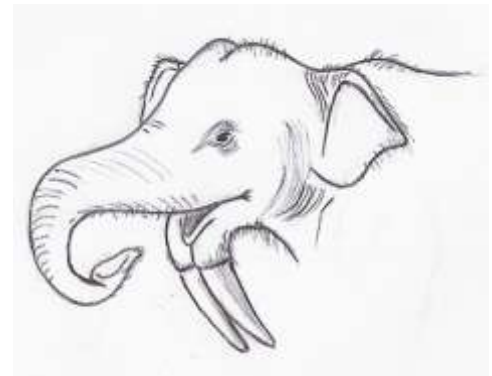


Fig 34- Reconstitution de *Deinotherium cuvieri*, d'après Dixon (1990), Frade (1955), Kardong (2000)

Un dernier exemple est l'affection nerveuse d'origine pathologique appelée « tic », retrouvée chez le cheval domestique. Ce trouble consiste en une habitude à avaler de l'air, et il est fréquent dans ces circonstances que le cheval s'appuie sur ses incisives sur un objet quelconque à sa portée. Ce phénomène, dit « à l'appui », serait alors responsable d'usures anormales [69].

Ces quelques exemples éclairent sur l'étendue des causes parafonctionnelles responsables d'usures abrasives dans les faunes actuelles et disparues. En effet, l'éthologie est une science très riche qui présente autant de facettes qu'il existe d'espèces dans le règne animal. C'est pourquoi, il est impossible de mettre en avant toutes les causes possibles d'abrasions dentaires fonctionnelles et parafonctionnelles. Mais là encore, on peut constater

l'importance et la nécessité de connaître un maximum de comportements différents adoptés par la faune actuelle pour tenter de comprendre la raison des abrasions dentaires d'origine non alimentaires retrouvées sur de nombreuses dents fossiles, et ainsi peut-être, de faire ressortir un hypothétique comportement éthologique de l'espèce fossile étudiée.

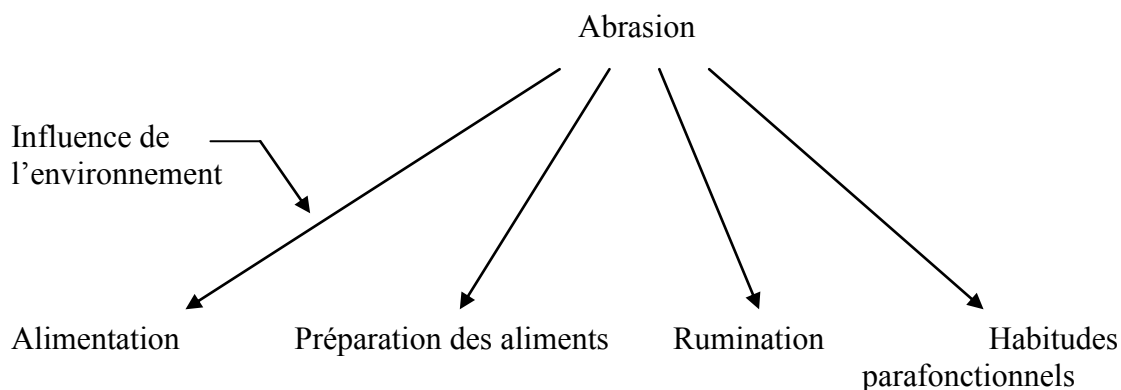


Fig 35: Schéma récapitulatif des étiologies de l'abrasion dentaire chez les mammifères.

1.2-Attrition

1.2.1-Occlusion : [26,48,52,159]

Le contact dento-dentaire est par définition, le facteur responsable des usures attritionnelles. Il est donc naturel que l'occlusion soit, sinon le plus important, l'un des premiers facteurs de l'attrition.

En effet, l'intercuspidation maximale physiologique des dents, lors de la déglutition ou de la mastication, aboutit inévitablement à une perte de substance plus ou moins importante après un certain laps de temps.

Cette période sera plus ou moins longue selon si l'occlusion est physiologique ou pathologique. En effet, une occlusion reconnue actuellement comme normale par les occlusodontistes, use naturellement l'ensemble des surfaces dentaires de manière équilibrée. Elle dépend directement du grand nombre de points de contact caractéristiques de l'occlusion d'intercuspidation maximale.

S'il existe, au contraire, un désordre dentaire, et donc occlusal, ce serait les dents sur lesquelles s'effectuent les contacts prématurés qui, logiquement, s'useraient plus vite.

Ainsi, ce sont les dents en relation cuspide-cuspide qui s'useraient le plus rapidement, à l'opposé des dents en relation cuspide-fosse. Effectivement, les premières présentent logiquement un seul point de contact où s'appuie toute la charge occlusale, tandis que les secondes dévoilent physiologiquement une occlusion en tripode, qui répartie les forces en trois points et non plus en un seul .

Il est donc évident que la perte prématurée des dents accélère aussi les phénomènes d'attrition.

Toutefois, selon la nature des dents manquantes, les mécanismes attritionnelles n'auraient pas le même impact. A nombre égal de dents absentes, l'intensité de l'attrition varierait selon le type d'édentation.

Ainsi, la perte des dents postérieures augmenterait de façon plus significative les mécanismes attritionnels que celle des dents encastrées. En effet, si le nombre de points de contact restant est le même, leur distribution dans l'espace ne sera pas identique en fonction de la perte de la première ou de la dernière molaire d'un quadrant dentaire. Or, plus les points d'occlusion sont éloignés les uns des autres, moins la répartition des forces appliquée sera iatrogène. Ainsi, ce n'est pas un hasard si les quatre pieds d'une chaise sont disposés aux quatre coins de l'assise, sinon la répartition des forces exercées par l'individu qui s'y assied ne serait pas équilibrée.

Il est toutefois intéressant de remarquer que les interférences occlusales tendent naturellement vers un retour progressif à la normale. En effet, il est fréquent d'observer chez ces sujets, des déviations de mouvements mandibulaires plus ou moins inadéquats, entraînant alors une usure propre, qui aboutira soit à un nouvel équilibre occlusal, soit à un trouble articulaire plus important, soit enfin, à aucun effet notable.

1.2.2-Alimentation

Bien que l'alimentation soit le premier facteur responsable des abrasions dentaires, la mastication favorise également un frottement entre les dents antagonistes, et surtout entre les dents adjacentes [17,118].

En effet, si l'occlusion est le premier facteur responsable de l'attrition des faces occlusales, la mastication serait la cause principale du frottement des dents contiguës entre elles, et par conséquent, des usures interproximales, et de l'altération des points de contact [17,117].

Seuls les ruminants useraient intensément leurs surfaces occlusales dentaires sous l'influence croisée de l'abrasion et de l'attrition [87, 127].

Selon Lassere (1996a), l'attrition interproximale serait liée à la fréquence élevée d'une mastication normale, à l'opposé de l'usure occlusale qui découlerait plutôt de l'intensité de cette mastication et de la nature abrasive des aliments consommés.

Pourtant, tout comme pour l'abrasion, le régime alimentaire influencerait également sur l'intensité de ces usures proximales. En effet, la consistance des aliments déterminerait l'ampleur des forces occlusales exercées. C'est pourquoi, les usures interproximales seraient plus importantes chez les populations disparues, en raison de leur alimentation moins raffinée, comme il l'a été développé précédemment.

Begg (1972) a pu aussi observer ce fait dans une population de kangourous élevés en captivité, chez qui on avait modifié l'alimentation. Ces derniers avaient alors présenté sur leurs dents, une variation de la vitesse de progression des usures interproximales.

Enfin, les animaux herbivores, dont le régime alimentaire est si coriace, présentent eux aussi une usure interproximale plus intense que la moyenne observée dans le règne animal [103,140].

Cette attrition interproximale serait en fait la conséquence de la micro-mobilité intra-alvéolaire de la dent au cours de la mastication.

D'après Lassere [1996a], il existerait au cours de la mastication deux forces simultanées:

- Une force postéro-antérieure, qui pousserait chaque dent contre la dent adjacente mésiale, et augmenterait ainsi avec elle, leur force de contact.

- Une force latérale, qui sous l'effet de la mastication et associée à l'élasticité du desmodonte, favoriserait des micro-mouvements de rotation de chaque dent autour de son axe, accentuant ainsi les frottements avec la dent adjacente, et donc les pertes de substances.

Lassere [1996b] confronte encore deux théories pour expliquer l'étiologie principale de l'attrition interproximale. D'après Gaspard, l'attrition interproximale serait principalement la conséquence de l'action percutante de la dent distale sur la dent mésiale, tandis que pour Kubein et Kruger, ce serait la différence d'oscillation entre chaque paire de dents adjacentes qui serait la cause première de ces usures. Selon eux, la fréquence d'oscillation augmenterait de distal en mésial. C'est pourquoi, chaque dent mésiale oscillerait beaucoup plus que la dent distale, expliquant alors, pourquoi les usures interproximales seraient plus importantes sur les faces mésiales que sur les faces distales.

Il est très probable en réalité, que les usures interproximales, consécutives aux effets de la mastication, soient le résultat des deux composantes décrites ci-dessus.

1.2.3-Qualité des tissus

La qualité histologique des tissus dentaires joue également un rôle prépondérant dans les phénomènes d'usure. En effet, lorsqu'elle est insuffisante, les contacts dento-dentaires accentuent de façon importante les pertes de substance.

La résistance de la dent est ainsi un facteur essentiel à l'intensité des usures dentaires. Selon Maytié (1976), elle dépendrait de l'application de l'émail à disjoindre ses prismes, de la flexuosité de ces derniers, et de la capacité variable de calcification des canalicules dentinaires. Ainsi, d'après lui, l'Homme moderne aurait, aujourd'hui, une moins bonne capacité à produire de la dentine secondaire que ses ancêtres.

L'intensité des usures, abrasives mais surtout attritionnelles, dépendrait non seulement de nombreuses pathologies, acquises ou non, mais aussi de la génétique individuelle au sein d'une même espèce [57,67,140].

Ces pathologies sont nombreuses : elles peuvent atteindre la dentine, par exemple dans le cas de la dentinogenèse imparfaite, mais elles touchent le plus souvent l'émail. Ainsi, l'affection hypoplasique correspondrait en une différenciation insuffisante des améloblastes, et serait à l'origine d'un émail fragile ou peu épais. Ces atteintes hypoplasiques peuvent être soit généralisées soit isolées.

Par exemple, l'hypoplasie dentaire de transmission génétique mendélienne, encore connue sous le nom d'amélogenèse imparfaite, est une affection qui atteint l'ensemble de l'émail dentaire.

Inversement, l'hypoplasie systémique est une atteinte amélaire non généralisée qui touche seulement les régions dentaires en cours de genèse au moment où survient le facteur responsable de l'hypoplasie. Dans ce cas, il est alors possible, grâce à l'analyse histologique des stries de Retzius, de dater précisément l'époque de la survenue du dommage : par exemple intra ou extra-utérin.

Chez le Chevreuil, il a ainsi pu être observé qu'une avitaminose favoriserait une altération de la qualité de l'émail, et accroîtrait par là même l'attrition des surfaces dentaires [29].

Le paludisme ou les carences alimentaires sont d'autres étiologies possibles d'une faiblesse tissulaire [33].

Néanmoins, la disposition génétique individuelle influencerait également sur la résistance des tissus dentaires. Maytié (1976) aurait mis en évidence le « caractère racial et écologique » de la dureté tissulaire des dents. A âge, alimentation et articulé dentaire semblables, on observerait donc des usures d'intensités inégales en raison de l'importance du facteur génétique variable selon les individus, et qui définit la qualité de la dent et du parodonte.

1.2.4-Bruxomanie

La bruxomanie est une affection qui peut être définie comme « un grincement et un serrement des arcades dentaires à des fins non fonctionnelles ». Principalement nocturne et de nature inconsciente, elle peut être également diurne, et résulterait d'une nature anxieuse très importante [4, 44,159,121].

La bruxomanie est évidemment une cause d'usure dentaire très intense.

Mise à part les usures abfractionnelles, apparemment retrouvées chez le bruxomane, l'anatomie générale des usures observées est telle qu'elle se rapproche macroscopiquement

beaucoup de celle retrouvée et étudiée sur les dents humaines fossiles dans la pratique de la paléontologie. Pourtant, leur nature et leurs mécanismes sont très différents. En effet, comme il l'a été développé précédemment, les usures dentaires observées chez nos ancêtres seraient de nature abrasives, et principalement alimentaires, tandis que la bruxomanie est responsable d'usure attritionnelle, d'origine psychologique et parafunctionnelle [159].

Celle-ci serait donc en réalité une affection moderne, principalement retrouvée dans les populations occidentales soumises à un stress intensif, caractéristique de la vie contemporaine.

Les deux facteurs principaux responsables du bruxisme sont la psychologie et l'occlusion de l'individu.

Les intenses pressions occlusales et la durée allongée des frottements ainsi exercés sur les dents, entraîneraient donc une attrition intensive de toutes les surfaces en jeu [44].

A long terme, l'attrition des secteurs incisivo-canins serait significativement plus importante que celle observée sur les secteurs postérieurs.

Les mécanismes du bruxisme pur compteraient deux composantes distinctes : le grincement et le serrement des dents.

Le grincement dentaire se produirait lors des positions excentrées droites et gauches de la mâchoire en position travaillante et non travaillante, tandis que le serrement se produirait à la fermeture en occlusion centrée, avec grincement, mais cette fois, sans mouvement significatif des maxillaires l'un contre l'autre [44].



Fig 36- Exemple d'un patient souffrant de bruxomanie en intercuspédie maximale, à gauche, et en latéralité gauche, à droite.

La bruxomanie est une étiologie moderne aux usures dentaires qui, par conséquent, n'est pas retrouvée sur les restes fossiles. Cette étiologie ne nous intéressera donc pas dans le cadre de la paléontologie.

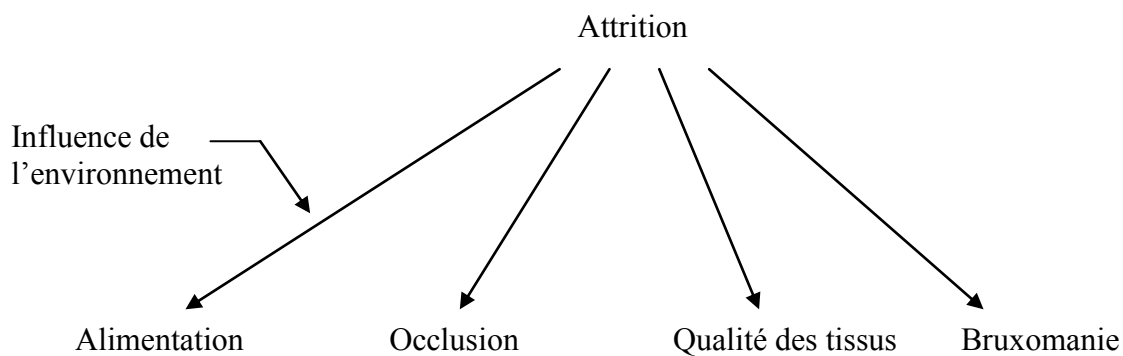


Fig 37 : Schéma récapitulatif des étiologies de l'attrition dentaire chez les mammifères.

1.3-Erosion

1.3.1-Alimentation

L'érosion est la dernière forme d'usure observée sur les surfaces dentaires, mais c'est surtout la seule qui n'est pas d'origine mécanique [117].

L'alimentation est une cause non négligeable d'érosion.

En effet, les acides sont retrouvés fréquemment dans les légumes et dans de nombreux fruits, comme le citron. La restauration rapide, qui propose aujourd'hui de nombreux sodas à l'acidité non négligeable, en serait aussi une cause importante [127].

En plus de la nature acide des aliments, le temps de contact plus ou moins prolongé avec les surfaces dentaires serait aussi un facteur important d'érosion.

Comme c'est le cas de la bruxomanie, les érosions d'origine alimentaires seraient également plus particulières aux populations humaines contemporaines qu'aux populations disparues, car elles vont de paire, soit avec la consommation intensive de sodas, soit avec les régimes sportifs et amaigrissants à base de végétaux et d'agrumes, très recherchés dans les sociétés modernes occidentales dans lesquelles les critères de beauté ont beaucoup évolué au cours des derniers siècles.

C'est pourquoi, il est peu probable de retrouver d'importantes usures érosives d'origine alimentaire sur les dents fossiles des hominidés.

1.3.2-Régurgitations

Les régurgitations correspondent en un « retour passif et sans effort du contenu stomacal dans la cavité buccale ». Elles peuvent être volontaires ou non.

Dans tous les cas, si elles sont fréquentes, l'acidité gastrique, au contact direct des surfaces dentaires, y entraîne inévitablement des lésions érosives [11].

1.3.2.1-Involontaires [11,12,198]

Les causes involontaires des régurgitations sont nombreuses, et correspondent principalement à des pathologies de natures diverses, mais elles peuvent aussi avoir pour origine des causes tout à fait physiologiques.

La grossesse, par exemple, en parallèle à des désordres hormonaux, entraîne de fréquents vomissements. De plus, l'augmentation de la pression intra-abdominale au cours de la gestation, influencerait encore sur ces retours gastriques.

Cette pression existe aussi en cas d'obésité importante. Mais ce genre de troubles était exceptionnel dans les populations humaines d'antan. Seuls quelques rares individus, comme les très riches personnalités de la noblesse romaine, pouvaient présenter une obésité suffisante pour provoquer des régurgitations involontaires.

Des érosions dentaires sont pareillement observées chez les patients souffrant de tous les types de pathologies touchants le tractus digestif supérieur, comme le reflux gastro-œsophagien ou les gastrites par exemple.

Les obstructions, suite à un repas très frugal, la diminution salivaire ou l'alcoolisme enfin, sont également des étiologies possibles aux régurgitations gastriques involontaires, et donc indirectement aux érosions dentaires.

1.3.2.2-Volontaires

Les causes de régurgitations volontaires sont moins nombreuses que celles responsables des reflux involontaires.

Les causes les plus connues découlent d'affections psychiatriques touchant à la nourriture, telles que l'anorexie ou la boulimie.

En effet, les patients qui présentent ces troubles, se font souvent vomir volontairement après les repas, afin d'éliminer le contenu de leur estomac.

Si l'anorexie, en parallèle aux critères de beauté actuels, est une pathologie récente, la boulimie était probablement pratiquée par les riches romains, au cours des orgies, afin de pouvoir continuer à manger des heures durant [214].

1.3.3-Rumination [24,198]

La rumination, comme il l'a été dit, est propre aux ongulés ruminants. Il s'agit d'un phénomène volontaire qui consiste à régurgiter l'alimentation déjà mâchée et en partie digérée dans les premiers estomacs de l'animal, afin de la remâcher encore et encore, et par là d'insister sur la dislocation des fibres végétales.

Toutefois, ce phénomène, qui consiste à refluer le contenu stomacal pour le remâcher, existerait aussi chez l'Homme. Il s'agirait ici, évidemment, d'une habitude para fonctionnelle, mais qui reste aujourd'hui encore peu connue. Elle serait le résultat d'un état psychologique anxieux et de la contraction associée du sphincter oesophagien supérieur, et des muscles abdominaux et gastriques.

Les érosions dentaires relevées chez ce type de patients seraient très caractéristiques. Elles toucheraient les faces palatines des incisives maxillaires, la face occlusale des molaires et des prémolaires mandibulaires, ainsi que les faces vestibulaires des canines et des prémolaires.

Pourtant, les ongulés ruminants, ne présenteraient pas de traces significatives d'érosion sur la surface de leurs dents jugales [85,103,182]. Comme elles étaient observées chez certains humains, il était tentant de penser pouvoir les retrouver aussi chez ces animaux, et donc de faciliter la différenciation entre les ruminants et les autres ongulés aux dents hypsodontes, avec la seule observation de leurs usures érosives.

Plusieurs hypothèses peuvent expliquer cette absence d'érosion, malgré la régurgitation quotidienne pratiquée par les ruminants.

L'usure abrasive et attritionnelle intense et quasi-permanente dont font l'objet les dents des ruminants pourraient effectivement en polir les surfaces, et donc en « effacer » les lacunes érosives en présence [85,124,140]. Seulement, cette hypothèse n'explique pas pour autant l'absence de lésions érosives sur les surfaces vestibulaires, linguales et palatines des dents pourtant non soumises aux usures de mastication.

L'autre hypothèse repose sur la nature probablement peu, ou pas acide, des régurgitations en vue de la rumination. Il est effectivement peu vraisemblable qu'un mécanisme aussi complexe que la rumination, dans un groupe aussi florissant que celui des ruminants, n'ait pas également évolué en vue d'une protection de leurs surfaces dentaires.

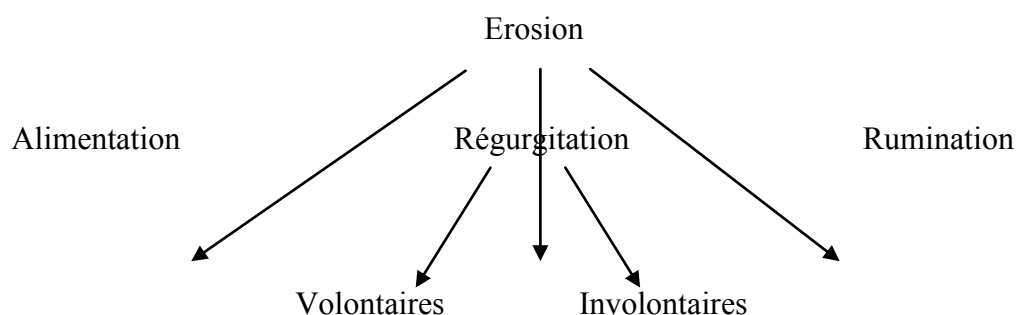


Fig 38 : Schéma récapitulatif des étiologies de l'érosion dentaire chez les mammifères.

1.4-Lésions post-mortem

La dernière étiologie principale des usures dentaires ne résulte pas de mécanismes naturels se manifestant du vivant de l'individu porteur des dents, mais plutôt de phénomènes survenant après sa mort.

Il est évidemment primordial de bien différencier ces « usures » afin d'éviter toutes interprétations erronées [38,67].

Ainsi, on pourra généralement observer dans le cas d'une lésion post-mortem, un trait de fracture suivant la jonction émail-dentine, à l'opposé des usures ante-mortem qui ne suivent pas cette démarcation [67].

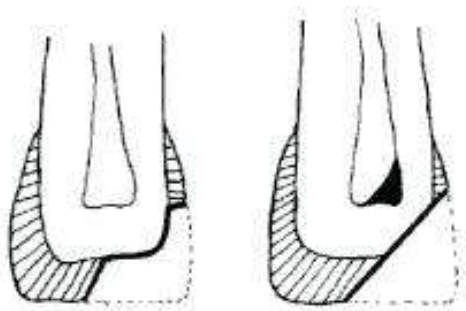


Fig 39- Fractures post mortem (à gauche) et ante mortem (à droite).

La « Théorie du singe tueur » développée à la fin des années 60 a proposé d'intéressantes hypothèses sur les causes de ces traumatismes. Elle stipulait que l'adaptation au régime omnivore des Australopithèques aurait nécessité l'apparition de nouvelles méthodes pour défendre ses proies face aux autres prédateurs. Ainsi, avant l'acquisition de la maîtrise du feu, ils auraient utilisé des bâtons, des fémurs, des cornes, mais aussi des mâchoires dentées. C'est la culture dite « ostéodontokératique ». Il est facile alors d'imaginer que lors de combats rudes, les dents qui se trouvaient sur ces mâchoires, aient été traumatisées [35].

Il est certain également qu'il ait existé des pratiques ou des rituels, post-mortem et ante-mortem, consistant à traumatiser ou scarifier les dents des défunts et des vivants [38].

2-Conséquences physiologiques et pathologiques des usures

2.1-Conséquences morphologiques

Les conséquences morphologiques des mécanismes d'usures sur l'organe dentaire s'observe donc dans deux axes différents: vertical et mésio-distal [13,118,127].

L'usure globale est non seulement, latéralement inégale entre la droite et la gauche, mais aussi entre l'arcade du haut et celle du bas. En effet, face à la fixité du maxillaire supérieur, la grande mobilité de la mandibule contribuerait, selon Maytié, à accentuer davantage les effets de la mastication aux dents supérieures. Aubry au contraire, aurait noté un gradient d'usure plus important à la mandibule qu'au maxillaire pour M2 et M3 dans les populations médiévales [6].

De plus, certaines dents au sein d'une même arcade, s'useraient également plus vite que les autres. Un gradient d'usure d'avant en arrière serait ainsi observé en raison de l'éruption progressive des molaires. M1 par exemple, qui correspond à la première d'entre elles, et dont l'éruption est la plus précoce des dents permanentes jugales, endurerait par conséquent l'usure la plus intense. Puis, viendraient M2 et M3 [6,17,34,42,93]. L'épaississement amélaire noté sur M3 chez certains individus comme *Australopithecus* et *Ouranopithecus*, contribuerait également à ce gradient [34,35].

Mais l'âge demeure logiquement le facteur principal de l'usure dentaire.



Fig 40- Usure croissante selon la chronologie d'éruption.

Secteur prémolo-molaire supérieur de *Gomphotherium angustidens*, Miocène (Burgidalien), Tavers.

P4 (quatrième prémolaire), M1, M2 (première et deuxième molaire).

(Collection privée de Mr J. Huin).

Enfin, on notera que l'usure dentaire est directement liée aux dimensions des dents. En effet, il semble que plus une dent est soumise aux usures, plus elle gagne en dimensions [11,90,140].

2.1.1-Usure occlusale

Les échelles décrites dans la partie traitant des techniques d'étude, illustrent bien la progression de l'usure sur les surfaces dentaires [17,42,118].

Généralement, l'usure occlusale creuse d'abord des cupules sur les sommets cuspidiens des secteurs prémolo-molaires et des canines qui, progressivement s'accroissent jusqu'à en aplanir complètement la surface. Cette dernière va dans un premier temps s'agrandir, avant de diminuer ensuite, si l'usure passe en dessous du niveau des points de contact, correspondant à la ligne de plus grand contour de la dent [17,118,140].

Au niveau des secteurs incisifs, l'usure débiterait dès la mise en fonction. D'abord oblique vers le bas et l'avant, leur bord tranchant deviendrait progressivement plan. Begg parle alors d'« usure tabulaire » [17]. Il est aussi parfois observé la formation progressive d'une gouttière mésio-distale sur le bord coupant qui s'élargirait par conséquent graduellement dans le sens vestibulo-lingual. Maytié (1976) décrit également la présence occasionnelle de bords incisifs convexes dans le sens sagittal, ou une usure en biseau de la face linguale. Selon lui, une telle usure indiquerait un bout à bout incisif ou une suroccclusion.

Selon Begg (1972), la mise en bout à bout incisif serait au contraire, la conséquence logique d'une importante usure dentaire. A mesure que progresse l'usure, les couronnes incisives mandibulaires verraient leur position se vestibuler et leur bord incisif devenir progressivement horizontal, s'alignant alors sur la même ligne d'attrition que les secteurs prémolo-molaires.

L'usure occlusale observée chez les hominidés du début du Quaternaire était si intense qu'il n'était pas exceptionnel qu'elle mette la pulpe à nue [6,17]. En effet, si aujourd'hui, l'ouverture des chambres pulpaires est plus le résultat des caries dentaires de grande étendue, il semblerait que l'usure en était le principal responsable chez nos ancêtres. Si l'abrasion pouvait entraîner jusqu'à la disparition complète de la couronne, comme on a pu l'observer dans les stades ultimes des différentes échelles, et mettre en occlusion les racines dentaires, il est évident que la mise à nu pulpaire était, dans ces conditions, inévitable [17,93].

Il est probable que les infections et les abcès qui s'en suivaient étaient alors, pour la plupart du temps, fatals à l'individu [6,17].

Les malocclusions dentaires chez l'Homme de Pierre, auraient même contribué à accentuer la vitesse d'exposition pulpaire, car elles modifiaient par conséquent l'anatomie classique de l'usure [17].

Par exemple, en présence d'une Classe II d'Angle, subdivision 2, les faces palatines des incisives supérieures et vestibulaires des incisives mandibulaires subissent une attrition beaucoup plus intense que chez les sujets porteurs d'une Classe I [17,133].

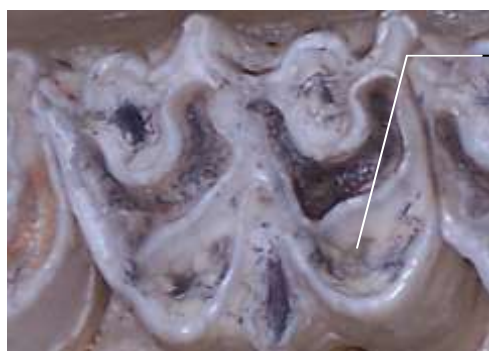
Au contraire, les individus pourvus d'une Classe III d'Angle présentaient d'importantes facettes d'usure sur les faces linguales des incisives mandibulaires et les faces vestibulaires des incisives maxillaires, et plus particulièrement au niveau des bord libres.

Begg (1972) fait également la remarque que seule une faible proportion d'individus au sein des populations d'Hominidés préhistoriques aurait présenté une malocclusion. On peut alors supposer que, plus sensibles aux infections dentaires, ces individus avaient une espérance de vie plus faible que les sujets porteurs d'une Classe I. Selon la théorie de Darwin, il était donc logique que ces derniers se reproduisent plus que les porteurs de malocclusion. Mais cette hypothèse ne repose que sur les désordres dentaires d'origine génétique et non fonctionnelle.

Chez les ongulés, les dents ne s'usent pas de manière similaire. En effet, chez de divers ruminants, les incisives et les canines maxillaires ont par exemple disparues, et ils utilisent alors un épais bourrelet muqueux pour arracher les végétaux avant de les mastiquer [60,103].

Les surfaces des dents jugales à l'état non abrasé présentent des anatomies aussi variées qu'il existe d'espèces dans ce super-ordre : les molaires découvrent soit de hautes cuspides, soit des mamelons comme chez les mastodontes, ou encore des crêtes comme c'est le cas chez les sélénodontes ou les [loxodontes](#)⁵². Lorsque ces crêtes sont nombreuses, on parle alors de lames [14,60,65,103].

Les faces vestibulaires et linguo-palatines des dents jugales chez les ruminants sont plissées, ce qui entraîne sous les effets de l'abrasion, l'apparition d'une surface triturante composée de quatre croissants dans le sens longitudinal. C'est pourquoi, on parle ici de « sélénodontes ». Ces deux séries de crêtes favoriseraient un effet de coupe élevé lors des mouvements de mastication latéraux propres aux animaux ruminants [14,124]. Ces quatre croissants correspondraient en fait aux quatre cuspidés primitives : protocône, métacône, hypocône et paracône ; schéma à partir duquel auraient probablement évolué les dents plus complexes des ongulés supérieurs [124].



Usures en « croissant »

Fig 41- Dent hypsodonte sélénodonte usée.
(Collection du Laboratoire de Géobiologie, Biochronologie
et Paléontologie humaine de Poitiers).

L'usure rapide de ces nombreuses saillies dentaires permet alors d'obtenir un schéma occlusal complexe et par-là, une face triturante efficace et opérante grâce aux différences de dureté des éléments constituant la dent [14,124].

2.2.2-Usure inter proximale

L'usure des incisives augmenterait de façon non négligeable après l'éruption de toutes les dents définitives, c'est-à-dire au moment de l'adolescence [17]. Ce fait est certainement le fait qu'une denture définitive est dépourvue de diastème, au contraire des dentures mixtes.

Comme il l'a été décrit en début de partie, l'usure interproximale est plus intense sur les faces mésiales des dents [117], c'est pourquoi, il y est observé des surfaces de contact concaves alors qu'elles sont plutôt convexes sur les faces distales ; ce qui permet alors un emboîtement mésio-distal possible des dents [17,117,120,140].

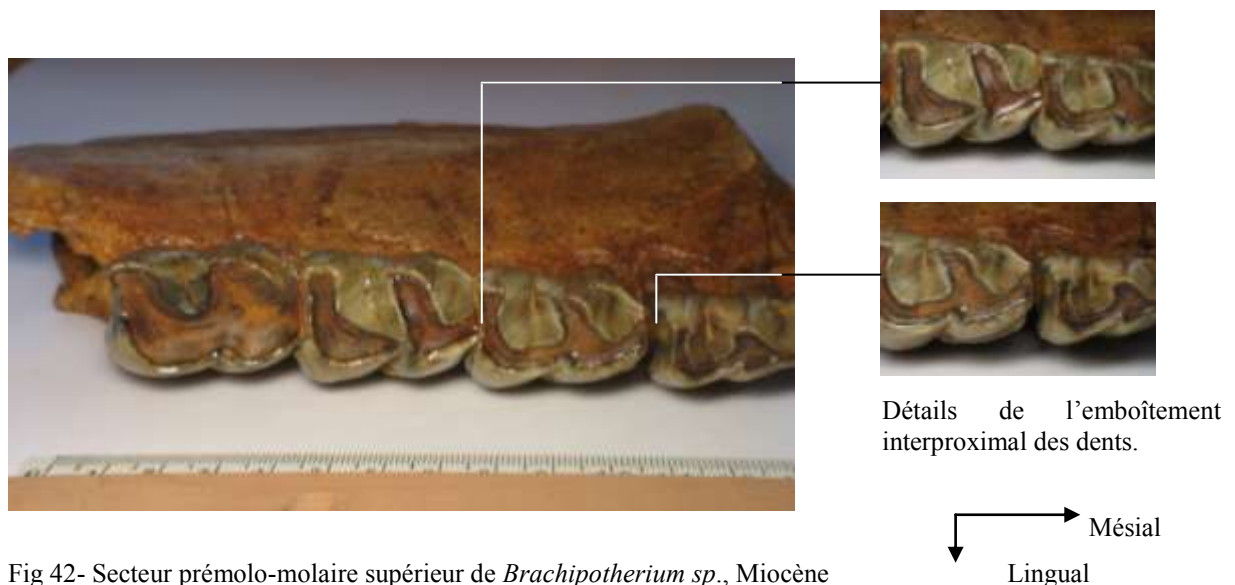


Fig 42- Secteur prémolo-molaire supérieur de *Brachipotherium* sp., Miocène (Burdigalien), Tavers. (Collection privée de Mr J. Huin).

Il est toutefois intéressant de remarquer que les usures occlusales et interproximales ne sont pas toujours corrélées. En effet, il est parfois observé des abrasions occlusales accentuées associées à des usures latérales au contraire modérées, et inversement [140].

2.1.3 Conséquence sur les dimensions dentaires

Comme il a été décrit dans la première partie, le diamètre des dents chez les hominidés aurait très nettement diminué au cours de ces derniers siècles. En effet, à mesure que l'Homme raffinait sa nourriture, cette dernière de consistance plus molle, ne nécessitait alors plus une mastication aussi longue et intense. Par là même, le besoin de molaires et de prémolaires plus larges pour une mastication plus puissante n'aurait plus été indispensable. C'est pourquoi, ces dents auraient progressivement vu leurs dimensions diminuer au cours des siècles en parallèle à l'évolution du régime alimentaire [17,89,93].

Cette hypothèse peut paraître simpliste, mais elle reste cependant intéressante car l'évolution est souvent le résultat de multiples facteurs anodins qui, par leur accumulation et leur synergie, peuvent entraîner des modifications phénotypiques plus ou moins notables [48,79].

Par conséquent, il n'est pas absurde de voir le raffinement de l'alimentation humaine comme un de ces facteurs.

Toutefois, comme nous le verrons dans la partie suivante, seule l'augmentation de l'épaisseur amélaire a été distinctement mis en évidence chez les hominidés, durant le Miocène moyen, suite à l'élévation de la nature abrasive des aliments, après la séparation du rift [57,207]. Au contraire, il n'a pas été formellement observé d'augmentation des dimensions dentaires à la même époque [17,93,118].

Cette constatation s'oppose donc à l'hypothèse selon laquelle il aurait été logique d'observer un accroissement des diamètres dentaires en parallèle à celui de l'épaisseur amélaire chez les populations d'hominidés confrontées à un régime plus abrasif.

Mais tous les caractères n'évoluent pas forcément ensemble, ou de façon significative, lorsque l'environnement se modifie. On peut donc supposer que seul l'émail ait répondu significativement au changement climatique provoqué par la séparation du rift, tandis que les mensurations dentaires n'auraient que peu, ou pas, évoluées. A l'opposé, la réduction des dents aurait été la conséquence principale au raffinement progressif de l'alimentation humaine au cours des siècles suivants, alors qu'aucune modification sensible de l'épaisseur de l'émail n'aurait cette fois, été observée.

2.2-Conséquences histologique

Chacun des trois tissus composant l'organe dentaire sont affectés de façon plus ou moins importante par les mécanismes d'usure.

Qu'il s'agisse de l'émail, de la dentine ou même du cément, ce sont souvent des signes d'hypertrophie tissulaire qui sont observés.

2.2.1- Epaississement de l'émail

Effectivement, lors des modifications climatiques qui ont marqué le cours du Miocène, il a été observé non seulement un accroissement de la robustesse des mâchoires chez les hominidés, dont l'alimentation était devenue plus coriace et abrasive suite à l'assèchement de leur environnement, mais aussi un épaississement de leur émail dentaire [17,60,90,207]. Cet épaississement pourrait donc être la réponse phénotypique à ce nouveau régime, car il

permettrait de ralentir les conséquences morphologiques et surtout pathologiques des usures dentaires, en induisant une augmentation de la résistance tissulaire. La mise à nu de la pulpe, responsable d'infections et de douleur, était ainsi retardée dans le temps, malgré la consommation d'aliments plus abrasifs.

Toutefois, cette hypertrophie de l'émail n'est pas exclusive à l'Homme. En effet, ce caractère existe aussi chez d'autres hominoïdes comme les orangs-outangs [207], mais également chez les ongulées, chez qui l'épaississement amélaire est un des critères principaux de l'hypsodontie [57,95,124].

Inversement, sur les défenses des éléphants africains, l'émail semble s'affiner de plus en plus depuis 5 millions d'années jusqu'à nos jours [14].

2.2.2- Dentine secondaire et tertiaire

La dentine secondaire est un tissu qui se dépose tout le long de la vie de l'individu, permettant ainsi d'augmenter l'épaisseur de la dentine [17,45,123].

La dentinogenèse tertiaire est un processus physiologique dont le but est d'éviter ou de retarder l'exposition pulpaire face aux traumatismes encaissés par la dent, en augmentant la distance qui sépare les surfaces dentaires de la pulpe par l'accumulation de tissu dentinaire en regard de l'agression [67,123]. En fait, selon Begg (1972) et Maytié (1976), ce mécanisme n'avait probablement chez les populations préhistoriques, que pour seul objectif de repousser la mise à nu pulpaire en réponse aux mécanismes d'usure seuls et non aux phénomènes carieux, dont la fréquence semblait au contraire très faible à l'époque. Cette dentine tertiaire présente aussi des qualités de résistance plus importante que les dentines secondaire et primaire [67].

Gagnon-Poulot et Mercier [2003] ont d'ailleurs observé chez l'Homme une diminution progressive de cette aptitude à faire beaucoup de dentine réactionnelle au cours de l'évolution.

Il semblerait également que le processus de dépôt dentinaire chez les personnes âgées soit plus lent que l'activité abrasive et attritive. C'est pourquoi, en relation avec la vieillesse de l'organe dentaire, l'exposition pulpaire et les conséquences pathologiques qui s'y rapportent étaient plus fréquent chez ces derniers que chez des sujets plus jeunes [17,118].



Fig 43 : dentine tertiaire formée au niveau des trois cornes pulpaire d'une molaire fortement abrasée démontrant la plus forte résistance de cette dentine aux mécanismes d'usure, ainsi que le moulage en plâtre. (illustration de Mr Fronty)

2.2.3- Hyper cémentose

L'usure dentaire et le stress occlusal intense qui l'accompagne, favoriserait une accumulation de ciment sur la surface radiculaire des dents : l'hypercémentose. La fonction de ce mécanisme serait d'améliorer l'ancrage de l'organe dentaire dans le parodonte face à ce stress occlusal extrême, et qui serait alors, en l'absence de ce phénomène, encline à une plus grande mobilité [67]. Comuzzie (1989), verrait même dans l'hypercémentose le moyen d'obtenir une plus grande surface de mastication, lorsque la racine rentre en occlusion suite à l'abrasion complète de la couronne dentaire. Pourtant, il est constaté que cette hypercémentose se concentre surtout à l'apex de la dent et non au niveau de son collet [65,123].

2.3- Phénomènes compensatoires

2.3.1- Phénomènes histologiques

Les phénomènes compensatoires d'origine histologique ont été décrits juste ci-dessus. On peut donc noter parmi ceux-ci, l'épaississement amélaire observé chez les hominidés et bon nombre d'ongulés, suite au réchauffement climatique du Miocène, mais également la dentinogenèse tertiaire.

Mais peut-on également considérer l'hypercémentose, à l'instar de l'épaississement amélaire et la dentinogenèse tertiaire, comme un phénomène compensateur à l'usure dentaire ? Peut-être n'est-elle en fait qu'un phénomène réactionnel sans fonction particulière, à moins que son apparition ait pour but d'améliorer en effet l'ancrage de la dent dans le parodonte [45,67]. Mais l'ankylose pourrait tout aussi avoir le même rôle. De plus, il existe de nombreuses dents mobiles en raison d'une surcharge occlusale qui ne fabriquent pas en contrepartie de ciment en quantité importante. Chazel (2001) a même observé au sein d'une population médiévale une prédominance de réaction apicale de nature osseuse plutôt que cémentaire en réponse aux stress occlusal chronique. Néanmoins, cela ne nous permet pas pour autant de considérer avec certitude l'hypercémentose comme un phénomène sans fondement compensatoire.

En effet, une théorie intéressante suppose que l'hypercémentose serait en fait à l'origine de l'égression physiologique des dents qui sera développée ci-dessous. Son rôle ne serait donc pas seulement d'augmenter la résistance de la dent face aux pressions occlusales, mais aussi de compenser la perte de substance dentaire en maintenant le plan d'occlusion à son niveau. [45]

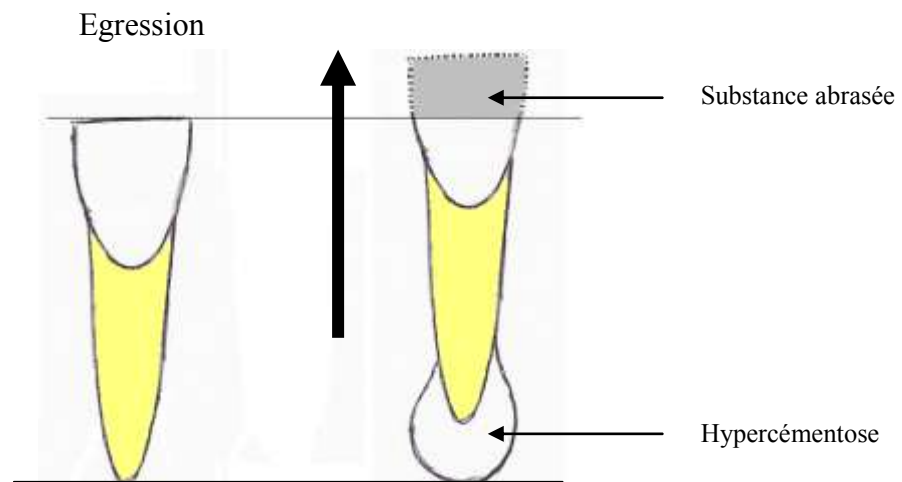


Fig 44- Théorie selon laquelle l'hypercémentose serait à l'origine de l'égression physiologique des dents et compenserait ainsi la perte de substance dentaire

2.3.2-Diminution de la dimension verticale et phénomènes compensateurs

Si l'ensemble des dents composant les arcades dentaires viennent à s'user jusqu'à perdre parfois la totalité de leur hauteur coronaire, il est cohérent d'imaginer qu'il existe chez ces sujets, une diminution importante de la dimension verticale.

En effet, cette dernière peut être décrite comme « la dimension de l'étage inférieur de la face, situé entre le point nasion et le menton lorsque les dents sont en occlusion ».

Cette définition est en réalité celle de la dimension verticale d'occlusion. A ne pas confondre avec la dimension verticale de repos qui consiste en la dimension de l'étage inférieur de la face quand la mandibule est au repos ; c'est-à-dire sans contact dento-dentaires.

Il est donc inévitable de constater une diminution de cette dimension verticale d'occlusion si la hauteur coronaire des dents est soumise à des mécanismes d'usures importants [17,90,93].

Pourtant, il a été mis en évidence une égression continue des dents après leur éruption qui auraient pour fonction de compenser ces phénomènes. Bien que beaucoup d'auteurs reconnaissent l'existence de ces mécanismes, leurs modalités restent encore vivement discutées.

Cet accroissement de la hauteur coronaire visible s'observe aisément chez les patients qui présentent des absences dentaires. Les dents antagonistes à celles-ci s'allongent de façon excessive dans la cavité buccale créant alors un décalage avec les dents adjacentes.

Toutefois, si ce mécanisme est facilement détectable dans de telles situations, il existerait également d'après plusieurs études relatées par Begg (1972), chez les sujets ne présentant aucune perte dentaire, mais cette fois d'une manière beaucoup plus infime.

Une hauteur coronaire qui augmente ou des limites sous-gingivales d'obturations qui deviennent visibles au cours du temps seraient autant d'indices qui mettraient en évidence ce mécanisme. Attention toutefois à ne pas confondre cette égression avec une parodontite qui aurait les mêmes conséquences.

Ce phénomène, héréditaire, serait par conséquent variable selon les individus [17,93], mais également selon l'environnement. En effet, comme il l'a été décrit, une dent sans antagoniste s'extrusera beaucoup plus rapidement en raison de l'absence de forces vectorielles occlusales contraires.

En parallèle à ces égressions, une apposition osseuse a été mise en évidence sur la base du ramus mandibulaire. Mais cette apposition d'os serait actuellement moindre que celle observée chez nos ancêtres. Hunt voit dans cette diminution d'apposition osseuse la conséquence d'un stress occlusal bien inférieur à celui qui était pratiqué chez les premiers hominidés (93).

Face à l'égression continue observée chez les hominidés, Lison (1954) a même évoqué une possible relation entre les dents de ces derniers, pourtant brachyodontes, avec les dents à croissance continue comme celles observées chez les rongeurs. Il est vrai que ce type de croissance est particulièrement efficace pour compenser l'abrasion de leurs incisives, mais les mécanismes histologiques mis en jeu sont bien différents [7,124,231].

Chez les [lagomorphes](#)⁴⁹ et les rongeurs, l'abrasion intense des dents à croissance continue préserverait ces animaux de problèmes qui sont actuellement bien connus des vétérinaires. En effet, une mauvaise alimentation, souvent de consistance trop molle, peut entraîner une usure insuffisante des dents chez ces animaux à l'état domestique [7].

Le déplacement physiologique en direction mésiale des dents, combiné à leur égression continue, seraient en fait les deux composantes responsables de la migration oblique des dents. Ces deux composantes compenseraient respectivement l'usure interproximale en maintenant des contacts dentaires et l'usure occlusale [17,248,251].

Mais la question principale qui se pose à nous est le rôle de cette égression continue, si elle existe bien, en parallèle au rôle des usures dentaires. En effet, est-ce l'usure qui compenserait cette égression continue des dents afin de protéger l'individu de troubles mécaniques liés à une augmentation exagérée de la dimension verticale, ou est-ce au contraire l'égression continue qui compenserait l'usure intense des dents dans le but de limiter cette fois les complications en rapport avec une diminution trop importante de la dimension verticale ?

2.3.3- Hypsodontie et autres mécanismes de croissances dentaires

Les croissances continue et prolongée des dents telles qu'elles ont été décrites dans la première partie, sont des mécanismes évidents de compensation face aux abrasions et autres usures dentaires.

La croissance continue retrouvée chez bon nombre d'animaux, et principalement les rongeurs, contrebalance l'usure dentaire très importante caractéristique de leur mode de vie [7,95,99,103,124,231].

La dent hypsodonte, caractéristique des ongulés, est associée à une croissance dentaire prolongée dans le temps. En effet, son développement est plus lent que celui observé chez la dent brachyodonte, et son éruption se poursuit donc sur plusieurs années. C'est pourquoi, les racines sont plus longues, et ne se referment que très tardivement à l'apex [57,60,95,99,119,124].

De plus, la hauteur importante de la dent hypsodonte, et la plus grande distance qui sépare la table occlusale du toit pulpaire serait une adaptation supplémentaire face à l'usure intense occasionnée par la mastication prolongée des aliments végétaux fibreux [57,60,119].

Ces propriétés remplissent un rôle similaire aux dents à croissance continue, c'est-à-dire celui de compenser efficacement la forte diminution de la hauteur coronaire due à l'importante abrasion alimentaire en augmentant la quantité de matière dentaire entre la table occlusale et le plafond de la chambre pulpaire.



face occlusale.



- Face apicale
(apex larges).

Fig 45- Dent hypsodonte d'un cheval moderne (*Equus*).
(Collection privée de Mr J. Huin).

Il est d'ailleurs intéressant d'observer la corrélation qui existe entre le développement de l'hypsodontie chez le cheval et l'alimentation de plus en plus riches en éléments abrasifs acquise au cours des siècles [57,60,119].

Ainsi, comme il l'a été succinctement présenté dans la partie traitant de l'influence de l'environnement sur l'alimentation, beaucoup de scientifiques, comme Dixon (1990), de Bonis (2004), Kardong (2000) ou Lecointre (2001), voient dans le réchauffement climatique du Miocène, et l'ouverture des forêts qui en a découlé, le début de l'adaptation des chevaux à l'hypsodontie.

En effet, face à ces nouvelles contraintes, la réponse adaptative des chevaux aurait consisté en une table occlusale de plus en plus triturante, ainsi qu'en un prolongement de la croissance de leurs dents jugales : l'hypsodontie [57,60,124].

Meshippus aurait été un des tous premiers occupants de ces nouveaux paysages ouverts. Il possédait des prémolaires qui commençaient à ressembler à des molaires, augmentant ainsi leur surface triturante de mastication, mais qui présentaient encore des couronnes dentaires basses. Tout comme *Parahippus*, il ne devait s'aventurer dans ces nouveaux espaces qu'occasionnellement. *Parahippus* serait, quant à lui, le premier équidé connu à posséder des molaires dont la surface triturante ressemblait à une meule.

C'est *Merychippus* qui aurait été le premier cheval à occuper les grandes plaines, et à se nourrir exclusivement d'herbes et de graminées. Toujours plus grand, il vit donc ses dents s'adapter à ce nouveau régime alimentaire plus abrasif. C'est pourquoi *Merychippus* acquit non seulement les lourdes mâchoires retrouvées actuellement chez *Equus*, le cheval moderne, mais aussi et surtout une croissance dentaire plus longue que chez les équidés antérieurs, supposant alors une couronne plus haute, propre à l'hypsodontie.

Les équidés qui suivirent conservèrent eux aussi les dents hypsodontes acquises par *Merychippus*, et poursuivirent en plus leur adaptation à la course, en diminuant le nombre de leurs doigts jusqu'à aboutir à l'orteil unique d'*Equus* [60].

Dans l'Ancien Monde, les bovidés empruntèrent certainement au cours du Miocène, un chemin évolutif analogue à celui décrit ci-dessus chez le cheval, avant de se diversifier et se répandre à travers les continents en parallèle à la tectonique des plaques [57,60,119].

2.4- Influence sur la carie dentaire

Selon beaucoup d'auteurs comme Aubry (2001), Begg (1972), Chazel (2001), Hartney (1981) ou Maytié (1976), l'usure dentaire aurait toutefois un effet favorable contre la pathologie carieuse.

En effet, ils remarquent une diminution nette de l'incidence de la carie dentaire chez les populations d'hominidés préhistoriques et les populations modernes chez qui l'usure occlusale est marquée. D'après eux, en raison de l'attrition dentaire importante auxquelles étaient soumises leurs dents, ces dernières voyaient leurs régions anatomiques rétentes disparaître progressivement au profit d'une surface plane beaucoup plus propice à un nettoyage efficace et spontané. La fosse et les sillons occlusaux disparaîtraient donc sous les effets de l'abrasion et de l'attrition occlusale, ainsi que les espaces interproximaux sous l'action de l'usure interproximale [17,117].

C'est pourquoi, beaucoup de ces auteurs ne considèrent l'attrition comme un phénomène pathologique que dans ses formes extrêmes [17,45,88,140].

Effectivement, il semblerait que si l'abrasion dentaire diminue la fréquence d'apparition de la carie dentaire, l'usure extrême de l'organe au contraire, provoquait aussi une ouverture des chambres pulpaires, responsables secondairement cette fois d'infections, parfois même graves [3,17,45,88]. En effet, bien que l'abcès péri-apical qui se développait à l'extrémité de la racine dentaire ne devait probablement pas entraîner de douleur, en raison d'une chambre pulpaire restée ouverte, les ostéomyélites, selon Alt (2001), étaient relativement fréquentes dans les populations d'hominidés, avec des conséquences parfois mortelles en raison du manque de soin à l'époque.

De plus, comme il a été détaillé précédemment, la nourriture grossière de l'Homme de pierre, était moins encline à s'interposer dans les sillons dentaires que la nourriture toujours plus molle, plus raffinée, et par conséquent plus cariogène, de nos populations actuelles [6,17].

Il est vrai que la carie est également rare dans le reste du règne animal. Seuls quelques chiens domestiques présentent des lésions carieuses, mais celles-ci sont souvent le résultat d'une alimentation révisée par l'Homme et par conséquent, souvent non adaptée.

Pourtant, si Chazel [2001] admet qu'il existe une augmentation de la carie dentaire depuis le moyen-âge, il remarque qu'elle n'était pas absente pour autant, principalement dans les populations pauvres. Il est d'ailleurs intéressant de noter qu'il s'agissait pourtant d'une population ne bénéficiant pas d'un régime aussi raffiné que celui des populations riches. Il est donc certain que l'hygiène chez ces derniers ait eu ici un rôle prépondérant dans la survenue de la pathologie carieuse.

La carie apparaît par conséquent comme une pathologie récente, et sa fréquence d'apparition semble inversement proportionnelle à celle de l'usure.

Cette observation est intéressante car elle démontre bien l'évolution des pathologies depuis l'apparition de l'homme, selon son environnement et surtout son mode de vie.

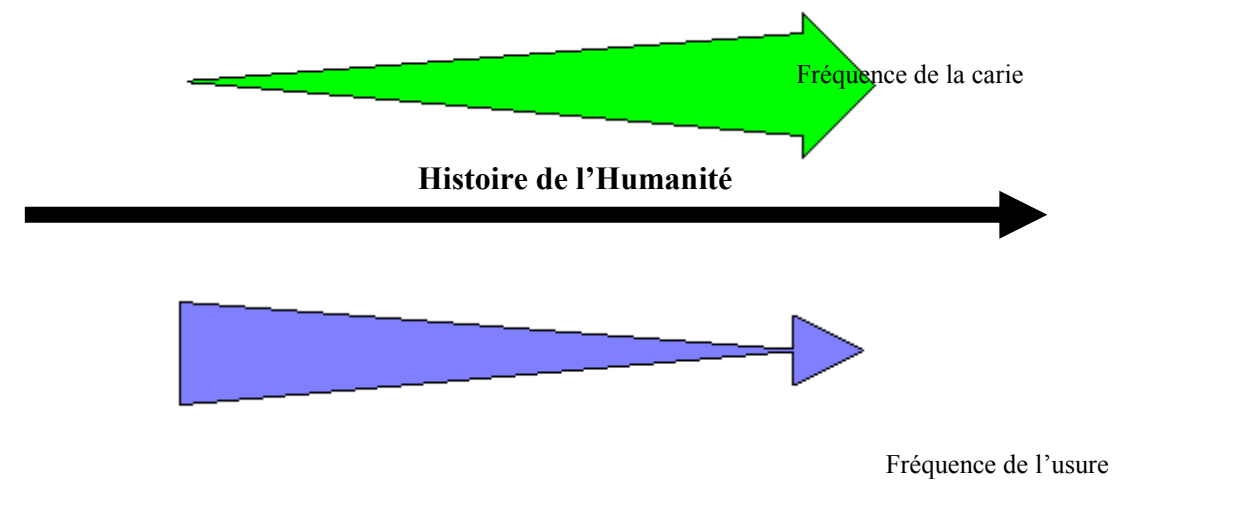


Fig 46- Schéma de la fréquence d'apparition du phénomène pathologique carieux et de l'usure physiologique depuis l'apparition de l'Homme à nos jours.

2.5- Influence sur les parodontopathies

En parallèle aux caries dentaires, Begg (1972) développe également l'hypothèse comme quoi les aliments fermes consommés par les Hominidés préhistoriques exerceraient une friction sur le parodonte, ce qui limiterait chez ces derniers l'apparition d'affections parodontales. Pour étayer sa théorie, il souligne la faible fréquence de parodontopathies observée sur les restes fossiles d'hominidés exhumés. Seuls quelques rares cas d'affections parodontales auraient été observés chez l'aborigène âgé [17,117].

Compte-tenu qu'une occlusion non attritionnelle entraînerait l'augmentation de la hauteur coronaire visible en raison de leur égression continue, la distance qui sépare la surface occlusale où se passe la mastication du bol alimentaire et le niveau d'attache gingival augmenterait constamment. Donc, à mesure que le sujet moderne prendrait de l'âge, ses tissus subiraient de moins en moins de frictions de la part des aliments. De ce fait, le tissu gingival non stimulé régulièrement, deviendrait alors plus fragile.

Une alimentation grossière et très abrasive, comme était celle des premiers hominidés, permettrait au contraire de conserver une hauteur coronaire propice à une kératinisation et donc à un meilleur raffermissement du tissu gingival, grâce au massage des gencives aux cours de la mastication.

L'usure des couronnes dentaires permettrait de conserver un faible espace interproximal, moins propice aux troubles parodontaux. Il jugeait que l'égression continue des dents, couplée à l'absence d'attrition interproximale, entraîne une augmentation du volume des espaces interproximaux, facilitant alors les bourrages alimentaires, responsable des affections parodontales [17].

Par conséquent, Begg (1972) considérait que l'usure des dents permettait d'amoindrir les zones de rétention dentaire, limitant ainsi non seulement les caries dentaires, mais aussi les maladies parodontales.

Pourtant, il aurait été reconnu l'existence de maladies parodontales chez certaines populations d'Australopithèques. Plus encore, Aubry a relevé la présence de parodontopathies généralisées parfois même avancées dans une population de moniales cisterciennes entre le XII^{ème} et XIV^{ème} siècle [6], ce qui remet en cause évidemment la théorie de Begg.

2.6- Influence sur l'encombrement dentaire

Plusieurs chercheurs considèrent également que l'abrasion et l'attrition dentaire préserveraient des phénomènes d'encombrement dentaire [17,93,140]. Hunt (1961), entre autres, affirme que l'usure, et principalement l'attrition interproximale des premières dents qui effectuent leur éruption, participerait à l'obtention d'une évolution plus correcte des dents suivantes, car il en résulterait une diminution de l'espace nécessaire sur l'arcade dentaire.

Maytié (1976) considère également chez l'adulte, que la diminution des longueurs d'arcade suite aux mécanismes d'attrition interproximale permettrait logiquement de limiter les phénomènes d'encombrement. Là encore, s'il y a moins de substance dentaire, il y a obligatoirement un gain de place sur l'arcade pour une meilleure disposition des dents.

Néanmoins, Begg (1972) fait remarquer que si l'attrition dentaire réduisait l'encombrement dentaire, elle ne permettait pas pour autant de le faire entièrement disparaître.

2.7- Diminution des longueurs d'arcade

En parallèle aux effets sur la dimension verticale, les usures dentaires sont également responsables de conséquences dans le sens sagittal. En effet, l'attrition interproximale entraîne logiquement une perte de substance dans ce sens. De plus, comme les dents demeurent jointes les unes aux autres sous l'effet de la migration mésiale, le résultat en est logiquement une diminution de la longueur totale des arcades. C'est d'ailleurs par l'observation du raccourcissement des longueurs mésio-distales des dents que sont mises en évidence les usures interproximales [17,93,118,140].

Un usage prononcé des dents comme c'était le cas chez nos ancêtres entraînait donc une réduction intense des arcades dentaires qui pouvait ainsi atteindre jusqu'au diamètre mésio-distal d'une molaire [251].

Néanmoins, l'attrition interproximale n'est pas seule responsable de cette diminution. Effectivement, l'usure occlusale joue également un rôle prépondérant dans ce phénomène lorsque celle-ci dépasse la ligne de plus grand contour des dents, autrement dit le niveau des points de contact. Passé ce palier, on observe logiquement une importante accélération du raccourcissement des arcades dentaires [17].

2.8- Remodelage de l'ATM

Il est intéressant de remarquer que l'usure des dents n'affecte pas uniquement les organes dentaires, mais également l'ensemble de l'appareil manducateur. En effet, les mécanismes d'usures étant en perpétuelle progression, le plan d'occlusion ainsi que tout ce qui se rapporte à l'appareil masticatoire est également en constante évolution.

L'articulation temporo-mandibulaire n'échappe pas à la règle. Cette articulation remarquable qui fait la jonction entre la mandibule et la base du crâne est constituée de trois éléments principaux entourés d'une capsule fibreuse, dite articulaire :

- Le condyle, ou tête, mandibulaire, situé au sommet du processus condylien, et rattaché au reste de la mandibule par le col du condyle.
- Une cavité, appelée fosse glénoïde ou mandibulaire qui se situe sur la fosse inférieure de l'os temporal.
- Et enfin, un disque articulaire, ou encore ménisque, qui s'interpose entre les deux surfaces décrites ci-dessus. Il s'y insèrent de nombreux muscles responsables de la mobilité mandibulaire : le masseter, le buccinateur, les chefs inférieurs et supérieurs du ptérygoïdien latéral et le temporal. De plus, à la différence du condyle et de la fosse glénoïde qui sont des surfaces osseuses, le ménisque articulaire est lui, de nature cartilagineuse, ce qui lui confère justement des propriétés d'adaptation et de remodelage beaucoup plus importants.

En effet, il aurait été établi que la structure cartilagineuse, et même osseuse dans une moindre mesure, de l'articulation temporo-mandibulaire soit directement corrélée au plan d'occlusion, lui-même dépendant des mécanismes d'usures dentaires [250].

Ainsi, chez l'Homme de Pierre serait observée une cavité glénoïde peu profonde, ainsi qu'un condyle relativement plat au cours du développement de la denture temporaire.

Au contraire, l'Homme moderne présenterait un condyle plus petit, plus arrondi et placé dans une cavité glénoïde plus profonde. C'est pourquoi, chez ce dernier il existerait moins de mouvements articulaires possibles de la part de l'articulation temporo-mandibulaire que chez l'Homme de Pierre [17].

La diminution des usures dentaires observées chez les populations modernes serait en partie corrélée à ce phénomène. L'obtention d'une surface occlusale plane sous l'effet combiné de l'attrition et de l'abrasion favoriserait une mobilité mandibulaire plus accrue que

chez les sujets modernes, chez qui la conservation prolongée des cuspidés favoriserait au contraire un calage de l'os mandibulaire, et par-là même une diminution de ses possibilités de mouvements [17].

L'intensité des usures dentaires influencerait donc sur les mouvements mandibulaires, et par conséquent sur l'anatomie de l'articulation temporo-mandibulaire.

En réalité, il semblerait que l'influence soit double. En effet, si l'articulation temporo-mandibulaire, de par la forme de son condyle et de sa fosse temporale, est dépendante de l'anatomie des usures dentaires et du plan d'occlusion, l'inverse serait également vrai : l'anatomie de l'articulation temporo-mandibulaire influencerait également sur les mécanismes d'usures.

Ainsi, il a été observé chez les ongulés, des condyles plus aplatis, ou plus allongés transversalement, mais jamais dans le sens sagittal. Cette anatomie particulière de leur articulation temporo-mandibulaire serait à l'origine des mouvements transversaux amples typiques des ruminants [14, 120].

C'est pourquoi, les ongulés ruminants présenteraient des faces occlusales relativement biseautées, en réponse à la mastication transversale propre à la rumination.

A l'opposé, les carnivores présentent un condyle qui n'autorise pas les mouvements de latéralité.

Ainsi, on peut constater le lien étroit qui unit la morphologie de l'articulation temporo-mandibulaire, la morphologie dentaire et le régime alimentaire.

2.9-Conséquences sur les maxillaires

Selon Hunt (1961), les sutures supérieures de la face des enfants se développeraient exagérément et la suture palatine médiane trop faiblement lorsque l'activité masticatoire serait trop peu intense. C'est pourquoi, les enfants aborigènes, à la mastication plus active, verraient leurs sutures supérieures de la face moins contribuer au développement de la face que chez les jeunes caucasiens actuels. Par contre, la suture palatine semblerait plus active, expliquant pourquoi ces jeunes aborigènes présenteraient un arc dentaire supérieur plus larges. Hunt précise que ces caractères seraient retrouvés également dans les populations du Pléistocène tardif.

Dixon et coll 1990) remarquent chez les hypsodontes, et principalement chez les équidés, un épaississement et une nette augmentation de la hauteur de la branche horizontale de la mandibule en parallèle au développement de l'hypsodontie. *Merychippus*, au cours du Miocène moyen à supérieur, était le premier brouteur exclusif. Il est un des tous premiers équidés à présenter des dents jugales longues avec des couronnes hautes et des mâchoires par conséquent plus épaisses. Les branches montantes seraient également plus larges dans le sens longitudinal et plus hautes [46,60,119]. Mais ces deux derniers traits phénotypiques seraient surtout visibles chez les bovidés. Plus tard, *Hipparion*, *Hippidon* et aujourd'hui *Equus*, ont conservé ces caractères [60,119].

Il est enfin intéressant de noter que des jeunes bovins nourris artificiellement au biberon n'auraient pas un développement normal de leur mandibule. L'absence de mastication chez ces jeunes ruminants entraînerait une rétrognathie alors inadéquate au broutage.

3- Les macro-usures dentaires et la fonction masticatrice

Comme on a pu le constater au cours de cet exposé, les usures dentaires chez les animaux, dépendent principalement de trois facteurs : la morphologie des dents, leur histologie et la fonction masticatrice.

En effet, il est aisé de deviner que selon les différentes mécaniques de mastication, l'anatomie des usures ne sera pas la même en raison de l'anatomie des guidages dento-dentaires.

Or, comme nous l'avons vu dans la première partie, seuls les mammifères présentent une fonction masticatrice élargie aux trois sens de l'espace. Les mouvements possibles de la mâchoire des non-mammifères se limitent au sens vertical d'ouverture et de fermeture. C'est pourquoi, seules les dents des mammifères seront réellement influencées par la fonction masticatrice [60,99,103,119,166].

Les multituberculés, des mammifères primitifs herbivores dont la dentition se rapprochait de celle des rongeurs actuels, pouvaient déplacer leurs mâchoires uniquement selon un sens vertical, comme c'est le cas des non-mammifères [50].

Les mammifères triconodontes auraient été parmi les premiers animaux à posséder une mastication complexe. Ainsi, en plus des mouvements verticaux d'ouverture et de fermeture, leurs mâchoires bougeaient latéralement et permettaient de ce fait aux dents de découper la nourriture successivement d'un côté puis de l'autre [14,124].

3.1- Le cycle de mastication [25,52,60,99,117,124]

La mastication fait partie des mouvements fonctionnels fondamentaux avec l'incision et la déglutition. Mais cette dernière est la seule à ne pas être responsable d'usures importantes.

La mastication est un ensemble de mouvements complexes de la mandibule dans deux sens de l'espace : transversal et sagittal.

Dans le sens transversal, il existe deux mouvements principaux contraires : la médioclusion et la latéroclusion.

Le premier consiste en une position mandibulaire excentrée par rapport à l'axe sagittal médian qui revient vers l'intérieur avec contacts dento-dentaires.

Le mouvement centrifuge contraire est déterminé par latéroclusion.

Dans le sens sagittal, on retrouve principalement des mouvements propres à l'incision.

La proclution décrit un déplacement de la mandibule d'une position d'intercuspidie maximale vers l'avant.

Le mouvement inverse est appelé rétroclution.

La mastication peut se décomposer en deux étapes principales : l'entrée et la sortie de cycle.

Les mouvements s'effectuent d'arrière en avant, et de dehors en dedans.

Lors de l'entrée de cycle, du côté mastiquant, les pointes cuspidiennes vestibulaires des dents mandibulaires et palatines des dents maxillaires vont rentrer en contact

respectivement avec la face palatine des cuspides vestibulaires des dents maxillaires et la face vestibulaire des cuspides linguales des dents mandibulaires.

Suivant les mouvements antéropostérieurs et latéraux de la mandibule au cours de la mastication, les pointes cuspidiennes vont glisser le long des crêtes vestibulaires antagonistes jusqu'à la position d'intercuspédie maximale : les cuspides palatines maxillaires et vestibulaires mandibulaires sont alors en plein milieu de la fosse occlusale, et les deux versants, vestibulaire de la cuspide palatine des dents maxillaires et lingual de la cuspide vestibulaire des dents mandibulaires sont en contact l'une de l'autre.

Au cours de la sortie de cycle, ces deux versants vont glisser l'un contre l'autre, toujours selon une direction centripète. C'est au cours de la sortie de cycle que le broyage des aliments est le plus intense.

Lorsque les pointes cuspidiennes palatines maxillaires et vestibulaires mandibulaires sont en bout à bout, les dents vont alors s'éloigner, avant de se replacer, par un mouvement cette fois centrifuge, dans la position initiale d'entrée de cycle.

Et ainsi de suite...

Les contacts dento-dentaires lors de l'entrée de cycle sont donc de deux natures différentes.

Sur les cuspides vestibulaires des dents maxillaires et les cuspides linguales des dents mandibulaires, on a un contact glissant sur les parties les plus saillantes de ces cuspides : c'est ce qu'on appelle des crêtes d'entrée de cycle.

Au contraire, les contacts ponctuels au sommet des cuspides qui vont glisser sur les crêtes d'entrée de cycle des dents antagonistes sont désignés par les appuis d'entrée de cycle.

Lors de la sortie de cycle, c'est-à-dire le moment qui va de la position d'intercuspédie maximale jusqu'à la fin des contacts dento-dentaires, il y a frottement le long des tables de sortie de cycle. On appelle ces contacts les tables d'écrasement.

Ce schéma a été décrit à partir des observations faites sur la mastication pratiquée par les hominidés, mais le principe reste les mêmes chez les autres mammifères. Seules quelques différences sont observées.

Par exemple, les tables d'écrasement sont très importantes chez les animaux herbivores chez qui le broyage du bol alimentaires est essentiel.

A l'inverse, elles sont beaucoup plus restreintes chez les carnivores qui déchirent leur nourriture plutôt que de la broyer.

L'usure au niveau des appuis d'entrée est logiquement ponctuelle et ciblée. Au contraire, les usures observées en regard des crêtes d'entrée de cycle et des tables d'écrasement, sont beaucoup plus étendues.

3.2- Macro-usure dentaire et analyse du mouvement masticatoire

Il est donc facile de constater que l'anatomie des usures macroscopiques, et aussi microscopiques, sont étroitement liées au cycle de mastication, auxquels s'y rajoutent évidemment tous les mouvements parafunctionnels développés dans les parties précédentes.

Ainsi, il est aisé pour le paléo-odontologue d'étudier les mouvements mandibulaires et par-là de déterminer le cycle de mastication d'un sujet, par l'examen de ses usures dentaires, et surtout par leur orientation. Selon l'anatomie des dents, le paléontologue pourra également préciser le rôle de chaque cuspide et de chacun de leurs versants mis en jeu au cours de la mastication [17,79,178].

Ce sont bien sûr les usures étendues, correspondant aux tables d'écrasement et aux entrées de cycle qui nous donneront surtout des informations quant à l'orientation des mouvements mandibulaires. Chez l'Homme, ces usures suivent donc principalement les tracés antéro-postérieurs et centripètes, décrits dans la partie traitant du cycle de mastication.

Mais il ne faut pas oublier l'influence que toutes formes d'usures dentaires présentent sur le fonctionnement de l'appareil manducateur. Compte tenu de leurs conséquences sur l'anatomie de l'articulation temporo-mandibulaire, qui ont été exposées précédemment, il est logique d'en constater également les effets sur le cycle de mastication. En effet, le plan d'occlusion, en éternelle transformation, voit tout ce qui s'y rapportent : cycle de mastication et articulation temporo-mandibulaire entre autre, également en constante évolution.

Ainsi, on a pu constater que la largeur du cycle de mastication dépendait directement du cycle intra-occlusal réalisé par les versants occlusaux. Assurément, si l'angle de la fosse occlusale d'une dent venait à s'élargir sous les effets de l'abrasion, il y aurait alors augmentation du débattement au cours de la mastication et donc un élargissement du cycle masticatoire.

Chez les ruminants, comme les chevreuils, les dents jugales maxillaires sont carrées et les dents mandibulaires sont allongées dans le sens sagittal. Ces dernières sont débordées de chaque côté par les dents maxillaires créant alors un calage dentaire très important. Les mouvements en propulsion sont donc difficiles, favorisant alors surtout les mouvements latéraux, caractéristiques de la rumination. Les surfaces de mastication sont décrites par un plan incliné de chaque côté, formé par les cuspidés vestibulaires débordantes des dents maxillaires : c'est ce qu'on appelle un plan d'occlusion « *ad palatum* ». Les aliments sont donc pressés puis broyés au cours de la mastication [46,166].

3.3-Métamorphie occlusale : les différents plans d'occlusion

L'abrasion occlusale modifie donc l'anatomie des surfaces dentaires. Toutefois, cette modification ne s'effectue pas toujours selon le même modèle. En effet, bien que la mastication soit décrite selon un schéma universel précis, la disposition et la morphologie des dents, la nature musculaire et nerveuse, ainsi que le circuit pris par la mandibule au cours du cycle de mastication, est propre à chacun. Certaines dents sont plus utilisées que d'autres. Lorsqu'une dent devient douloureuse en raison d'une attrition très importante, le sujet peut également changer ses dents préférentielles pour la mastication, modifiant encore l'itinéraire de son cycle de mastication, et ainsi l'anatomie des usures qui en découlent.

C'est la raison pour laquelle, il existe autant de schémas d'usure et de plans d'occlusion qu'il existe de sujets étudiés : c'est la métamorphie occlusale [17,46,89].

Seront décrits ici succinctement les quatre plans d'occlusion principalement retrouvés.

3.3.1- Occlusion plane : usure horizontale

D'après Spee (cité par Courtois et coll 2001), dans le cas d'une occlusion dite normale, « la surface occlusale de l'arcade dentaire, vue en *norma lateralis*, est décrite par un arc de cercle dont le centre est situé au niveau de la surface au milieu de l'orbite derrière la crête lachryma postérieure ».

Il s'agit donc d'une occlusion retrouvée en absence d'usure, quelle qu'en soit la nature, et qui consiste en une courbure des arcades dentaires dans le sens sagittal, en arrière et vers le haut.

Toutes les pointes cuspidiennes des dents maxillaires jusqu'à la cuspide mésio-palatine de la première molaire comprise, sont donc en contact avec un même plan horizontal. Les cuspides des dents suivantes épousent alors cette courbure en se détachant progressivement de ce plan horizontal.

Toutefois, en cas d'abrasion et d'attrition intenses, on peut remarquer que la courbe de Spee est beaucoup moins marquée, comme c'est le cas chez les hominidés préhistoriques [89]. L'usure des dents, qui toucherait donc principalement dans un premier temps les bords incisifs et les cuspides des dents mésiales, tendrait à amoindrir progressivement la courbe de Spee, pour n'aboutir finalement qu'à un plan totalement horizontal.

Même la suroccclusion normale des incisives disparaîtrait lentement jusqu'à l'obtention d'un bout à bout incisif [17,89].



Fig 47- Usure plane chez *Homo habilis* (Collection du Laboratoire de Géobiologie, Biochronologie et Paléontologie humaine de Poitiers).

Toutefois, selon Ackermann (repris par Begg 1972, et Courtois et coll 2001), la vraie horizontalité d'un plan d'occlusion n'existerait pas, même en présence d'une usure dentaire généralisée et extrême, car ce ne serait pas mécaniquement possible. Selon lui, il n'y aurait qu'une tendance à l'horizontalité.

Même la suroccclusion normale des incisives disparaîtrait lentement jusqu'à l'obtention d'un bout à bout incisif [17,89]

3.3.2 Occlusion en biseaux : usure « *ad palatum* »

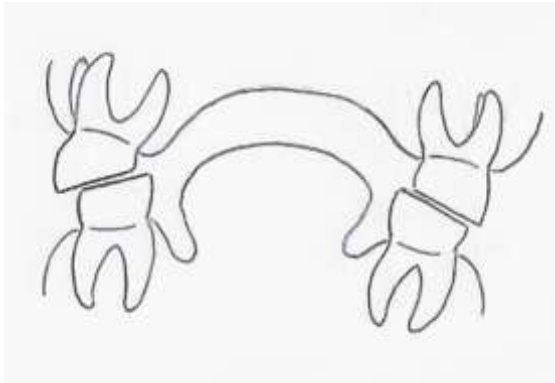


Fig 48 - Coupe schématique au niveau molaire d'une occlusion « *ad palatum* », d'après Begg (1972), Bezzina (2001), Courtois (2001), D'Amico (1961), Hunt (1961) et Maytié (1976).

En présence d'une occlusion normale, Monson (repris par Begg 1972 et Courtois et coll 2001) affirme que « les arcades dentaires et les articulations temporo-mandibulaires constituaient une harmonie géométrique décrivant une sphère dont le centre est équidistant des deux articulations, lieu de convergence des axes des dents ».

Wilson, (repris par Begg 1972 et Courtois et coll 2001) observe l'existence d' « une courbe reliant les cuspides vestibulaires et linguales de deux dents homologues d'une même arcade ».

Que ce soit d'après Monson ou Wilson, on peut donc constater en présence d'une occlusion dite normale qu'il n'existe pas seulement une courbure dans le sens sagittal, mais aussi dans le sens transversal.

Ici aussi, toutes les pointes cuspidiennes des dents maxillaires doivent être en contact avec un plan horizontal, comme c'était le cas pour la courbe de Spee, jusqu'à la cuspide palatine de la seconde prémolaire incluse. Les autres cuspides se détachent alors à leur tour latéralement pour obtenir cette courbe.

L'image du « crâne souriant » est donc le résultat de la courbe de Spee et de Monson réunies [46].

Toutefois, peu de crânes fossiles présentent ce « sourire » en raison des intenses macro-usures qui ont touché les dents au cours de la vie de l'individu. En effet, à l'instar de la courbe de Spee, l'abrasion et l'attrition occlusale tend également à aplanir la courbe de Monson. Plus encore, l'usure préférentielle des cuspides de soutien, autrement dit les cuspides palatines des dents maxillaires et vestibulaires des dents mandibulaires, tend même à inverser

les courbes de Monson et de Wilson : on parle alors de plan d'occlusion « *ad palatum* » [17,52,93,140].

Ce type d'occlusion serait le résultat d'une usure généralisée et extrêmement avancée, c'est pourquoi elle resterait rare chez les hominidés [93,140]. Mais d'après Maytié (1976), cette occlusion est retrouvée à toutes les époques et dans tous les types de populations.

Par contre, l'occlusion « *ad palatum* » est très importante chez les mammifères herbivores ongulés [140]. En effet, les mouvements transversaux propres à leur alimentation favoriseraient principalement l'usure des cuspides de soutien. De plus, cette usure très oblique faciliterait ces mouvements latéraux et surtout augmenterait de façon significative l'amplitude, et par-là, l'efficacité de la fonction masticatrice [119]

Les mouvements antéro-postérieurs au contraire, entraîneraient une usure horizontale seule [17].

3.3.3- Occlusion croisée ou en X

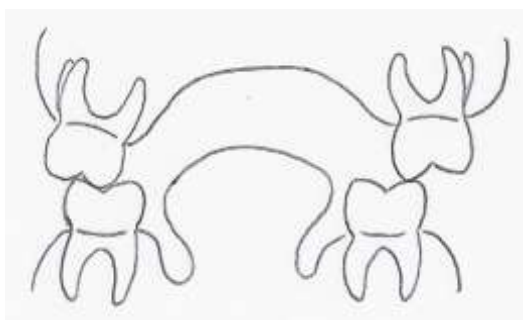


Fig 49- Coupe schématique au niveau molaire d'une occlusion croisée, Begg (1972), Hunt (1961) et Maytié (1976).

Il existe également un type d'occlusion particulier qui n'est retrouvé que chez un nombre limité d'individus. En effet, on remarque chez ces derniers une mandibule moins large que le maxillaire. Leur mâchoire inférieure est même si petite qu'il est impossible au sujet de mettre en contact ses dents postérieures de façon bilatérale. Lorsque les secteurs prémolo-molaires d'un côté s'articulent donc les unes avec les autres, les dents des secteurs homologues ne sont pas situées en position assez vestibulaire pour s'articuler alors correctement avec leurs antagonistes.

C'est une occlusion dite croisée, en X ou encore en intercuspidie alternée qui impliquerait alors une mastication alternée d'un côté puis de l'autre, mais pas simultanée [17,93].

Selon Hunt (1961) et Begg (1972), ce type d'occlusion serait le résultat d'une usure intense survenue au cours de l'enfance. Chez ceux-ci, l'usure entraînait rapidement la disparition des cuspides. Or, en l'absence du calage occasionné par celles-ci, plus rien ne s'opposerait alors à l'expansion transversale du palais osseux. Chez les hominidés actuels, l'absence d'usure impliquerait au contraire la conservation des cuspides, interdisant ainsi la croissance continue du palais.

Pour étayer cette thèse, ils font même remarquer que la fréquence de maxillaires trop large est moins importante chez les sujets appartenant à des populations dites primitives comme les Aborigènes ou les Eskimos, ayant été élevés dans des conditions plus « modernes ».

Toutefois, d'autres recherches avancent que ce type d'occlusion se retrouve également chez des sujets ne présentant pas d'usures dentaires particulières, ce qui impliquerait un caractère héréditaire en complément des caractéristiques fonctionnelles (17,117).

3.3.4- Occlusion et usure hélicoïdale

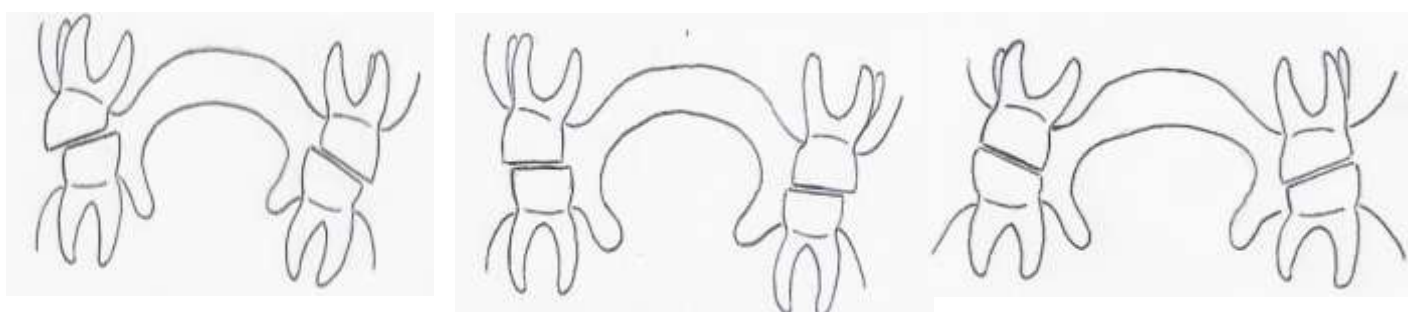


Fig 50- Coupes schématiques au niveau de M1,et de M2 d'une occlusion hélicoïdale, d'après Begg (1972), Bezzina (2001), Brown (1977), Heim (2001), Hunt (1961), Lassere (1996a), Lecointre (2001) et Maytié (1976).

A la différence de l'intercuspidie en alternance décrite ci-dessus, l'occlusion hélicoïdale est au contraire beaucoup plus fréquente, et se retrouve même encore aujourd'hui chez les sujets très marqués par les usures dentaires [17,89].

Bezzina (2001) donne les chiffres suivants. Selon lui, 95 % des mandibules étudiées et datant du Néolithique présenteraient une telle occlusion, contre seulement 3 % avec une occlusion « *ad palatum* » et 2 % avec une occlusion complètement plane. Notez qu'il ne parle même pas des occlusions en X.

Cette usure décrite par Ackermann en 1953 (cité par Begg 1972, Brown et coll 1977), consiste à la mandibule, en une usure *ad vestibulum*, c'est à dire oblique en direction du vestibule, des tables occlusales jusqu'à la moitié de la surface occlusale de la deuxième molaire puis *ad lingum*, c'est-à-dire en direction cette fois de la langue, en distal de cette même molaire. Au maxillaire, l'usure est telle qu'elle est complémentaire à celle observée à la mandibule. Il s'agit donc d'une usure disymétrique.

La première molaire y est dite « zone de neutralité » en raison de sa surface horizontale [32]. Bezzina (2001) modère ces données. Selon lui, cette zone varierait entre la dernière prémolaire à la deuxième molaire.

Hunt (1961) et Bezzina (2001) l'associent en plus à un bout à bout incisif. Maytié (1976) y voit une possible légère suroccclusion incisive.

Ce type d'usure pourrait être le résultat d'une parafonction. En effet, ce serait une position anormale des dents qui entraînerait une usure inégale entre chaque hémi-arcade. Une arthrosie déformante ou une atrophie unilatérale de l'articulation temporo-mandibulaire sont des exemples de facteurs pouvant contrarier le bon développement des sutures intermaxillaires, influant ainsi sur le développement symétrique des arcades [29].

Cette occlusion très particulière signerait un régime plutôt omnivore comme nous l'avons vu précédemment, et aurait été retrouvée chez des sujets tels que *Homo habilis* ou *Homo robustus*, datant d'entre – 2 et – 1,3 millions d'années [93]. On peut être tenté de croire que cette occlusion est typique du genre *Homo*, et qu'elle permettrait ainsi d'aider à la différenciation avec des genres antérieurs comme *Australopithecus*, pourtant, elle existe aussi chez des animaux tels que l'écureuil ou l'ours [119]. Mais il faut noter que ce sont là aussi des animaux omnivores. C'est pourquoi, il semblerait beaucoup plus probable que cette occlusion permette de différencier les modes de régime alimentaire plutôt qu'à aider à la taxonomie des espèces. Seulement, l'occlusion hélicoïdale est également retrouvée chez des animaux

exclusivement herbivores comme le chevreuil, ce qui remet aussi en cause cette dernière suggestion [14].

L'obtention d'une telle occlusion serait le résultat combiné de plusieurs facteurs.

Tout d'abord, comme c'est le cas pour l'occlusion « *ad palatum* », ce sont logiquement les cuspides de soutien qui sont le plus fortement abrasées en raison de leur importante participation dans la fonction occlusale comparée aux cuspides guides.

Toutefois, le plan hélicoïdal suppose une usure préférentielle des cuspide guide en distal de la deuxième molaire [156].

Ce phénomène pourrait être le fait d'une disposition vestibulo-linguale graduelle des trois molaires successives. Ainsi, anatomiquement, la première molaire maxillaire serait placée légèrement en vestibulaire, la deuxième en position verticale, et enfin la troisième légèrement en palatin. C'est pourquoi au niveau de la troisième molaire, les contacts occlusaux se feraient préférentiellement sur les cuspides guides que sur celles de soutien. Les cuspides guides s'useraient donc logiquement plus rapidement, favorisant par conséquent une inclinaison du plan d'occlusion inversé par rapport aux dents antérieures [156].

Lassere (1996b) et Hunt (1961) avance une théorie mettant en jeu l'éruption séquencée des trois molaires. En effet, selon eux, le plan hélicoïdal serait une étape intermédiaire avant l'obtention d'une occlusion « *ad palatum* ». Ainsi, M1, la première à effectuer son éruption, entamerait l'usure de ses cuspides de soutien dès l'âge de 6 ans. Lorsque l'abrasion de la seconde molaire commencerait, la surface occlusale de la première serait déjà fortement inclinée lingualement. Enfin, quand viendrait le tour de la troisième molaire, la première serait déjà très usée, la seconde un peu moins et cette dernière tout juste entamée.

Néanmoins, cette théorie n'explique pas la raison pour laquelle, l'abrasion s'inverserait entre les cuspides guides et les cuspides de soutien entre la première et la troisième molaire. A moins que le plan incliné de la première molaire ne modifie le cycle de mastication, modifiant alors la part de participation des cuspides des molaires suivantes dans la fonction occlusale, et tendant peut-être à vestibuler leurs points de contact.

Enfin, l'élargissement de la mandibule au niveau des troisièmes molaires par rapport au maxillaire, pourrait également être un facteur à l'origine de ce plan inversement incliné. En effet, la troisième molaire maxillaire en position plus palatine par rapport à son antagoniste

que les dents antérieures se verrait moins soumise aux forces abrasives sur ses cuspides palatines, mais plutôt sur ses cuspides vestibulaires. Il y aurait ici en fait un inversé d'articuler au niveau des dents de sagesse [150]

Toutefois, si on tient compte de la très grande fréquence de ce type d'occlusion, il est étonnant de ne pas observer cet inverser d'articuler plus souvent. Il est évidemment possible de faire remarquer que très peu de troisièmes molaires sont aujourd'hui observées en occlusion, mais il est aussi très rare de ne pas observer de troisième molaire maxillaire dont la face occlusale est très inclinée en position vestibulaire, ce qui va à l'encontre de l'hypothèse décrite ici.

3.4-Macro-usure dentaire et conséquence sur la fonction masticatrice : le rôle des différents indices de dureté des tissus dentaires

Si les macro-usures dentaires influent sur le cycle de mastication, elles jouent également un rôle prépondérant sur l'efficacité de cette mastication.

En effet, il a été observé surtout chez les hyposodontes et chez les rongeurs comme le *Steneofiber* ou le castor moderne, que la mise à nu sur les surfaces occlusales de différents tissus dentaires favorisait un meilleur fractionnement mécanique et donc une meilleure mastication grâce au jeu des différents indices de dureté de ces tissus histologiques [57,60,99,103,124].

Les trois tissus principaux de la dent : la dentine, le ciment et l'émail, présentent un gradient de dureté croissant [57,99,123].

Cette différence implique forcément une vitesse d'abrasion cadencée. En effet, le tissu le plus dur s'usera logiquement plus lentement que le tissu le moins dur. C'est ce qui est observé dans le cas des myolyses : la mise à nu du collet dentaire sous l'effet d'un brossage traumatique par exemple, met à jour du ciment qui s'usera alors beaucoup plus rapidement que l'émail. Une fois le ciment entièrement usé, c'est la dentine qui est ensuite mise à nue. Cette dernière, encore plus tendre s'usera par conséquence plus vite encore. C'est pourquoi, les myolyses révèlent ces cuvettes vestibulaires si caractéristiques.

Les myolyses n'ont bien sûr aucune conséquence sur la mastication sinon le fait de fragiliser l'organe dentaire face aux forces masticatoires, mais ces phénomènes s'observent aussi sur les surfaces occlusales.

Ces différences de dureté tissulaire ont pour conséquence de créer un nivellement des surfaces augmentant ainsi l'effet de broyage.

On le retrouve par exemple chez les hominidés disparus. En effet, comme il l'a été décrit précédemment, tandis que progresse l'usure, des îlots dentinaires apparaissent progressivement sous la couche d'émail des sommets cuspidiens. Or, comme la dentine est plus tendre que l'émail, elle s'usera par conséquent plus rapidement que le pourtour d'émail qui demeurera alors en rebord saillant encerclant l'îlot. Une cuvette se creuserait donc sous les effets de la mastication au sommet de chaque cuspide ainsi abrasée, augmentant alors la surface triturante [13].

Les abrasions dentaires sont très importantes et très rapides chez les ongulés en raison principalement de leur alimentation souvent exclusivement végétale, très riches en pousses d'arbre, en graminées et en fibres ligneuses, elles-mêmes abondantes en phytolites et en [silice](#)⁸¹ [57,60,65,99,103].

Très tôt, sous les effets de la mastication, la nature extrêmement abrasive de leur alimentation érode entièrement les cuspides des dents jugales, diminuant alors rapidement leur hauteur coronaire, et donnant une surface grossièrement plane à la table occlusale.

Toutes les dents ainsi aplanies, forment une surface de mastication plus grande et plus efficace encore pour briser les fibres végétales.

Chez les éléphants modernes adultes, seule une dent constitue un quadrant de l'ensemble de la surface occlusale de mastication [16,65].



Fig 51- Molaire inférieure de l'éléphant d'Afrique actuel. (Collection privée de Mr J. Huin)



Fig 52- Molaire supérieure de *Elephas primigenius* (Mammouth), Quaternaire, « Mer du Nord ». (Collection privée de Mr J. Huin).

Pourtant, en y regardant de plus près, la table occlusale de leurs dents jugales n'est pas complètement plane. Au contraire, cette dernière présente même une surface ondulée qui augmente considérablement leur efficacité au broyage des végétaux.

Cette surface résulte en fait des caractères histologiques remarquables propres à la dentition des ces animaux.

En effet, la dent hypsodonte, caractéristique des ongulés, est non seulement plus haute que la dent brachyodonte des hominidés, mais elle présente aussi un intervalle bien plus important entre la surface de la table occlusale et le plafond de la chambre camérale pulpaire.

De plus, les cuspides sont nettement plus hautes, et les sillons logiquement beaucoup plus profonds.

Enfin, chez de nombreux ongulés, à la différence des dents classiquement retrouvées chez les autres mammifères, le ciment ne recouvre pas seulement la racine dentaire, mais il comble également les sillons occlusaux, parfois de façon importante, voire même la totalité de la couronne.

C'est en fait la différence des indices de dureté entre les trois tissus dentaires : l'émail, la dentine et le ciment, qui permet d'obtenir la surface occlusale très abrasive, propre aux dents des ongulés [57,60,99,124].

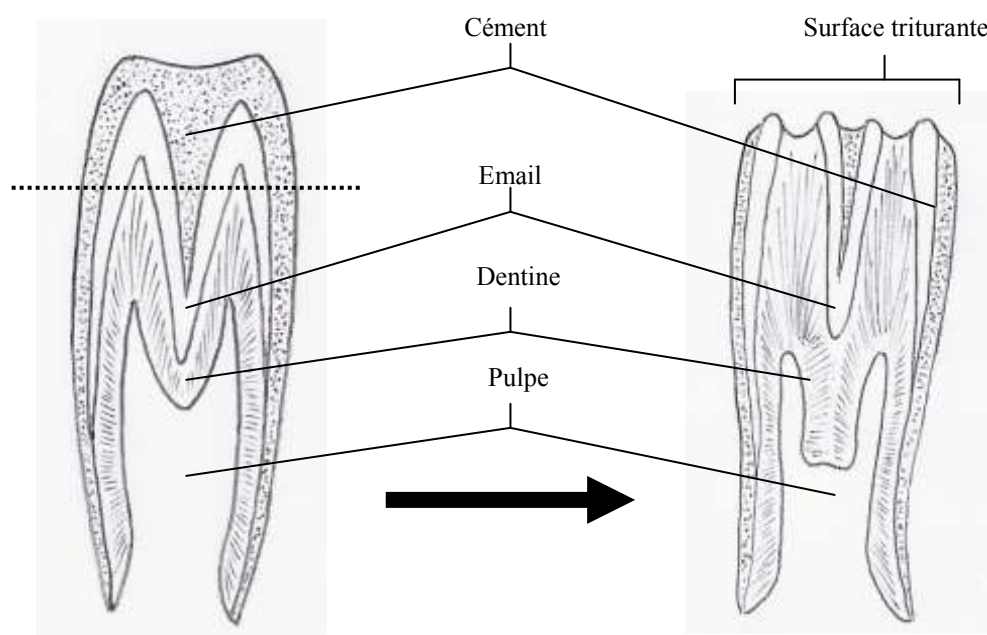


Fig 53- Histologie de l'usure occlusale sur une dent hypsodonte, d'après Lison (1954) et Kardong (2002).

En effet, quand il recouvre complètement la couronne de la dent hypsodonte, le ciment est logiquement le premier tissu dentaire usé par la mastication.

Puis, lorsque les pointes cuspidiennes sont enfin mises à jour, l'émail est soumis à son tour aux forces abrasives. De nature plus dure, il s'use toutefois moins rapidement que le ciment, encore présent dans les sillons, créant alors un premier nivellement de la surface occlusale.

Ensuite, l'usure de l'émail dévoile enfin des îlots dentinaires au sommet de chacune des cuspides, et fait finalement intervenir un troisième indice de dureté : celui de la dentine.

La table occlusale ainsi obtenue présente à sa surface trois tissus, et par conséquent trois niveaux de dureté différents. Le nivellement qui en résulte est donc très marqué, et ainsi, toujours plus efficace au broyage des végétaux [57,60,124].

Enfin, l'usure dentaire oblique « *ad palatum* » de ces animaux herbivore accentuerait encore la fonction masticatrice par l'augmentation de l'amplitude des mouvements latéraux [14].

Les éléphantidés actuels présentent également des molaires avec une série longitudinale de crêtes ou de lames transverses couvertes d'émail et séparées par du ciment. Là aussi, l'abrasion favorise l'apparition d'une surface triturante plus efficace [16,65].

Les dinosaures herbivores sont là encore un cas particulier. En effet, bien que polyphyodontes, ces derniers avaient un mode d'alimentation similaire aux mammifères herbivores. Les Hadrosaures présentaient des batteries de petites dents dont seul le bord externe était recouvert d'émail. L'abrasion entraînait alors l'apparition d'un bord d'émail dur, tranchant et droit qui, multiplié par le nombre de dents qui composent ces amas serrés, opéraient comme une meule très abrasive.

Lorsque les dents étaient usées, elles étaient ensuite rejetées et remplacées selon le schéma caractéristique des polyphyodontes.

De plus, la mobilité de leurs mâchoires supérieure et inférieure, indépendantes l'une de l'autre, accentuaient encore l'efficacité du broyage des végétaux [60].

Mais les différences de dureté entre les trois tissus dentaires ne se limitent pas seulement à accroître l'efficacité de la mastication. En effet, il existe plusieurs exemples où leur rôle permet d'accentuer l'effet de certaines habitudes fonctionnelles.

Les éléphants actuels présentent aujourd'hui de l'émail que sur la moitié supérieure des défenses. Pourtant, ce phénomène n'est retrouvé chez aucun proboscidiien disparu [16,60,65].

Steneofiber, ainsi que les castors actuels, présentent ainsi de l'émail uniquement sur la face vestibulaire de leurs incisives. Cette adaptation histologique favoriserait leur efficacité de coupe car l'émail, plus dur, s'userait moins rapidement que la dentine, aiguisant ainsi le bord coupant de leurs dents antérieures [60,124].

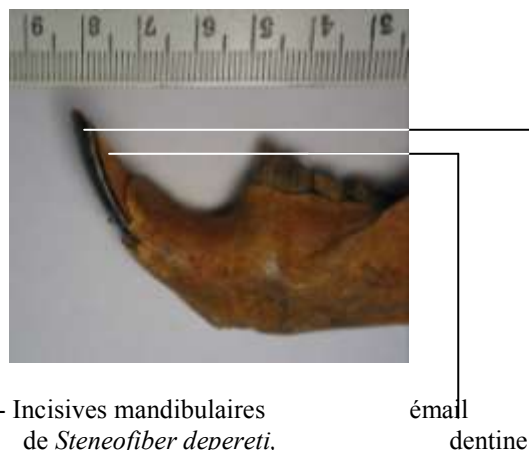


Fig 54- Incisives mandibulaires de *Steneofiber depereti*, Miocène (Burdigalien), (Collection privée de Mr J. Huin).

4- Cas particulier des hominidés : Evolution de l'occlusion

« Si ces mêmes individus cessaient d'employer leurs mâchoires comme des armes pour mordre, déchirer ou saisir, ou comme des tenailles pour couper l'herbe et s'en nourrir et qu'ils les fassent servir qu'à la mastication, il n'est pas douteux encore que leur angle facial ne devînt plus ouvert, que leur museau ne se raccourcît de plus en plus et qu'à la fin, étant entièrement effacé, ils n'eussent leurs dents incisives verticales » (Lamarck, 1809 cité par Brunet et Picq, 2004).

L'Homme est probablement avec ses ancêtres le sujet le plus étudié et le plus polémique de toute l'Histoire de la paléontologie [34,35,55,57,60,79,200,231]. Au-delà de la multitude de questions qui gravitent autour de son sujet, c'est probablement plus sa recherche d'identité et de ses origines qui poussent l'Homme à s'intéresser autant aux hominidés disparus. C'est donc certainement la raison pour laquelle, la très forte majorité des articles traitant des usures dentaires en rapport avec la recherche paléontologique s'intéressent à l'Homme et à ses ancêtres. Voilà pourquoi, cette dernière partie s'intéressera uniquement à ces derniers.

Comparée aux dentures des autres mammifères, celle des primates a en réalité peu évolué, que ce soit en nombre de dents ou en morphologie, depuis la denture primitive retrouvée chez les premiers mammifères insectivores [89,166,231].

La denture des primates est subdivisée en trois ensembles morphologiques principaux selon leur fonction principale. Ainsi, schématiquement, il y a les incisives qui servent à couper les aliments, les canines dont le rôle est de déchirer, et enfin les molaires et les prémolaires pour broyer. Notons qu'en plus de leur rôle de lacération, les canines affichent une morphologie différente selon les espèces en fonction des comportements sociaux, comme c'est le cas de *Sivapithecus* ou du [mandrill](#)⁵⁵ moderne [90,231].

Chez le sujet *Homo* ainsi que la plupart des primates, toutes les dents sont accolées les unes aux autres, sans diastème visible. Seules certaines espèces de singes présentent à la mandibule, deux diastèmes qui permettent aux canines supérieures hypertrophiées de s'y loger. On retrouve alors une usure caractéristique sur la face antéro-externe de la première

prémolaire mandibulaire, là où la canine supérieure vient se placer. Ce type d'usure est dit « facette aiguisoire » [17,37,67,207].

Il s'agit aujourd'hui d'un des facteurs les plus pertinents pour différencier la lignée de l'homme de celle du singe.

Chez les hominidés, ces canines sont devenues de taille plus modérée, et le diastème mandibulaire s'est progressivement refermé, et la canine s'use par la pointe, comme on peut l'observer chez les australopithèques.

Toutefois, Louis de Bonis (2004) fait remarquer que les petites canines maxillaires ne sont pas exclusives aux hominidés, mais qu'elles sont également retrouvées chez certaines femelles hominoïdes. Selon lui, le ramapithèque par exemple, qu'on avait pensé à tort être un hominidé durant les années 80, aurait probablement été en fait la femelle de *Sivapithecus*.

Si l'on compare l'appareil manducateur des australopithèques avec celui des sujets *Homo*, on note un prognathisme prononcé du maxillaire et de la mandibule par rapport au reste du visage [34,68]. Leurs lignes d'action musculaire de mastication seraient proches chez les deux groupes, mais les forces qui y sont associées seraient toutefois beaucoup plus importantes chez les australopithèques (68). En effet, les surfaces occlusales de ces derniers étaient quatre à cinq fois supérieures à celles du genre *Homo*, ce qui impliquait la nécessité d'une force de mastication quatre à cinq fois plus intense afin de générer une pression occlusale de mastication équivalente à celle observée chez l'Homme moderne [34,68,89].

Toutefois, ces plus grandes dimensions auraient permis une meilleure préservation des dents faces aux effets néfastes de l'usure [17,68].

Plus encore que la simple présence de facettes d'usure, même parfois très étendues, sur les dents de nos ancêtres, comparées à celles qui peuvent être retrouvées aujourd'hui, il semble que l'occlusion actuelle, c'est-à-dire l'agencement des dents entre elles au sein d'une même arcade ou avec leurs antagonistes, n'existe que depuis très récemment [17,140].

Il a été décrit en première partie le rôle important que pouvait avoir l'environnement, et à travers lui, l'alimentation dans le développement des organes dentaires en taille. Il a été ainsi remarqué que les dents des sujets *Australopithecus* étaient bien plus grandes que celles du genre *Homo*. Mais d'après une étude de Gagnon-Poulot, il a été également observé que la taille des couronnes des dents permanentes d'un échantillon d'enfants norvégiens nés entre le 14^{ème} et le 19^{ème} siècle avaient diminué d'environ 4,3% au maxillaire et 3,3% à la mandibule. Guagliardo avait mis en cause la malnutrition de l'époque [68].

L'occlusion a évidemment beaucoup changé au cours de l'évolution entre les différentes espèces d'hominidés. Mais, on pourra constater qu'elle peut également beaucoup évoluer au sein d'une même espèce. Ainsi, depuis son apparition, au cours de la préhistoire, et même au cours de ses deux milles ans d'histoire, *Homo sapiens sapiens* a vu son occlusion dentaire évoluer dans des proportions parfois importantes. Certains scientifiques comme Begg y verront alors une occlusion dynamique, où la stabilité et l'équilibre seraient reconnus comme pathologiques : « La seule constante correcte, c'est l'occlusion variant continuellement » [17].

On constatera alors que l'usure dentaire est un facteur prépondérant dans la mise en place de l'occlusion dentaire et de son évolution.

Ainsi, il a été remarqué que les malocclusions dentaires étaient beaucoup plus fréquentes de nos jours. On peut se demander dans quelle mesure ce phénomène peut être lié aux usures dentaires, mais nous verrons que bon nombre de scientifiques comme Begg (1972), Hunt (1961) ou Orthlieb (2006) par exemple, les rapprochent directement.

Comme il l'a été expliqué précédemment, le raffinement de la nourriture au cours de ces derniers siècles semble énormément avoir contribué à diminuer l'intensité de ces usures, et par-là même à modifier l'occlusion dans son ensemble : les usures dentaires et l'occlusion sont donc très étroitement liées [6,30,42,68,93,140].

Périer (cité par Maytié 1976) dénombra 60% de cas d'usures avec disparition complète des cuspides dans une collection de mandibules datant de la fin du Moyen-âge. Les usures qui atteignaient le collet des dents étaient en réalité très fréquentes jusqu'au XVIème siècle. Ce n'est qu'à partir du XIXème siècle que les usures ont très nettement diminué.

Aujourd'hui, l'usure est si légère que l'utilisation de nouvelles classifications plus précises, comme celle de Gourdon et Woda, sont désormais nécessaires, l'usure actuelle ne dépassant que rarement les stades amélaire, excepté pour environ 15% de la population qui développe une usure parafunctionnelle et attritive. Toutefois, il est important de remarquer que ces données correspondent à une population occidentale [117].

Cette dernière partie a donc pour objectif de mettre en avant l'étroite relation qui existe entre l'occlusion et les usures dentaires. En effet, nous verrons qu'il existe une interaction intime entre ces deux phénomènes, et que l'évolution de l'articulé dentaire entraîne invariablement des conséquences sur l'anatomie des usures, mais qu'en retour, l'évolution de cette dernière est également à l'origine de modifications de l'occlusion au cours des siècles, chez les hominidés.

4.1- Les différents types d'articulé

D'après le Larousse (2005), l'articulé dentaire se définit comme la « position respective des dents du maxillaire supérieur et du maxillaire inférieur ».

La définition d'Izard reprise par Maytié (1976) est plus précise : c'est le « rapport des dents antagonistes entre elles pendant l'occlusion centrique, c'est-à-dire pendant la fermeture des mâchoires assurant un contact optimum des dents en vis-à-vis », autrement dit, lors de l'intercuspidation maximale.

Selon Maytié (1976) et Gagnon-Poulot (2006), l'articulé dentaire subirait une influence triple : phylétique tout d'abord, en raison de l'absence de spécialisation en rapport à l'articulé, génétique ou héréditaire ensuite, et enfin fonctionnelle, car soumise aux différents modes d'alimentation.

Maytié (1976) décrit trois types d'articulés principaux chez les hominidés, qui se seraient remaniés au cours du temps en parallèle avec leur évolution. Ces trois types sont le type archaïque, transitionnel et moderne. Un quatrième type supra-moderne vient ensuite se rajouter aux trois premiers.

4.4.1- type archaïque [17,89,140]

Le type archaïque serait l'articulé primitif des hominidés. En effet, il serait retrouvé chez les premiers hommes du Quaternaire.

Maytié (1976) le définit selon la formule suivante : $A + aa$.

A qualifie un articulé en bout à bout incisif, et *aa* un articulé latéral dent sur dent. Les prémolaires et les molaires seraient en occlusion face contre face avec leurs antagonistes, à la différence du type moderne alterné où elles sont en contact avec deux antagonistes.

Maytié (1976) remarque toutefois qu'il existait des prémolaires en position encastrées, mais jamais de molaires.

La canine inférieure était quant à elle, tantôt encastrée entre l'incisive latérale et la canine supérieure, tantôt en bout à bout avec la canine maxillaire seule.

4.4.2- Type transitionnel [17,89,140]

L'articulé de type transitionnel, ou sub-moderne, est défini chez les enfants selon deux formules différentes : $A + ab$, et $B + ab$. D'après Gagnon-Poulot (2006) , il s'agirait de l'articulé le plus retrouvé au cours du Moyen-âge.

Ici, *B* correspond à la supracclusie incisive, et *ab* à un articulé latéral mixte, c'est-à-dire dent sur dent d'un côté et alterné de l'autre. Le symbole *bb* correspondrait alors en un articulé alterné bilatéral.

A l'âge adulte, les individus perdraient progressivement leur supracclusie au profit d'une mise en bout à bout incisif.

Maytié (1976) explique que l'Homme présenterait congénitalement une supracclusie incisive, mais qu'il deviendrait ensuite progressivement [labidodonte](#)⁴⁸. En effet, si la supracclusie était légère, autorisant un proglissement mandibulaire, et qu'elle était associée à une technique d'alimentation consistant à couper la viande avec ses incisives et en tirant dessus avec la main, il y aurait alors une déformation de l'arc antérieur de la mandibule, et par extension dans la région canine et prémolaires. Les molaires demeureraient en position initiale. Ainsi, le bloc incisivo-canin mandibulaire se retrouverait progressivement en bout à bout avec ses antagonistes.

Cette théorie est cependant surprenante. Effectivement, on peut s'étonner que seule la mandibule se voit modifiée et non le maxillaire supérieur. De plus, elle ne tient pas compte des usures interproximales.

4.4.3- Type moderne et supra moderne [17,140]

L'articulé moderne est défini par la formule $B + bb$, et signe une usure dentaire très modérée. Elle correspond à l'articulé observé chez l'Homme actuel, ainsi qu'à celui reconnu par les occlusodontistes comme normal : une supracclusion et un articulé bilatéral encastré.

Un type supra-moderne dériverait de ce dernier type : $B' + bb$, B' correspondant cette fois en une supracclusion incisive avec participation des canines.

Enfin, Maytié (1976) note l'existence d'un curieux mélange : un secteur antérieur de type supra-moderne et un articulé bilatéral de type archaïque. Sa formule est donc $B' + aa$.

4.2- Evolution du secteur antérieur : du bout à bout à la supracclusion

Quand sont comparés les crânes fossiles des premiers hominidés à ceux des individus actuels, il est aisé de remarquer qu'en plus de l'usure généralisée qui caractérise les premiers représentants du genre *Homo*, il existe aussi, comme nous l'avons déjà abordé, une position des incisives en bout à bout chez ces derniers et une nette supracclusion chez l'Homme moderne [17,89]. On retrouve donc les caractères décrits précédemment par Maytié (1976), lorsqu'il compare le type d'articulé archaïque au type moderne, voire supra-moderne.

La plupart des scientifiques s'accordent à dire que les incisives maxillaires d'*Homo sapiens sapiens* seraient à l'origine en supracclusion, et que la mise bout à bout avec les incisives mandibulaires viendrait seulement *a posteriori* [17,52,89,140,155].

D'Amico (1961) par exemple, rejette l'implication génétique dans ce phénomène. En effet, il met en avant l'absence de bout à bout incisif chez les jeunes générations des populations d'Aborigènes élevés selon le mode de vie occidental, tandis que leurs parents au régime alimentaire beaucoup plus abrasif, présenteraient un bout à bout incisif.

Ainsi, en raison de la nature très abrasive des aliments, les incisives de nos ancêtres, en supracclusion, verraient leurs surfaces s'user d'abord de façon oblique puis progressivement horizontalement à mesure que progresserait la palatoversion et la vestibuloversion des incisives [17].

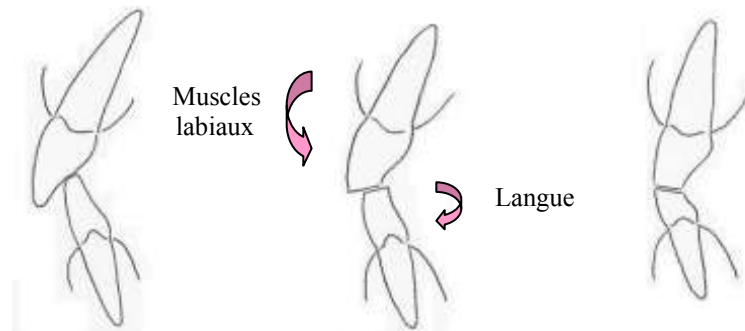


Fig 55- Mise en bout à bout incisif, d'après Begg (1972), Maytié (1976), D'Amico (1961).

D'Amico (1961) et Hunt (1961) proposent une théorie pour expliquer l'évolution de l'articulé des secteurs antérieurs. Selon eux, l'étiologie du bout à bout incisif serait purement mécanique. La palatoversion des incisives supérieures serait en réalité la conséquence de l'intense musculature des lèvres et des joues. La vestibuloversion des incisives mandibulaires serait quant à elle le fait de l'action mécanique de la langue. Plus encore, cette mise bout à bout des incisives s'intensifierait à mesure que l'usure des dents s'accentuerait. Effectivement, à mesure que les dents antérieures s'useraient, les muscles péri-labiaux interviendraient de plus en plus dans l'acte de préhension des aliments, accentuant ainsi leur action sur les incisives maxillaires.

Chez l'Homme moderne, ces mêmes forces existent toujours. Seulement, compte tenu de l'absence d'attrition et d'abrasion sur les bords libres des incisives, celles-ci se plaqueraient de plus en plus les unes contre les autres, renforçant ainsi le blocage articulaire de la mandibule par l'accentuation de la butée incisivo-canine [140,155].

Une autre théorie, dite mécaniste, suppose que l'Homme aurait progressivement perdu l'habitude d'utiliser ses dents antérieures pour couper la nourriture en raison d'un changement d'alimentation. L'acquisition d'une alimentation plus molle et plus raffinée a déjà été abordée pour expliquer l'évolution des dimensions dentaires au cours des siècles. Ainsi, les dents antérieures n'étant plus sollicitées comme « pince » pour tirer sur une nourriture de consistance coriace, auraient alors cessé de se déplacer vers une position de bout à bout incisif [68,140].

Une dernière hypothèse dite orthogénétique, présume que l'accroissement encéphalique des hominidés irait de pair avec la réduction du massif facial, mais également un allongement de l'arcade dentaire supérieure qui deviendrait alors plus grande que l'arcade

inférieure dans sa partie antérieure. La supracclusie incisive serait donc le résultat d'un retard de croissance de la mandibule sur le maxillaire, en rapport avec l'accroissement du volume crânien [68,140].

Toutefois, cette dernière théorie sous-entendrait une augmentation du volume crânien au cours de ces derniers mille ans, étant donné que le bout à bout incisif aurait persisté jusqu'au Moyen-âge, avant de disparaître graduellement durant la Renaissance, et aboutir enfin à l'occlusion dite normale au cours du XIX^{ème}. Pourtant, il est acquis aujourd'hui que le volume crânien d'*Homo sapiens sapiens* n'a pas évolué depuis l'époque de Cro-magnon [60,119].

Enfin, cela supposerait une influence génétique dans ce phénomène. Or, il a été décrit plus haut que ce facteur n'était que très improbable [17,52].

4.3- Evolution des secteurs prémolo-molaires

La première chose qui pourrait sembler évidente au paléo-odontologiste est la tendance aujourd'hui vers une disparition de la troisième molaire chez l'Homme moderne. En effet, si on observe la formule dentaire de nos plus proches cousins actuels, on dénombre quatre molaires, toutes avec un articulé correct. Or, nombreux sont les dentistes qui ont pu rencontrer des patients avec des dents de sagesse sous-muqueuses, ou même enclavées, comme si elles ne disposaient pas assez de place pour évoluer normalement. Il est vrai également que l'agénésie de ces mêmes molaires n'est pas rare.

La théorie classiquement émise explique que la disparition de cette quatrième molaire et la tendance prise par la troisième à disparaître à son tour, serait la conséquence du raccourcissement des maxillaires chez l'Homme moderne, depuis sa séparation phylogénique avec les grands singes [60,119].

Pourtant, Begg (1972) suppose que l'origine de la malposition couramment observée des dents de sagesse chez l'Homme actuel est en fait le résultat de l'insuffisante usure dentaire chez ces derniers. Effectivement, quand elle est importante, l'attrition interproximale associée à la migration physiologique des dents en direction mésiale, est responsable d'un raccourcissement des arcades dentaires, comme nous l'avons déjà abordé. Or, selon Begg, (1972) c'est ce raccourcissement qui permettrait aux dents de sagesse d'effectuer une éruption normale et de s'articuler correctement entre elles. Leur agénésie ne serait alors peut-être que le

fruit du hasard génétique comme c'est parfois le cas des prémolaires mandibulaires ou des incisives latérales maxillaires.

La migration physiologique des dents en direction mésiale serait également plus importante à la mandibule en raison de la vestibuloversion des incisives mandibulaires lorsqu'elles se placent en bout à bout avec leurs homologues. Ces dernières, soumises au contraire à une palatoversion, s'opposeraient à la migration trop rapide des dents postérieures [140]. C'est pourquoi, en présence d'intenses usures, il y aurait un alignement des dents, et donc une classe III molaire d'Angle, correspondant à l'articulé latéral dent sur dent décrit dans l'articulé archaïque de Maytié (1976).

De plus, il est intéressant de voir l'influence de l'Homme et des sciences sur l'évolution des formules dentaires. Si on se réfère à la théorie classique de Darwin ainsi qu'à l'hypothèse traditionnelle qui suppose une tendance vers la disparition complète des troisièmes molaires chez l'espèce humaine, alors rien n'est moins sûr. En effet, la théorie de l'évolution suppose que les sujets les moins adaptés disparaissent au profit des sujets qui y sont le plus. Dans le cas présent, il s'agirait alors des sujets porteurs de dents de sagesse qui devraient disparaître peu à peu au profit de ceux qui en seraient dépourvus dès la naissance. Or, la pratique orthodontique courante, qui consiste à extraire ces dents en malocclusion, fausse la logique de Darwin. En effet, sitôt les sujets porteurs, donc destinés à disparaître, se voient débarrassés de leurs dents de sagesse, il deviennent alors des sujets artificiellement adaptés, et donc aptes à se reproduire et à diffuser leurs gènes [55,79].

De plus, et surtout, il faudrait s'interroger sur la réelle nature adaptative ou non des dents de sagesse dans notre environnement.

Enfin, comme il l'a été succinctement présenté dans la première partie, le tubercule de Carabelli était manifestement plus fréquent et plus volumineux dans les populations anciennes qu'actuellement [17,34,89]. Cette atrophie va de pair avec la diminution importante des usures dentaires qui touchent aujourd'hui l'espèce humaine. D'après Begg (1972), le tubercule de Carabelli permettait d'accroître la surface de mastication lorsque la perte de substance dentaire occlusale devenait importante.

En effet, sans la moindre usure, ce tubercule n'aurait aucun rôle notable sinon celui d'être un facteur de rétention de plaque supplémentaire, et donc un élément indirectement cariogène. Or, lorsque l'attrition, comme c'était le cas chez les premiers hominidés, arrivait à

la hauteur de cette cuspid surnuméraire, cette dernière était alors mise en fonction, et pouvait participer avec efficacité à la mastication des aliments.

Il est donc tentant de voir dans cette réduction de volume, un parallèle, et pourquoi pas un lien de cause à effet, avec le fait que les individus actuels n'utilisent plus le tubercule de Carabelli comme pouvaient le faire leurs ancêtres, en raison de l'absence d'attrition intense observée aujourd'hui.

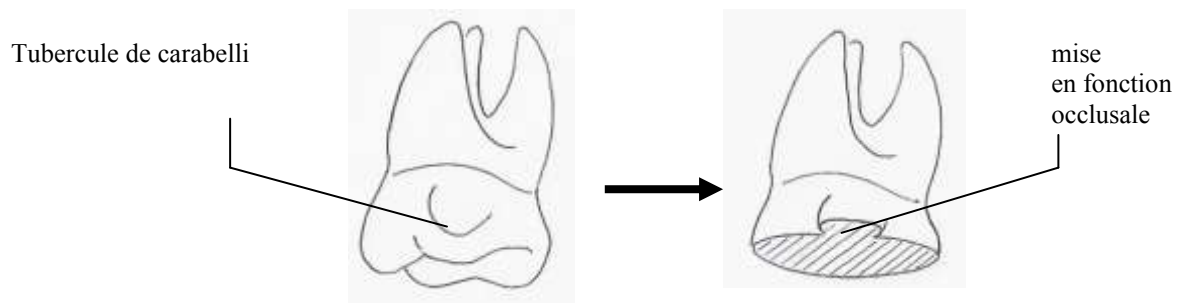


Fig 56- Mise en occlusion du tubercule de Carabelli suite à l'usure occlusale, d'après Begg (1972).

4.4- Conséquences sur le développement des maxillaires : le rôle des cuspides

Il aura donc été constaté au cours de cette thèse que bon nombre de scientifiques, Begg à leur tête, considèrent les usures des dents comme bénéfiques à l'organe dentaire quand elles ne sont pas excessives [6,17,68,117,140]. En effet, on aura vu leur influence probable sur la diminution des pathologies carieuses et parodontales, mais aussi sur le développement crânio-facial, l'encombrement dentaire ou encore l'efficacité de la fonction de mastication [6,17,52,68,117,140].

Mais si d'après eux, la disparition précoce des cuspides étaient si bénéfique, alors on peut se demander quel est le rôle de ses dernières, et pourquoi, la sélection naturelle n'a pas joué dans leur disparition.

Begg (1972) propose une théorie intéressante sur le rôle de ces cuspides. Au-delà du simple rôle de blocage, elles auraient surtout un rôle de guidage. En effet, comme on a pu le constater, en l'absence de cuspides, le maxillaire ne serait plus bloqué dans sa croissance

transversale, aboutissant à des plans d'occlusion parfois aberrants. Begg (1972) Brace (1967) et Hunt (1961) suggèrent en fait que ces cuspides auraient le rôle de guider non seulement la croissance des maxillaires, mais aussi la disposition des nouvelles dents en une position occlusale correcte, favorable à une bonne mastication. Une fois seulement la croissance terminée et les dents bien positionnées, l'intérêt des cuspides ne serait plus, et leur disparition suite à une abrasion occlusale efficace favoriserait au contraire tous les avantages décrits plus haut.

Des expériences ont appuyé cette hypothèse. Ainsi, la suppression des cuspides dentaires chez de jeunes rats entraînerait un développement défectueux de leur mandibule. De plus, comme nous l'avons vu précédemment, une absence de mastication, et donc d'usure, chez de jeunes chevreuils induirait chez eux une rétrognathie pathologique [17].

Ce serait donc une erreur de penser que les cuspides aideraient uniquement à maintenir une stabilité occlusale. Leur rôle serait au contraire temporaire, le temps que se fasse la croissance dento-maxillaire et que la suture palatine se synostose. Leur persistance deviendrait ensuite pathologique [17,117].

D'Amico (1961) considère pourtant que l'usure inclinée « ad paltum », ou hélicoïdale, permettrait un calage aussi efficace que lorsqu'il y avait des cuspides. On peut se demander alors si ce calage n'est finalement pas nécessaire compte tenu qu'après la perte de ce dernier suite à l'abrasion des cuspides, l'expansion des usures pousserait au contraire à le retrouver. Mais si Begg (1972) a raison, il est alors possible aussi d'imaginer que c'est à ce moment là que les usures deviendraient excessives et donc pathologiques.

Pourtant, là encore on pourrait se demander si cette occlusion inclinée est vraiment pathologique. En effet, elle favorisait encore plus l'efficacité de mastication comme on peut l'observer chez les ruminants. On pourrait alors voir dans les usures un double avantage : celui de faire disparaître dans un premier temps les facteurs favorisant la carie et les parodontopathies, et dans un deuxième temps celui de retrouver un calage sans pour autant recouvrer les inconvénients propres aux cuspides, développés précédemment.

Toutefois, Hunt (1961), et après lui, Begg (1972), considère que le nouveau calage ainsi obtenu ne serait pas aussi restrictif que celui imposé par les cuspides. En effet, il constate en présence d'une occlusion attritionnelle, l'existence d'une infinité de position de confort à l'opposé de l'unique position correspondant à l'intercuspédie maximale.

L'occlusion dentaire chez les hominidés a donc évolué de façon importante depuis son apparition [140]. On a pu remarquer que l'alimentation a joué un rôle prépondérant dans ces changements. Effectivement, il en ressort que le raffinement de la nourriture ait considérablement diminué l'intensité des usures, et donc favorisé une conservation du calage mandibulaire provoqué par les cuspidés des secteurs prémolo-molaires et par la supraclusion incisive [17,42,68,93,118,140]. Ce calage aurait non seulement empêché la mise progressive en bout à bout incisif et donc les usures de leur bords occlusaux, mais aussi une migration des secteurs prémolo-molaires mandibulaires vers une position en Classe III d'Angle. Or, cette dernière supposerait alors des contacts cuspidés contre cuspidés, et donc des usures plus intenses encore [17].

Begg (1972) voit dans l'articulé moderne une occlusion pathologique car susceptible d'augmenter les risques de lésions infectieuses d'origine carieuses ou parodontales, sans oublier les encombrements dentaires et les troubles de la croissance crânio-faciale. C'est en réalité une question de point de vue.

En effet, l'occlusion attritive est aujourd'hui considérée par la majorité des scientifiques comme pathologique. Dans notre société actuelle, la pratique dentaire et les méthodes d'hygiène ont tant évolué qu'elles se sont adaptées à l'occlusion moderne. A moins que ce ne soit l'inverse. En réalité, l'articulé dentaire ne serait-il pas plutôt pathologique lorsqu'il n'est pas adapté aux habitudes de son époque ? Nous avons pu voir à quel point les habitudes alimentaires et fonctionnelles sont intimement liées à l'anatomie occlusale. Ne pourrait-on pas voir l'occlusion attritive comme pathologique aujourd'hui car non adaptée à notre époque, et l'occlusion non attritive comme pathologique hier pour les mêmes raisons ? La Nature s'adapte toujours de façon à répondre de la manière la plus efficace à l'environnement qui lui fait face. Quoiqu'il fasse, l'Homme obéit aux mêmes règles. C'est pourquoi, il est probable que l'occlusion actuelle soit effectivement la plus adaptée à l'environnement qu'est le nôtre aujourd'hui. Mais en sera-t-il toujours ainsi ? [55,79]

E- Conclusion sur les macro-usures :

L'étude des macro-usures dentaires en paléontologie est primordiale. En effet, l'usure est une source de recherche étonnante car elle est un stigmate indélébile de la vie du sujet, porteur de la dent. Ce stigmate permet alors au chercheur qui sait l'interpréter d'obtenir des renseignements sur la vie de cet individu. Selon leur forme, et leur nature, ces informations seront alors différentes.

Au fur et à mesure que les techniques ont évolué, ces informations se sont multipliées, et surtout précisées. L'apparition de la tomодensitométrie soutenue par ordinateur permet même de reproduire des modèles informatiques afin d'affiner encore et toujours plus les données [3,17,46].

L'usure dentaire permet dans un premier temps d'estimer l'âge du décès du sujet. En effet, il paraît évident que plus le sujet est âgé, plus ses dents seront usées.

Mais aujourd'hui, trois autres secteurs de recherche semblent se détacher tout particulièrement : l'étude du paléoenvironnement, du mode de vie et celle de l'évolution des espèces. Et il apparaît que ces trois éléments sont indissociables non seulement de l'usure dentaire, mais aussi les uns des autres.

Le paléoenvironnement permet de dessiner le monde tel qu'il pouvait être il y a des millions d'années, et de mieux définir le régime alimentaire et les habitudes des animaux qui ont foulé la planète.

Il est certain qu'un environnement boisé n'entraîne pas les mêmes conséquences sur l'existence des êtres vivants qu'un écosystème aquatique ou désertique [57,60,99,103].

Les macro-usures dentaires sont un indice très riche pour tenter de mieux discerner ces écosystèmes disparus. En effet, le paléoenvironnement implique obligatoirement des ressources alimentaires différentes selon son climat et ses paysages. Or, le régime alimentaire marquera de façon différente la surface des dents. Comme on a pu le voir pour les chevaux, il a été possible de retrouver l'environnement boisé de *Mesohippus* et les grands espaces dans lesquels évoluait son descendant *Merychippus* [57,60,103].

Même la polyphyodontie peut être une source d'informations intéressantes. En effet, la vitesse de renouvellement des dents selon la température moyenne externe pourrait peut-être dans certains cas nous aider à profiler un paléo-climat. Toutefois, il est important de faire corrélér plusieurs indices issus de sources différentes pour ne pas tomber dans des erreurs d'interprétation. En effet, comme nous l'avons développé, les observations faite sur le requin-nurse et les conclusions obtenues à partir de l'O¹⁸ extrait des dents fossiles de requin pourrait nous induire en erreur, mais il n'est pas erroné d'y voir une base de recherche supplémentaire [40,50,78,120].

Le mode de vie, ou l'éthologie, des individus comprend autant les habitudes fonctionnelles et parafonctionnelles que tout ce qui a trait au régime alimentaire. On peut donc ici aussi noter l'inter-dépendance qui existe entre la nutrition, le paléoenvironnement et donc, l'évolution.

Sans rentrer de nouveau dans les détails, on a pu remarquer que les usures dentaires augmentaient considérablement en présence d'une alimentation riche en fibres végétales indiquant un climat plus sec [57,60,65,99,103].

De plus, les comportements des espèces animales ont un impact très important sur l'intensité des usures : l'accouplement, la défense du territoire, l'appartenance à un groupe social, ou même la recherche de nourriture. Il suffit de parvenir à les interpréter. Pour cela, l'observation du comportement des espèces actuelles peut énormément aider le paléontologue. Mais là aussi, attention aux conclusions trop hâtives [57,60,99,103,124].

Le mode de vie est certainement le facteur le plus difficile à cerner par le paléontologue en raison de l'immense diversité de comportements qui existent ou qui ont existé dans le règne animal.

Enfin, l'évolution des espèces est peut-être le sujet qui domine le plus la recherche paléontologique. En effet, rechercher l'agencement logique des espèces entre elles et tenter de retrouver « les chaînons » qui composent les grandes lignées des êtres vivants est vraisemblablement le but ultime recherché par les paléontologues, et surtout les paléo-anthropologues [34,35,57,60,119,207,231].

Les macro-usures dentaires sont ici encore un indice supplémentaire pour tenter de dégager la phylogénie des espèces. Par exemple, la facette aiguisoïre chez les primates fossiles est un indice qui permet d'orienter le diagnostic phylogénique entre l'homme et le singe.

Tout d'abord, on a pu constater que les mécanismes de remplacement des dents chez les vertébrés non-mammifères se complexifiaient à mesure que l'on progressait dans l'évolution des grandes classes du règne animal. De plus, on a pu remarquer qu'il était possible d'ordonner ces mécanismes les uns suivants les autres grâce à des caractères communs et de les calquer sur l'évolution de ces grandes classes. Même s'il est encore difficile de ne pas faire d'erreurs d'interprétation, on peut encore y voir un indice supplémentaire à approfondir [13,40,60,94,99].

Ici aussi, l'évolution reste étroitement dépendante du paléoenvironnement et du régime alimentaire.

Comme il l'a été expliqué dans la partie traitant de l'évolution des dimensions dentaires chez l'Homme, il est intéressant par exemple de noter le lien qui existe entre le raffinement croissant de son alimentation et la diminution progressive des mensurations de ses dents [17,68].

De plus, à mesure que les habitudes alimentaires gagnaient en raffinement, les surfaces dentaires se sont vues de moins en moins abrasées, entraînant également une évolution des articulés dentaires.

Begg (1972) y voit une occlusion pathologique. Pourtant elle semble répondre correctement à l'environnement actuel : une alimentation plus riche, une hygiène accentuée et une recherche esthétique plus conforme à une occlusion non attritive.

Il est intéressant de constater chez les ongulés l'interaction qui existe également entre la fonction masticatoire, l'anatomie de l'usure, la morphologie et l'histologie de l'organe dentaire.

En effet, c'est l'usure dentaire qui crée la surface abrasive des dents des ongulés, et qui permet donc d'augmenter l'efficacité de broyage des aliments fibreux et siliceux.

Mais si la dent n'était pas hypsodonte, ou bien encore ne présentait pas les trois niveaux de dureté décrits précédemment, l'obtention de cette surface occlusale exceptionnelle ne serait pas non plus possible.

Ce n'est donc pas seulement la fonction qui crée ici l'organe, c'est aussi l'organe qui crée la fonction.

En conclusion, la paléontologie est une science très complexe qui mêle une multitude de facteurs. Le rôle du paléontologue est de comprendre ces facteurs afin d'en faire ses outils d'investigation. Les usures dentaires sont des éléments dont les causes sont si nombreuses et dont les conséquences paraissent si variées qu'elles sont devenues un outil indispensable dans l'analyse et la recherche paléontologique.

Mais aujourd'hui, de nouvelles techniques sont expérimentées afin d'ouvrir encore ses champs d'investigation. L'étude des méso-usures en est actuellement à ses balbutiements, mais l'analyse des micro-usures a prouvé quant à elle depuis quelques années qu'elle était désormais un outil incontournable de la paléo-odontologie.

IV- Les micro-usures dentaires

Nous allons aborder dans ce chapitre les micro-usures dentaires. Leur étude, chez des sujets fossiles ou actuels, est récente, et constitue aujourd'hui un outil supplémentaire pour la reconstitution des régimes alimentaires, des paléoenvironnements et pour la mise en évidence d'habitudes parafunctionnelles.

L'étude des micro-usures est un zoom sur l'usure dentaire, qui est souvent d'abord observée de façon macroscopique. Ce zoom permet d'aborder en détail chaque particularité de l'usure et de gagner en précision sur les conclusions qui s'y rapportent.

A- Définitions-Généralités

1- Les micro-usures dentaires: définition

D'après Fortelius et Solounias (2000), la micro-usure dentaire est une marque micrométrique de l'émail. Elle varie dans sa forme, sa taille, suivant la particule qui la provoque.

2- Les différents types

Le nom donné aux différents types de micro-usures a été inspiré par différentes études Walker et coll (1978, 250), Gordon (1982, 74), Teaford et Walker (1984,), Grine (1986), Semprebon et coll (2004, 2005).

2.1- Les ponctuations

Ce sont des empreintes de micro-usures circulaires ou semi-circulaires avec une longueur et une largeur approximativement égales [205]. Elles peuvent être larges (de 0.1 à 15 μ m de diamètre maximum) ou petites (0.03mm de diamètre). Les diamètres indiqués sont ceux relevés par Semprebon et coll (2004) et Merceron (2003) en stéréomicroscopie.

2.2- Les stries

Ce sont des microtraces allongées dont les côtés sont droits et parallèles. Selon Grine (1986) ce sont : « des dépressions allongées, rectilignes ou courbes, dont le rapport largeur sur longueur est inférieur à 0.25 ». Elles peuvent être fines, tout juste gravées dans la surface de l'émail, ou plus larges, plus marquées mais peu profondes ou encore très profondes, ressemblantes à des tranchées. Parfois les deux sont associées, une ponctuation se continuant par une strie.

Puech (2001) a caractérisé ces micro stries : «la géométrie de la rayure et sa profondeur étudiées par mesures micrométriques au microscope sont connues : la valeur moyenne de la profondeur est égale au 20^{ème} de la largeur ». Selon Puech (2001), on peut aussi distinguer pour une strie :

- le point d'application, qui peut être une ponctuation,
- la densité qui détermine la charge abrasive du matériau et l'usage de la surface,
- la direction et le sens du mouvement : plus difficile à évaluer car l'entrée et la sortie du grain sont matérialisées par une strie. Le sens des stries peut être influencé par la force et la propriété physique de la particule ainsi que par la structure de l'émail.
- La longueur,
- la largeur, dépendante de la taille de la particule,
- la profondeur, liée à la pression exercée.

2.3- Autres descriptions

Gordon (1982), Puech et Albertini (1983) décrivent des micro éclats et des gouges qui correspondent à des stries très larges plus ou moins longues, mais leur fréquence d'apparition est faible.

Nous savons que l'usure dentaire est en grande partie provoquée par différents phénomènes comme l'attrition, l'abrasion, l'érosion, et l'abfraction.

Les mêmes étiologies sont responsables des micro-usures dentaires. Nous allons essayer d'en définir les caractéristiques suivant les micro-usures et nous détaillerons les facteurs qui peuvent influencer.

B- Les agents responsables des micro-usures dentaires et les facteurs d'influences

1- Usure par abrasion

« C'est l'usure engendrée par une substance alimentaire ou non sans contact entre les dents antagonistes » (Puech et coll 1981).

L'abrasion, contrairement à l'attrition, concerne toutes les surfaces dentaires puisqu'elle est liée au passage d'une particule sur la dent. [77]

La particule au niveau de la dent peut soit se retrouver entre les faces occlusales des dents antagonistes et être entraînée dans le mouvement de la mastication, laissant sur la face occlusale les traces de son passage ; soit se retrouver entre les dents et la sangle musculaire (jugale ou linguale) et laisser des traces sur la surface buccale ou linguale des dents [246].

La substance concernée peut être de différente nature : [185]

- on peut avoir une abrasion liée à la mastication mettant en jeu des particules abrasives de l'alimentation,
- on peut aussi avoir une abrasion liée à l'utilisation de cure-dent en inter proximale ou à l'utilisation des dents comme pince provoquant une abrasion parafunctionnelle.

Dès qu'une substance étrangère entre en contact avec les dents, s'il y a une usure, c'est de l'abrasion.

Nous allons nous intéresser à ces particules abrasives, leurs origines et leurs implications dans la formation des micro-usures dentaires.

1.1- La charge abrasive des aliments : abrasions occlusale, vestibulaire et linguale.

Walker et coll (1978) étudient les micro-usures dentaires chez deux [Hyrax](#)⁴⁵ (mammifères). Un groupe est [paisseur](#)⁵⁴, l'espèce *P. johnstoni*, et se nourrit à 78% d'herbes en saison humide et devient brouteur à 57% en saison sèche. En saison humide les usures sont importantes, alors qu'en saison sèche, les usures sont identiques au groupe de brouteurs permanents auxquels appartient le genre *H brucei*. Ce dernier consomme des feuilles de buissons et d'arbres durant les deux saisons, un peu d'herbes en saison humide et les surfaces occlusales de leurs dents sont alors finement polies.

L'analyse des [féces](#)³⁵ montre des fragments de phytolithes chez *P. johnstoni*, de la silice des plantes chez *H brucei*, du quartz, du mica, de la [tourmaline](#)⁸⁶ et de l'augite de 50 à 200µm supposés avoir été transportés par le vent car ils sont présents en quantité égale chez les deux espèces.

Par rapport à l'usure retrouvée chez chacun, Walker en déduit que les stries d'usures donc l'usure importante de *P. johnstoni* est produite par les phytolithes, et que pour la surface finement polie, chez *H brucei*, qu'elle serait due à la cellulose et à la [lignine](#)⁵¹ des végétaux.

Nous traitons simplement de la charge abrasive des végétaux, mais les particules de silice peuvent se retrouver incorporées à de nombreux aliments ou par contamination éolienne, ou si une viande est cuite sur des cendres (en ce qui concerne les hominidés). Elles sont présentes en quantité plus ou moins importante. Par ailleurs le phytolithe, lui est un composant intrinsèque à la plante.

1.1.1- Le phytolithe

Lalueza et coll (1996), identifient des phytolithes sur la surface de l'émail dentaires d'échantillons de squelettes trouvés dans la Nécropole de Tarragone en Espagne. Après analyse au MEB et une microanalyse aux rayons X, le phytolithe apparaît être d'origine siliceuse.

Walker et coll (1978), identifient le phytolithe opalin aussi dans les fécès des *Hyrax* comme nous l'avons expliqué précédemment. C'est la silice qui précipite sous forme d'opale. Il est essentiellement présent en grande concentration dans les herbes ([monocotylédones](#)⁶⁰) et dans quelques plantes dicotylédones. D'après les auteurs, le phytolithe est libéré quand la cellule de la plante est brisée lors de la mastication.

La forme commune du phytolithe est bulliforme et de 50µm de longueur.

Le phytolithe est donc un dépôt de silice dans les cellules des plantes. Sa forme dépend de ces dernières. Ils peuvent être un élément de classification taxonomique et prouver la présence de telle ou telle plante dans un environnement donné. Son absorption par la plante se fait soit par pompage actif ou passif par la tige. Le pompage actif étant plus présent chez les [angiospermes](#)⁷ et les monocotylédones. L'imprégnation des parois cellulaires par cette silice augmente le soutien déjà assuré par la lignine et confère aux plantes une bonne défense contre le broutage [115,222].

D'après Puech et coll (1980), le phytolithe a des dimensions de 5 à 100µm et dessine des stries de 0,2 à 2µ suivant sa taille.

Merceron (2003) avance une taille de phytolithe de 8 à 200µm.

Alors si le phytolithe est capable de strier la dent c'est qu'il est à priori plus dur que l'émail dentaire [171,185].

D'après l'échelle de dureté [MOHS](#)³⁰ on a une dureté de : 4.5 à 5.0 pour les cristaux d'apatite, de 5.5 à 6.5 pour l'opale des plantes, et de 7 pour le quartz [194]

Danielson et Reinhard (1998) retrouvent des cristaux d'oxalate de calcium dans les [coprolithes](#)²⁶ archaïques d'humains préhistoriques de la région basse de Pecos du Texas. Les cristaux proviennent des phytolithes d'oxalate de calcium de la figue et de [l'agave](#)³. Ils sont plus durs que l'émail. L'oxalate de calcium est un sel insoluble et non absorbable par l'estomac, pouvant entraîner des calculs.

Pourtant Sanson et coll (article in Press) remettent en cause le fait que le phytolithe est la principale source des traces d'usure dans l'abrasion alimentaire. En effet après expérimentation, le phytolithe semble moins dur que l'émail. Ils utilisent pour évaluer cette dureté l'échelle de [Vickers](#)²⁹. Elle est de 51 à 211 HV pour le phytolithe et de 257 à 397 HV pour l'émail. D'après ces auteurs, les premiers responsables des micro-usures seraient donc plutôt les grains exogènes.

Les études sont contradictoires car Gügel (2001) montre que la morphologie des ponctuations reproduites expérimentalement et la perte d'émail était fonction de la présence de phytolithes ou non dans les céréales et malgré la variation de taille et de formes des phytolithes, certains types sont caractéristiques de céréales donc capables de produire des micro-usures spécifiques.

Il est important de noter que la contradiction des auteurs est fondée sur des échelles de dureté différentes. Alors, comment peut-on comparer objectivement les différentes études ? Pourtant la dureté Vickers est essentiellement une échelle d'évaluation de la dureté des matériaux par des essais de pénétration, alors que la dureté MOHS caractérise la dureté des minéraux après des essais de rayage. Il semble que pour évaluer la dureté des phytolithes et de l'émail à composante majoritairement minérale, il soit plus judicieux d'utiliser l'échelle de MOHS. Les travaux de Sanson sont actuellement réévalués et il semblerait qu'elle aurait mesuré la dureté de la résine dans laquelle se trouvait les phytolithes [194].

D'autre part, les dents hypsodontes des mammifères herbivores du Tertiaire, étaient-elles en réponse à une alimentation contenant des végétaux plus riches en grains abrasifs, et silice. Les dinosaures herbivores du Crétacé, eux ne présentent aucune adaptation dentaire à ce type de plantes puisque leurs dents usées, ou cassées étaient remplacées (Cf Polyphiodontie). Remarquons que la présence de phytolithes, donc de silice, dans les parois cellulaires des plantes, a certainement induit une augmentation de l'usure dentaire des consommateurs de ce type de plantes [115].

Si les phytolithes ne sont pas reconnus à l'unanimité comme responsables des micro-usures dentaires, ils ont, toutefois, une grande implication pour ce qui est de l'usure dentaire chez les herbivores.

1.1.2- le quartz et autres minéraux

Les particules de quartz se sont aussi révélées être des agents responsables des micro-usures dentaires. Elles peuvent adhérer à la nourriture et entraîner des stries (Covert et Kay 1981, Peters 1982) et des ponctuations [136].

Les particules de quartz retrouvées par Puech et coll (1980), ont une taille qui varie de 50 à 200µm, elles seraient présentes sur la surface externe des végétaux et de la viande et leurs traces dans l'émail seraient fonction de la géométrie de leur cristal.

Walker et coll (1978), ont fait la même découverte dans les fèces d'*Hyrax*.

La dureté MOHS du quartz est de 7, celle de l'émail est de 5 [195].

Ussunet-Zarrouk (1991) en distingue trois catégories :

- les non usés,
- les émoussés luisants,
- les ronds mats.

Kirz (1989) précise que l'on trouve différentes origines pour le quartz : éolienne, marine, et que sa forme et sa dureté en dépendent :

- un grain non transporté aura les angles vifs et coupants,
- un grain arrondi aura une origine aquatique et pourra glisser sur la surface de la dent sans l'entailler,
- un grain résistant s'émoussera pendant le trajet,
- un grain friable se fragmentera.

Le quartz est reconnu, à l'unanimité des auteurs, être une particule pouvant rayer la surface dentaire.

Les granulations peuvent aussi être introduites par la main de l'homme lors des préparations culinaires, comme le montre Mahoney (2006). Il note une grande différence entre les micro-usures dentaires des chasseurs-cueilleurs du [Natufian²⁷](#) et les agriculteurs

Le degré d'abrasion de l'alimentation dépend de son origine (végétale ; animale), de son environnement (ouvert ou fermé), de sa préparation (cuite sur les cendres ou crue, utilisation de pierre à moudre), et de la présence des grains de caractéristiques variables (tailles, émoussés ou non). De surcroît, plus la mastication est lente comme celle des végétaux chez les ruminants), plus l'action abrasive augmente (Kirz, 1989). Pourtant même si la nourriture ne contient pas de particules abrasives telles qu'elles ont été décrites ici, la consistance des aliments joue aussi un rôle dans l'abrasion par la force masticatoire développée [123].

1.2- l'abrasion interproximale

Elle est moins liée à l'alimentation qu'au passage de matériaux en inter proximale. Frayer (1991) confirme cette hypothèse en reconnaissant que l'utilisation de cure-dent en inter proximale était la principale cause des cannelures artificielles retrouvées sur les dents humaines. Il remet en cause la théorie de Brown et Molnar (1990) sur l'origine de ces cannelures, qui selon eux étaient liées au traitement de tendons. Notons tout de même que des cannelures subverticales inter proximales peuvent être indirectement liées à la mastication. Villa et Giacobini (1995) ont examiné ces cannelures au MEB, elles mesurent 0.1 à 0.5 mm de largeur et se sont formées pendant la vie d'une population de Néandertaliens. Il semblerait qu'elles soient liées à l'action conjuguée de l'érosion et de l'abrasion. Développées sur une partie de la dent exposée aux marques de stress, on observe un changement d'orientation des prismes d'émail à ce niveau. Il pourrait donc y avoir une corrélation entre la structure de l'émail et le stress masticatoire engendrant ce type d'usure.

2- usure par attrition

C'est l'usure dentaire engendrée par le contact de deux surfaces dentaires antagonistes, en occlusion ou par frottement entre les faces proximales [77]. L'aspect en MEB a été étudié par Akpata et coll (1991) sur les dents humaines extraites et *in vivo*. Ils démontrent que l'on peut observer les tubuli dentinaires si on a des îlots de dentine exposée.

L'attrition selon sa définition peut donc se produire par des habitudes para fonctionnelles telles que le bruxisme ou lors de la mastication puisqu'on a des contacts dents sur dents lors de celle-ci.

Puech et coll (1981) explique que lors d'une usure importante, sans indice de présence d'une particule d'abrasion, on distingue au microscope une « altération de surface par fatigue ». On différencie ces facettes de contacts dents sur dents par leur brillance. Puech et Albertini (1983) décrivent des surfaces d'attrition de la canine du singe comme étant « lisses, brillantes avec un poli en miroir ».

Mahoney (2005) explique les hypothèses de Teaford et Runestad (1992) et de Teaford et Walker (1984, 1983), selon laquelle les stries peuvent être provoquées par l'attrition. Teaford et Walker (1983) étudient les molaires du cochon d'Inde. Celles-ci ont la particularité de sortir et de s'user alors que le cochon d'Inde est in utero, on élimine alors l'effet de toute particule abrasive. A l'observation, les auteurs notent une absence de stries sur les dents du nouveau-né, mais la présence de ponctuations. Ils en concluent que l'attrition ne peut pas provoquer des stries. Mahoney (2005) énonce les limites de cette dernière expérience dont la plus évidente est qu'effectivement avant qu'il naisse, le cochon d'Inde n'a pas de réelle action masticatrice et les mouvements sont minimes. La chance de provoquer des stries est très réduite, car la force musculaire générée par ses muscles est peu développée.

L'attrition peut-elle provoquer la formation de ponctuations et alors comment la provoquent-elle ?

On a quelques réponses tout d'abord chez Pérez-Pérez et coll (2003 162) qui étudient les surfaces buccales d'une population d'hommes fossiles du Pléistocène moyen et tardif. Afin de vérifier que les surfaces buccales n'ont pas été abîmées par des processus d'altération post-mortem, ils vérifient la zone inter proximale. Ils précisent que cette zone est rarement exposée aux micro-usures produites par la mastication et que les micro-usures sont essentiellement dues au contact dent sur dent qui entraîne des pincements des prismes d'émail provoquant la formation de ponctuations de la taille d'un prisme. On aurait ainsi l'explication de la formation des ponctuations dans les zones d'attrition.

Puis Mahoney (2005) en reprenant les arguments de Teaford et Runestad (1992) et Teaford et Walker (1984) développe un peu. En effet la surface dentaire absorbe la force de la mastication sur certain point suivant son relief (Puech et coll 1981) et selon Teaford et ses collaborateurs, à ce niveau, se produit une soudure minutieuse entre les points d'impact. Au cours de la mastication, on peut avoir rupture de ces points et formation de ponctuations.

Mahoney (2005) ajoute tout de même que cette hypothèse reste à explorer.

3- usure par érosion

L'érosion c'est « l'action d'une substance, d'un agent qui érode » entraînant « une dégradation progressive, une usure lente » [121].

Kirz (1989) ajoute « qu'elle agit par action chimique acide des aliments ou physique des particules dures en suspension dans la salive ou le bol alimentaire ».

Nous pouvons aussi différencier l'érosion au cours de la vie du sujet étudié de l'érosion produite par l'environnement dans lequel la dent a été fossilisée.

Puech et coll (1981) évoque l'effet de l'action chimique sur l'abrasion, c'est-à-dire sur les copeaux de dents et sur l'attrition. La déformation de l'émail serait facilitée par l'érosion. En conclusion, il retiendra le terme de « corrosion chimique » plutôt que d'érosion, celle-ci augmentant l'effet des usures mécaniques des dents de cerfs.

L'expérience de Eisenburger et coll (2002), soumet une surface d'attrition à l'acide citrique (pH=3,2). L'observation en MEB donne un aspect émoussé et poli dans la direction d'usure imposée sauf pour certaines tranchées et sillons courant le long de la surface. L'émail a un aspect plus usé sur les surfaces dentaires soumises à l'attrition seule. S'il y a présence d'un acide, les particules d'émail décrochées par l'effet d'attrition sont plus rapidement émoussées et produisent ainsi moins d'usure. In vivo, la situation sera aussi différente par la présence d'autres éléments influençant la formation d'usure tels que : la salive, le ligament alvéolo-dentaire qui peuvent absorber les contraintes.

Enfin, l'érosion aura des effets variables sur l'émail et sur la dentine (Barbour et Rees 2006). L'émail sera ramolli et on aura une perte irréversible des tissus. L'action sur la dentine est moins bien comprise car la structure et la composition de la dentine est plus hétérogène.

Les facteurs favorisant l'érosion sont, le pH, le type d'acide, la concentration, la fréquence et son mode d'exposition.

Nous avons pu noter qu'attrition et abrasion se différencient par la seule présence d'une particule entre les surfaces dentaires.

L'abrasion se retrouve essentiellement au cours de la mastication, à la fois sur les surfaces occlusales, buccales et linguales, mais rarement sur les faces inter proximales. La particule abrasive ou le matériau interposé laissera des empreintes autrement dites des micro-usures caractéristiques.

L'attrition se retrouve sur les surfaces occlusales à différentes occasions, physiologiquement au cours de la mastication et pathologiquement au cours des habitudes parafunctionnelles comme le bruxisme. On la retrouve aussi sur les surfaces inter-proximales indirectement liée à la mastication et aux forces engendrées durant celle-ci. On ne retrouvera pas de surfaces liées à l'attrition sur les surfaces buccales et linguales. Enfin l'aspect de surface sera plutôt poli.

La combinaison érosion, abrasion, attrition augmente l'usure.

Certains éléments peuvent protéger la surface dentaire :

Tout d'abord, la salive, par la formation de la pellicule acquise exogène, diminue l'effet de l'attaque acide.

Mais aussi, le fluor, par substitution avec les ions hydroxyles de la structure chimique du cristal d'apatite, renforce ce dernier.

S'ajoutant à la combinaison des trois actions principales que l'on vient de décrire, d'autres facteurs s'associent pour agir conjointement sur le phénomène de l'usure tels que la structure des tissus biologiques, les conditions environnementales et génétiques ainsi que les habitudes parafunctionnelles et l'âge.

4-Les facteurs d'influence des micro-usures dentaires

Ils agissent sur la forme, la fréquence, la taille des micros traces dentaires. Gordon (1984) développe ces facteurs afin que les chercheurs analysent avec précaution et discernement les traces de micro-usures dentaires.

4.1- la position de la molaire

Gordon (1984a) étudie les mêmes facettes sur différentes molaires de la même dentition d'un chimpanzé. Elle démontre que la fréquence des stries, la longueur des stries et le diamètre des ponctuations diminue d'antérieur en postérieur à la mandibule alors que la fréquence des ponctuations augmente de M1 à M3. Ceci est lié, d'après l'auteur, à l'anatomie fonctionnelle de la mâchoire des primates, car le cisaillement et la compression ne peuvent être uniformes sur toutes les molaires durant le cycle de mastication.

Il est indispensable, comme l'indique Mahoney (2006) de standardiser les études et de prendre, quand c'est possible, toujours la même molaire, de préférence M2, qui se trouve entre M1 et M3 et qui présentera, à priori, un niveau d'usure intermédiaire.

Pérez-Pérez et coll (1994) étudient la surface buccale des molaires d'humains et vérifient que les stries buccales ont des caractéristiques qui ne varient pas significativement parmi les dents pour chaque individu. Ils se soustraient donc de l'influence de la position de la molaire en s'intéressant à cette face.

Pour les faces occlusales des molaires, Mahoney (2005) remarque que beaucoup d'auteurs ont pris pour référence Gordon (1982, 1984a) et ont choisi d'étudier toujours la même molaire. Il note que Gordon expérimente sur le système manducateur de chimpanzé, or chez l'homme les influences peuvent être différentes. Sans études approfondies sur le sujet la règle est donc d'étudier, si possible, toujours la même dent.

Le problème est que dans certain site archéologique, les échantillons sont petits et l'assurance de retrouver en bon état de conservation la même dent chez tous les spécimens est mince. Chez les ongulés, la même précaution est utilisée dans les protocoles de Merceron (2003), Rivals et Deniaux (2003).

4.2- le type de facette

Gordon (1984b) montre, chez les primates, une différence dans les traces d'usure retrouvées sur différentes facettes d'une même molaire. On a moins de ponctuations sur les facettes de cisaillement, et plus de ponctuations sur les surfaces de broiement. On a autant de stries sur les deux types de facettes, malgré la longueur des stries qui est deux fois plus grande sur les facettes de cisaillement. Les ponctuations sont aussi 40% plus larges sur les surfaces de broiement. On peut supposer que ces disparités suivant le type de facette se retrouvent chez toutes les espèces, mais dans des proportions évidemment différentes de celles relevées chez le primate, et fonction du régime alimentaire.

King et coll (1999a) montrent aussi que chez le *Griphopithecus alpani* (hominoïde du Miocène, -15 Ma) les facettes de la phase II de la mastication présentent plus de traces et de ponctuations que celles de la phase I, ce qui rejoint Gordon (1984b)

4.3- L'âge et le sexe

Avec l'âge le degré de minéralisation de la dent augmente [85]. On peut penser qu'elle sera alors plus résistante à la formation de micro-usures. Pourtant chez les dents âgées on trouve légèrement plus de calcium (37,2% au lieu de 35,6% chez la jeune), un peu plus de phosphore (17,40% au lieu de 16,82%) mais un peu moins de magnésium (0,20 au lieu de 0,29%) et de carbonate. Ces modifications entraînent une diminution de la résistance de l'émail à l'attaque acide donc à l'érosion [73]

Gordon (1984a) suggère que l'âge affecte aussi la densité des traces d'usure rencontrée.

Les dents de dentition juvénile (canines et troisième molaire non éruptées) montrent 50% de traces en plus par mm² que celles de dents adultes. Les M1 des adultes montrent moins de traces. M2 a une densité intermédiaire. M3 a une densité de traces 50% plus importante que M1. La densité totale des traces d'usure diminue avec l'âge. Selon Karlström (cité par Gordon 1984a), ce serait du à l'effet de l'érosion constant qui remodèle les surfaces, mais aussi à la dureté de surface et de subsurface qui est différente suivant les dents.

Pérez-Pérez et coll (1994) montrent que les striations vestibulaires s'accumulent après une longue période de temps, contrairement aux surfaces occlusales de Gordon (1984a). L'âge a donc un effet cumulatif. Il distingue aussi une nette discrimination sexuelle dans les micro-usures de la population d'*Homo heidelbergensis* de Sima de los Huesos (Espagne) qui sous tend l'hypothèse que le régime alimentaire était différent suivant le sexe.

Au contraire King et coll (1999a) ne relèvent aucune variation liée à l'âge ni au sexe chez la population de trois hominoïdes existants (*Gorilla gorilla gorilla*, *Pan troglodytes verus*, *Pongo pygmaeus pygmaeus*).

Il n'y a pas de règle prédéfinie pour déterminer la réelle influence de ces deux facteurs, âge et sexe, puisque cela varie selon la population étudiée. On sait simplement qu'ils peuvent intervenir de façon significative soit dans la formation, soit dans la variation, mais aussi sur la disparition de ces micro traces. Il est donc important d'y prêter attention dans l'interprétation des résultats.

La composition minérale de l'émail intervient de façon significative à ce niveau puisque celle-ci variera en fonction des milieux de vie des hommes et animaux. Elle impliquera une différence plus ethnique.

4.4- La structure de l'émail

4.4.1- La structure biochimique

La structure de l'émail a un rôle essentiel de protection contre le phénomène d'usure. Citons comme l'exemple dans notre pratique quotidienne : nous conseillons l'application de fluor sur les dents afin que l'ion fluor puisse s'intégrer à la structure cristalline de l'hydroxyapatite et la renforcer.

4.4.2- La microstructure de l'émail

Au sein de l'émail prismatique, on distingue trois arrangements, comme nous l'avons déjà expliquée dans le II C, les modèles 1, 2, 3 décrits par Maas (1991). Ces dispositions ont des propriétés physiques variables. Les modèles 2 et 3 représentés dans l'expérience de Maas (1991), par *Ovis* et *Homo* ont une orientation des cristaux d'hydroxyapatite dans les prismes, parallèles à l'axe du prisme. Mais avec une direction apicocervicale et une direction des forces de cisaillement identiques, on remarque alors que l'abrasion est plus facile et les stries plus larges. En résumé, si l'axe longitudinale des prismes est oblique à la surface (ainsi que les cristaux qu'ils contiennent), on a des stries plus larges quelque soit la particule, contrairement à la situation où les prismes seraient perpendiculaires à la surface.

Si on reprend l'histologie, on retrouve trois grands types d'organisation histologique d'émail au sein des différentes espèces (Martin et coll, 2003) : l'émail aprismatique, l'émail prismatique d'organisation radiaire, l'émail prismatique qui décusse.

Etudié de ce point de vue, on peut aussi attribuer à chaque type, des propriétés de résistance différentes.

L'émail aprismatique serait plus dur que l'émail prismatique (Hodge et McKay 1933 cités par Maas 1991) en partie grâce à sa plus grande minéralisation (Gwinnett 1967 cité par Maas 1991) et au parallélisme des cristaux qui sont perpendiculaires à la surface dentaire. Mais cet émail est aussi plus fragile face à la propagation des fractures ou fissures (Maas et Dumont 1999). Il est présent chez les reptiles et chez les mammifères. Chez ces derniers, il est réduit à une fine couche de surface sauf chez certains primates et chauve-souris se nourrissant d'aliments très acides ou sucrés chez lesquels on retrouverait une épaisse couche d'émail aprismatique sur les molaires jugales (Teaford et coll 1996).

Dans l'émail prismatique d'organisation radiaire, c'est-à-dire des prismes s'étendant de façon rectiligne de la jonction émail/dentine à la surface, les prismes rencontrent la surface dentaire perpendiculairement et résistent mieux à l'usure par abrasion (Martin et coll, 2003). Teaford et coll (1996) remarquent la présence de prismes d'émail à direction radiaire associée à un émail épais chez *Apidium* (primate de l'Oligocène du Fayum, frugivore et durophages). Chez les primates actuels mangeant régulièrement des objets durs, on retrouve une ondulation des prismes.

D'après les auteurs, *Apidium*, primate de petite taille a utilisé une autre stratégie : l'émail épais et les prismes à direction radiaire pour faire face à un régime alimentaire hautement abrasif.

L'émail prismatique dont les prismes ondulent est plus résistant aux risques de propagations de fractures des dents sujettes à de grands stress (Koenigswald et coll 1987, cités par Koenigswald 2000). L'ondulation des prismes est une adaptation à l'augmentation des stress de mastication associée à l'augmentation de la taille du corps et non pas une adaptation pour les mangeurs d'objets durs, comme on le relevait à travers les espèces de primates actuels. (Teaford et coll 1996).

On a souvent une association de ces deux derniers types d'émail au sein de la population des primates qui influencent les propriétés physiques de l'émail (Maas et Dumont 1999).

Maas (1993) fait aussi une découverte chez le Galago à queue épaisse, *Otolemur crassicaudatus*, mammifère primate. L'émail des molaires de ce primate a généralement une direction radiaire avec un modèle d'organisation de type 1 des cristaux. On retrouve aussi de l'émail aprismatique en surface et de l'émail prismatique avec un modèle 3 aux niveaux intermédiaire et profond (au niveau de la JED). L'orientation du grand axe des prismes diffère selon les régions fonctionnelles, ainsi que l'orientation des cristaux. Les facettes cuspidiennes sont caractérisées par des zones interprismatiques parallèles et des zones prismatiques obliques par rapport à la surface. Cet arrangement serait plus résistant à l'usure lorsque les charges compressives dominent. Sur les facettes I et II de la mastication, les cristaux de la substance interprismatique et des prismes interceptent la surface obliquement, cet arrangement résisterait mieux à l'abrasion quand les forces de cisaillement, parallèles à la surface, prédominent.

D'autres recherches confirment le rôle de la microstructure sur l'usure, Shimizu et coll (2005) notent que l'effort de contrainte sur la surface est plus faible lorsque les prismes interceptent la surface obliquement, ils ont donc une plus grande capacité d'absorption. Cet effort est plus important si les prismes forment un angle de 60° par rapport à la surface.

En conclusion, la structure biochimique, la microstructure, et l'ultrastructure de l'émail ont un rôle essentiel sur sa capacité à résister à l'usure ou non. Des adaptations se sont créées au sein des espèces face aux nécessités écologiques, alimentaires, biologiques et morphologiques. Les différentes stratégies d'organisation architecturale de l'émail impliquent différents niveaux de résistance à l'usure.

4.5- la taphonomie

Les événements post-mortem peuvent altérer les surfaces dentaires et augmenter ou diminuer la lisibilité des surfaces d'usure. Les sédiments peuvent dégrader les traces de micro-usures (Gordon 1984b, King et coll 1999b). Le traitement de la dent lors du nettoyage des débris peut aussi abîmer la dent.

Le processus de taphonomie correspond à toutes les altérations de l'os de l'animal après sa mort, comprenant à la fois les effets de la fossilisation, ceux produits lors de sa découverte et de sa conservation (King et coll 1999b).

Il est important de pouvoir déterminer sur les dents fossiles mises au jour, quelle part dans ces altérations est d'origine post mortem ou ante mortem. En effet, afin de faciliter une étude sur les micro-usures, il est nécessaire que les dents ne soient pas trop endommagées, et il est indispensable de pouvoir distinguer les différentes origines des traces d'usures.

Teaford (1988) explique que la distinction entre usure ante mortem et post mortem est possible. D'une part les usures produites durant la mastication suivent le mouvement du cycle masticatoire. Un changement soudain de direction ou une augmentation importante de l'usure sur une facette n'étant pas une facette de mastication devrait être traitée avec prudence.

Pérez-Pérez et coll (2003) qui étudient les surfaces buccales de dents fossiles d'humains de Sima de los Huesos, différencient les dents endommagées en post mortem en vérifiant sur toutes les facettes la présence de micro-usures de même types. Celles-ci sont alors liées à un processus d'altération post-mortem. Si aucune usure en interproximal ne ressemblent à celle des zones occlusales et buccales, on peut penser que la dent a été préservée.

Afin de pouvoir faire un comparatif, Puech et coll (1985) réalisent plusieurs expériences en soumettant une dent à divers processus reproduisant des conditions possibles

d'usure après la mort : la projection de particule abrasive, simulant le transport éolien de sable, le frottement d'un caoutchouc associé ensuite à des cristaux de calcite, le brassage dans un tonnelet d'eau seule dans un premier temps, puis avec des grains de quartz simulant le transport dans un milieu aquatique.

Pour terminer, ils testent l'effet de l'acide phosphorique, car lors du dégagement des fossiles, de l'acide est utilisé avec des lavages fréquents. Ils comparent ensuite les différentes images microscopiques des surfaces d'altérations obtenues avec la dent de l'hominidé de Garusi.

Ils découvrent la présence de ponctuations sur toutes les surfaces des deux prémolaires de cet hominidé, qui ne correspondent pas à celles produites lors des expériences précédentes ; ces ponctuations seraient formées par l'action chimique des sédiments au cours de la fossilisation. Ensuite, ils identifient des impacts sur toute la surface dentaire, une nouvelle fois, d'une longueur moyenne de 13µm qui sont, d'après les auteurs, liés à des particules d'origine éolienne. Enfin on distingue entre les impacts, l'émail finement poli, montrant des marques spécifiques de la fonction masticatrice, telles que les crénelures produites par la mastication de végétaux.

Une autre étude a été menée par King et coll (1999b), afin de déterminer si des traces découvertes sur les dents d'un hominoïde de Pasalar (Turquie) étaient d'origine ante ou post mortem.

Leurs conclusions sont les suivantes :

L'acide affecte l'émail et les micro-usures à différents degrés en changeant les traces et en découvrant les prismes d'émail. L'acide hydrochlorique entraîne une forte érosion. Une érosion moins importante est produite aussi par l'acide citrique. Ces deux effets sont identifiables et ont été retrouvés sur les dents des hominoïdes du Pasalar.

L'alcalinité a moins d'effets préjudiciables, elle accentue les micro-usures présentes par nettoyage, mais elle peut aussi agir légèrement sur l'orientation de certaines traces.

Les sédiments polissent la surface dentaire. Dans l'expérience, seuls les grains de quartz de taille moyenne modifient les micro-usures essentiellement par oblitération de celles-ci.

Pour finir, ils soulignent que les altérations post mortem sont généralement identifiables au sein des échantillons retrouvés et on peut alors écarter les spécimens concernés afin qu'ils ne faussent pas les résultats, si sur une surface dentaire occlusale impliquée dans le cycle de mastication une seule strie change d'orientation, on ne l'a prendra pas en considération (Mahoney 2005).

La formation de micro-usures dentaires est soumise à de nombreuses influences extrinsèques (âge, sexe, taphonomie) mais aussi intrinsèques (position de la molaire, facette, structure de l'émail). Il appartient au chercheur par son protocole d'étude de se soustraire le plus possible à ces variables, en standardisant le travail, et en gardant un œil critique sur les résultats afin de pouvoir déceler des contradictions.

L'abrasion et l'attrition ont lieu, en partie, durant la mastication. Nous allons donc traiter de celle-ci. Nous allons aussi définir plus en détail les différentes facettes d'usures, les corrélérer avec les micro-usures qu'elles présentent et leur fonction. Enfin nous aborderons aussi l'analyse des mouvements mandibulaires à travers les micro-usures dentaires, ainsi que le comportement d'ingestion.

C- Les micro-usures et la biomécanique mandibulaire

1- Rappels :description du cycle de mastication de l'homme

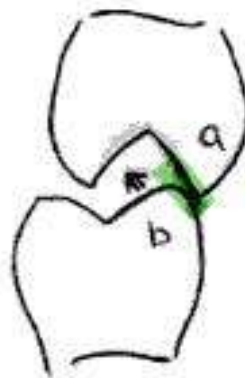
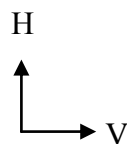
Mahoney (2005) reprend plusieurs études sur le cycle de mastication : des études de cinéradiographie (Crompton et Hiiemae 1970, Kay et Hiiemae 1974), et des études de Kay (1977) et de Mills (1975) sur l'orientation des stries sur les facettes d'usure. Il décrit ensuite le cycle de mastication : de la position ouverte à la position fermée où les mouvements mandibulaires amènent les molaires inférieures en alignement avec les molaires supérieures (Hiiemae 1978 cité par Mahoney, 2005). La fermeture se termine lorsque les cuspides vestibulaires de l'hémi-arcade droite sont en contact. Ce mouvement écrase la nourriture entre les cuspides et la consistance des aliments détermine si les cuspides se touchent ou non (Kay et Hiiemae 1974, Mills 1981, cités par Mahoney, 2005).

L'écrasement se produit quand la force exercée entre les dents est perpendiculaire au plan de contact.

Cette phase de fermeture est divisée en deux phases : phase buccale et linguale qui correspondent au phase I et II de Kay et Hiiemae (1974).

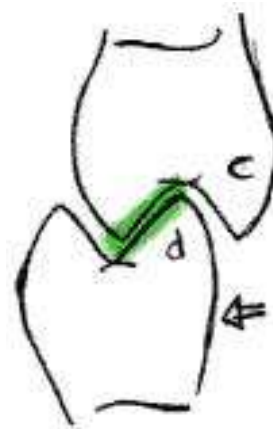
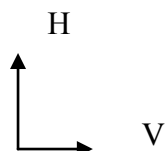
La phase I (buccale) : la surface du sommet de la cuspide vestibulaire de la molaire mandibulaire (b), coté droit, glisse sur la surface palatine de la cuspide vestibulaire de la molaire maxillaire droite (a), jusqu'à la dépression centrale où on obtient la position d'intercuspidie. Ce mouvement a pour action de cisailer la nourriture.

Fig 57 : dessin d'entrée de cycle de mastication
(Phase I, buccale)



La phase II (linguale) commence avec un déplacement de la mandibule vers la gauche et antérieurement, ce qui guide la face linguale de la cuspide vestibulaire de la molaire inférieure droite (d) en contact avec la surface vestibulaire de la cuspide palatine de la molaire supérieure droite (c). Ce mouvement écrase la nourriture entre les faces des molaires (Kay et Hiiemae 1974) ce qui peut entraîner des contacts dents sur dents suivant la consistance des aliments.

Fig 58 : dessin de sortie de cycle de mastication.
(Phase II linguale)



Le meulage des aliments nécessite une force à deux composantes : perpendiculaire pour l'écrasement et parallèle pour le cisaillement.

La phase de réouverture correspond au retour de la mandibule en position ouverte.

Le cycle de mastication décrit ci-dessus est celui de l'homme. Pourtant dans de nombreuses études sur les primates et ongulés, malgré les différences importantes dans la morphologie du système manducateur, l'analogie est faite et on retrouve les termes de phase I et II de la mastication. [221]

La formation des micro-usures dentaires provient en partie de la mastication. Cette dernière définit des surfaces d'usure sur les dents, ce sont les facettes. Sur ces dernières on essaie de corréler les micro-usures avec la fonction. Parallèlement la morphologie mandibulaire a aussi une incidence directe que nous démontrerons. Enfin nous nous intéresserons à la définition de la direction du mouvement mandibulaire à travers les micro-usures.

2- Les micro-usures dentaires et les facettes

La mastication dessine au sein des dents des facettes d'usure. Ces dernières doivent être définies car leur choix dans le protocole d'étude des micro-usures est primordial.

2.1- Facettes des molaires

On retrouve deux zones de prédilections selon les auteurs, chacune ayant ses avantages et ses inconvénients.

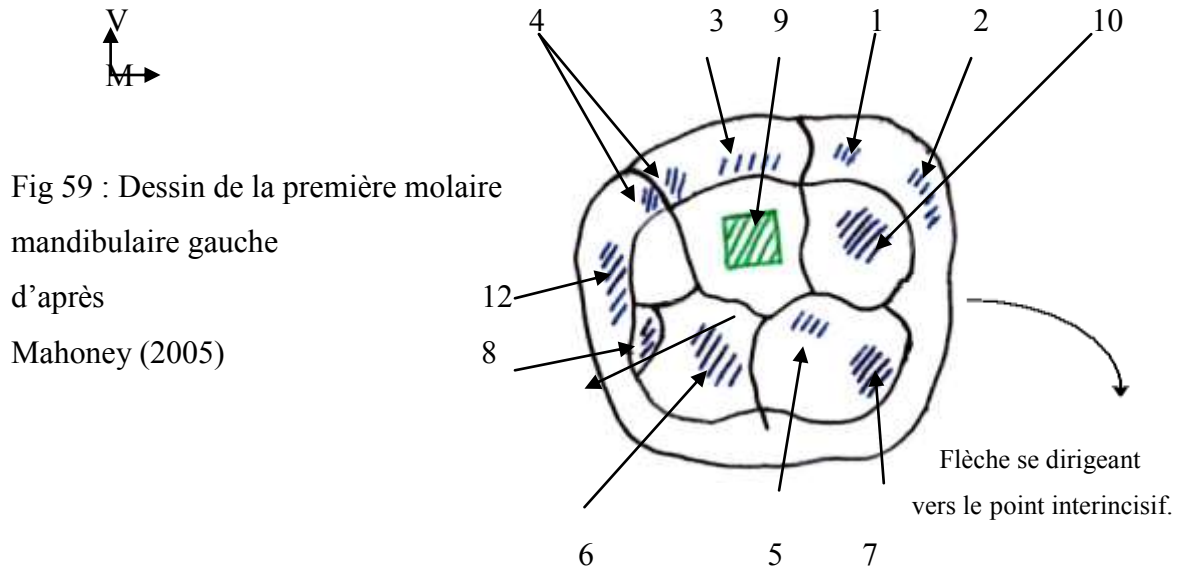
2.1.1- Faces occlusales

2.1.1.1- définition

Un système d'identification des facettes est mis en place par Butler (1952 repris par Mahoney 2005) pour les espèces mammifères.

Kay (1977) a numéroté les facettes de 1 à 10x alors que Gordon (1982) a nommé les facettes d'usure des cuspidés avec des lettres. La plupart des chercheurs font un mélange des deux systèmes (Mahoney 2006).

Mahoney (2005) nous fournit un détail des différentes positions des facettes tirées de la classification de Maier and Schneck 1982 :



Puis nous avons la classification de Kay (1977) utilisée par Gordon (1984, 1982) :

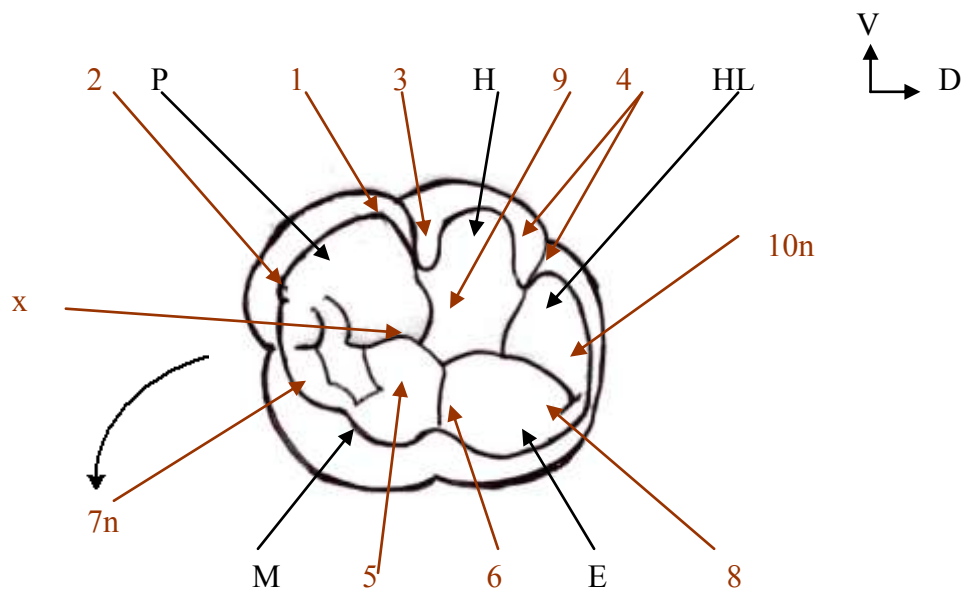


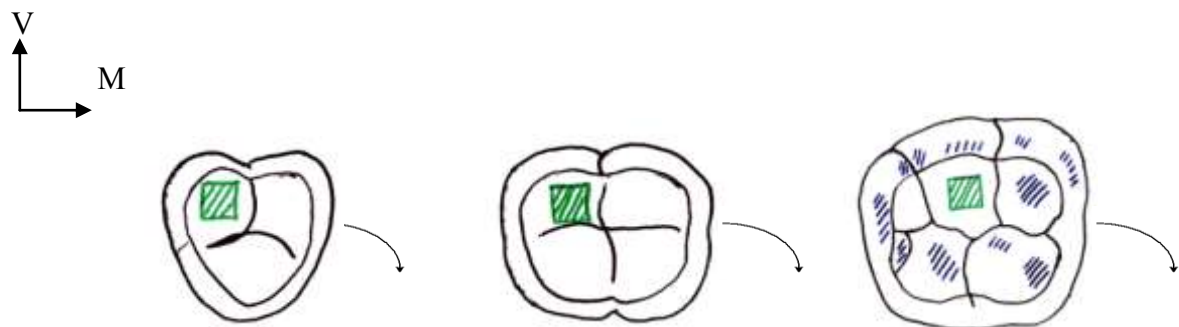
Fig 60: Dessin d'une vue occlusale de 1ère molaire mandibulaire droite de chimpanzé, montrant les facettes de 1 à 10 selon la terminologie de Kay (1977) avec quelques ajouts de Gordon K.D.(1984b).

P(protoconide) ; H(Hypoconide) ; HL(hypoconulide) ;M(métaconide) ; E (entoconide)

Les facettes 1 et 2 de Gordon (1984b) sont tirées de la numérotation de Kay (1977). Ces facettes correspondent à localisation des numéros 1 et 2 de Mahoney (2005, 135). Mais la numérotation de Kay (1977) est attribuée aux molaires des primates non humains ; celle de Maier et Schneck reprise par Mahoney (2005) est attribuée aux molaires humaines. Elles sont toutes impliquées dans la phase de cisaillement qui est la phase I du cycle de mastication.

La facette 9 humaine de Maier et Schneck, impliquée dans la phase II, correspond à la description faite de la localisation de la facette 9 de primate de Kay (1977) et a le même rôle. C'est une facette fonctionnelle lors de la phase II de la mastication qui provoque des mouvements perpendiculaires (écrasants) et parallèles (cisaillants) à la surface occlusale (Kay et Hiiemae 1974, Janis 1990, reprirent par Mahoney 2005). Cette facette se situe sur la partie linguale de l'hypoconide de la molaire inférieure et sur la face buccale du protocône de la molaire supérieure (fig 61 p209) [96].

Elle est donc impliquée dans la phase de broiement et d'écrasement des aliments c'est-à-dire la phase II, sa position sur M3, M2, M1 inférieures est dessinée ci-contre :



La facette 9 est utilisée dans de nombreuses études : Grine (1987), Teaford et Robinson (1989), Teaford et Runestad (1992), Merceron (2003) et Mahoney (2006a,b) étudient tous la facette 9 de la 2^{ème} molaire inférieure.

Merceron (2003) travaille sur chaque deuxième molaire de spécimen adulte d'espèces ongulés et primates actuels afin de réaliser une base de données importante. Il reprend Gordon (1982) qui suggère de se concentrer sur ces deux molaires puisqu'on peut y examiner des usures intermédiaires à celles de la première molaire et de la troisième molaire.

Chez le primate il s'intéressa :

- A la facette 9 broyeuse, facette de référence et reprise dans différentes études citées précédemment.

- A la facette 3 coupante, qui se situe sur la face disto-linguale du paracône de la molaire supérieure et sur la partie mésio-vestibulaire de l'hypoconide de la molaire inférieure. Elle est active durant la phase I (cisailante) de la mastication qui entraîne des mouvements parallèles à la surface.

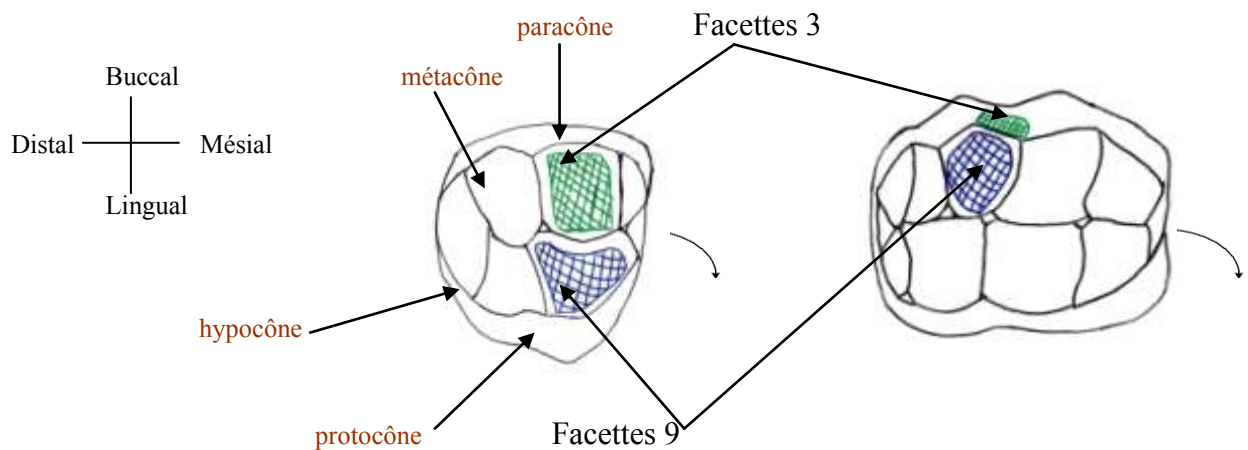
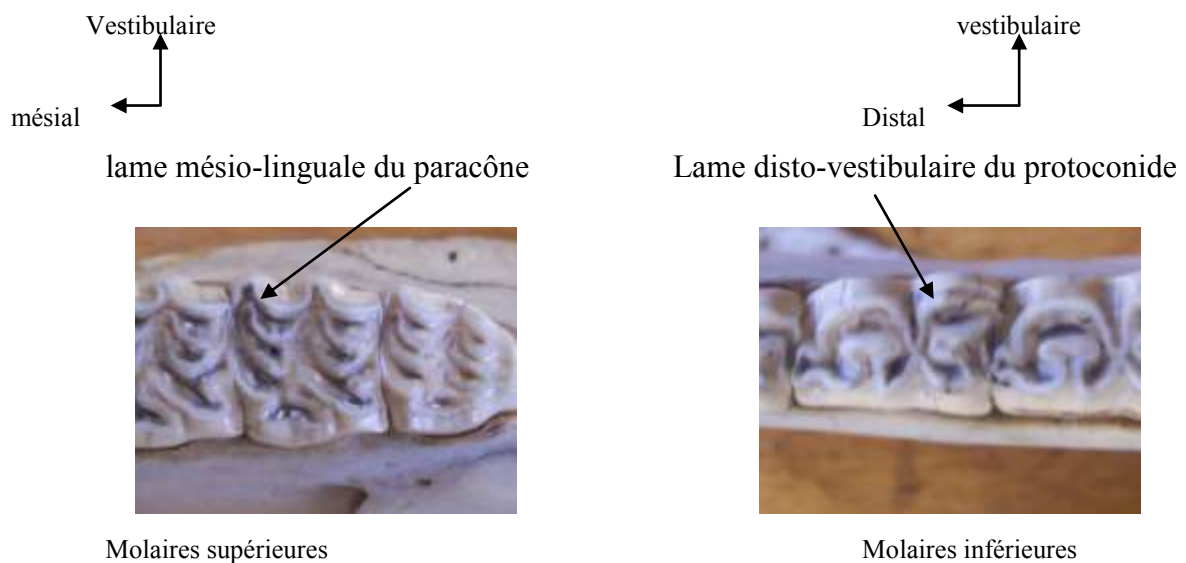


Fig 61 : Localisation des facettes dentaires sur la 1^{ère} molaire supérieure et inférieure de primates selon la classification de Kay (1977).

Chez l'ongulé, il s'intéressa à la lame mésio-linguale du paracône de la molaire supérieure ainsi qu'à la lame disto-vestibulaire du protoconide des molaires inférieures, ces deux lames étant en occlusion pendant la phase I coupante vestibulaire de la mastication.



Molaires supérieures

Molaires inférieures

Fig 62: Dents de cheval de la collection du LGBPH de Poitiers

2.1.1.2- Micro-usures et type de facettes d'usure

Gordon (1984b) explique que l'anatomie fonctionnelle de la mâchoire des primates ne leur permet pas d'avoir une compression et un cisaillement uniforme sur les molaires durant la mastication. Le condyle du côté travaillant est le centre de rotation du mouvement transverse de la mandibule durant la fermeture. Or la distance du condyle à chaque molaire augmente, le mouvement transverse étant le plus long jusqu'à M1 et le plus court jusqu'à M3. Mais la force de morsure ou de compression paraît varier de façon inverse, ainsi la compression est potentiellement plus forte sur M3. Ainsi, sur les mêmes facettes au sein des différentes molaires, on distingue aussi des différences puisque comme on le montre ci-dessus la force varie d'une molaire à l'autre.

L'augmentation du cisaillement et la diminution des forces de compression sur les facettes de cisaillement (phase I) donne des stries plus longues, des ponctuations plus petites, et moins nombreuses (première molaire), alors que l'augmentation des forces de compression et le cisaillement plus faible sur les différentes facettes d'écrasement produisent des stries plus courtes et des ponctuations plus larges et plus nombreuses (troisième molaire). Nous relèverons donc, d'après cette théorie, sur les facettes de cisaillement de M1, des stries plus longues et sur ces facettes d'écrasement des ponctuations plus petites et moins nombreuses.

Après ces conclusions, comme nous l'avons déjà rapporté, une grande partie des chercheurs s'est concentrée sur M2 qui semble présenter une situation intermédiaire et donc être la plus représentative.

D'autres études s'intéressent aux différentes facettes représentant les phases de la mastication. Comme celle de Biknevicius (1986) qui met en lien micro-usures et fonction pour déduire le régime alimentaire d'un primate *Carpolestidæ* du Tertiaire. Ce primate présente une dentition avec une occlusion entre P4 (4^{ème} prémolaire) et M1 qui permet dans la phase de prémastication de coincer la nourriture. On a aussi découvert deux facettes de phase I (cisailante) grâce aux micro-usures présentes sur P3 et P4. Ces deux éléments, rare parmi les mammifères, permettent la transformation de la nourriture de texture combinée, comme celle des invertébrés qui ont un intérieur mou mais qui ont une coquille en chitine plus dure les recouvrant, ou encore les noisettes ou les graines. Ce régime était donc omnivore.

Grine (1986) quant à lui, arrive à distinguer une différence entre les régimes alimentaires de *Paranthropus*⁶⁷ et *Australopithecus*, à l'aide des micro-usures observées sur les facettes dentaires de phase I et II qui sont différentes entre les deux hominidés. *Paranthropus* présente des stries plus courtes mais plus larges ainsi que des ponctuations plus larges. Ceci indique une différence dans les propriétés mécaniques mises en œuvre pour traiter les aliments. Proportion dentaire, morphologie cranio-faciale et micro-usures occlusales sont les indices utilisés ici pour démontrer une différence qualitative dans le régime alimentaire de ces deux hominidés, le paranthrope devant se nourrir d'articles plus durs.

King et coll (1999a) découvrent une différence entre les facettes de la phase I (la facette numéro 1) et celles de la phase II (facettes x et 9 selon Kay 1977) sur les dents du *Griphopithecus alpani* (hominoïde fossile de -15 Ma). Celles de la phase II présentent plus de micro-usures. Ceci est en accord avec les études précédentes (Gordon 1982, Teaford et Walker 1984, Teaford 1985). D'autre part les stries des facettes de phase I sont plus larges, et la quantité de ces stries entre les facettes des deux phases est quasiment identique. Elles diffèrent essentiellement par le nombre de ponctuations qui sont majoritaires sur les facettes de phase II. Enfin les traces retrouvées sur les deux facettes de phase II (x et 9) sont similaires en quantité et en taille. Ainsi les auteurs en déduisent qu'ils peuvent utiliser toutes les facettes de phases II pour leur étude au même titre que la facette 9 ou x, surtout si l'une d'elles s'avère endommagée, ceci permet d'augmenter l'échantillon.

Comme le remarque Gordon (1984b) sur les molaires chimpanzés qu'elle étudie, et comme le notent King et coll (1999a), on a plus de ponctuations sur les facettes de broiement et d'écrasement (facette de phase II), ceci apparaît normal au vue de la fonction de ces facettes, mais cela démontre aussi le lien que nous pouvons faire entre fonction masticatrice et micro-usures dentaires. D'autre part les striations retrouvées sur les facettes de cisaillement (phase I) sont peut être en quantité égale à celles présentes sur les facettes de phase II mais elles sont plus larges (King et coll 1999a) et plus longues (Gordon 1984b). Ici encore on allie forme et fonction.

Gordon (1984b) remarque que les caractéristiques des microtraces dentaires trouvées sur les dents d'une seule et même espèce peuvent changer radicalement d'une dent à l'autre, d'une facette à l'autre sur la même dent. Des facteurs tels que la position de la molaire, le type de facette (broyeuse, cisailante), l'âge dentaire doivent être contrôlés.

2.1.2- Faces vestibulaires des dents jugales

Dès 1977, avec Puech (1977), les faces vestibulaires des dents jugales ont trouvé leurs partisans. Selon Puech, les faces occlusales s'usent par l'abrasion alimentaire, par les phénomènes d'érosion, d'attrition et le fait que le spécimen pouvait utiliser ses dents comme troisième main. Ces éléments interfèrent dans la discrimination des micro-usures d'origine alimentaire et parafunctionnelle. Toujours selon Puech, les faces linguales sont difficiles à étudier étant donné la présence de la langue qui complique la reproduction, l'analyse et l'interprétation.

Ussunet-Zarrouk (1991) avance que l'étude des faces occlusales chez l'homme fossile est difficile car très abrasée. Son approche s'établit à travers l'examen des faces vestibulaires, qui, selon elle, peuvent aussi être indicatrices de la consistance des aliments ingérés par les traces laissées lors de leur compression sur les faces vestibulaires des dents par la sangle musculaire.

La face vestibulaire est aussi moins abrasée et donc mieux préservée. Il est plus fréquent de retrouver des échantillons de dents fossiles avec cette face encore préservée, et donc d'exploitation plus facile.

Ungar (1996) utilise les micro-usures des surfaces vestibulaires (ou buccale) pour renseigner le comportement alimentaire des anthropoïdes.

Pérez-Pérez et coll (1994) confirment que les stries vestibulaires des dents jugales semblent être de bons indicateurs diététiques, permettant l'analyse quantitative des variations intra et inter population.

Les faces vestibulaires font aussi l'objet des études de Lalueza (1993), Lalueza et coll (1996), Pérez-Pérez (1999, 2003). Lalueza (1993) montre que contrairement aux faces occlusales qui présentent un turn-over important dans leur stries de surfaces en cas de diète abrasive (Teaford et Oyen, 1989), les faces vestibulaires des dents jugales ont un nombre de striations qui augmente progressivement avec le temps. Il en conclut que les changements diététiques d'une population entraîneront un changement significatif sur ces faces vestibulaires après une très longue période.

En effet, Teaford et Oyen (1989), insistent sur le fait que le turn-over des micro-usures dentaires peut être de l'ordre de quelques jours ou quelques minutes. Il est donc nécessaire de se munir le plus possible d'échantillon large. On remarque alors que les micro-usures des surfaces occlusales sont indicatrices de changements récents pour les espèces vivantes et des derniers repas chez les espèces fossiles.

Enfin Bullington (1991) se penche sur le cas des dents déciduales, autrement dit les dents de lait. Elle tire des conclusions sur le régime alimentaire mais signale aussi que les dents de lait sont un support complexe pour l'étude des micro-usures étant donné l'effet à la fois de l'âge et l'exposition à l'usure d'un émail aux caractéristiques particulières.

2.2- Facettes sur les incisives supérieures

2.2.1-définition

L'étude des micro-usures des faces vestibulaires des incisives pour la caractérisation du régime alimentaire n'apparaît pas comme une évidence. Pourtant Ryan et Johanson (1989) se penchent sur les micro-usures des incisives et du complexe canine/prémolaire de *Australopithecus afarensis* en comparaison avec trois groupes de primates africains actuels afin de déterminer les conditions diététiques, mais aussi le comportement alimentaire et les fonctions dentaires.

Ungar et Grine (1991) comparent les incisives centrales maxillaires de *Paranthropus robustus* et *Australopithecus africanus*. Ils mettent en évidence que la densité des dispositifs de micro-usures chez *A. africanus* est plus importante que pour *P. robustus*. Enfin la comparaison avec des primates existants suggère que les incisives d'*A. afarensis* aient été utilisées pour traiter une plus grande variété de nourriture, des aliments plus grands et plus abrasifs que pour *P. Robustus*.

Ungar (1996) montre par la comparaison des micro-traces d'incisives centrales maxillaires de quatre spécimens anthropoïdes, que celles-ci sont de bons indices pour comprendre les diètes mais aussi le comportement alimentaire.

Mahoney (2006) insiste sur la nécessité de standardiser le choix des facettes dentaires étudiées. En effet, les variations des micro-usures le long d'une rangée de dents peuvent masquer n'importe quelle corrélation avec le régime alimentaire. Il faut donc sélectionner un endroit cohérent sur la facette pour ensuite permettre la comparaison inter et intra étude.

2.2.2- détermination du comportement d'ingestion

Ryan et Johanson (1989) comparent les micro-usures des incisives et du complexe canine/prémolaires d'*Australopithecus afarensis* avec trois groupes de primates existants, ainsi ils rapprochent *A. afarensis* de *Gorilla* et *Papio*. Ils peuvent en observant le comportement d'ingestion des aliments des deux espèces vivantes supposer que les incisives d'*A. afarensis* lui servait à défeuiller les feuilles, et à mastiquer les racines, graines et rhizomes, et que le complexe canine/prémolaires ne servait pas à cisailer et à couper comme aujourd'hui chez les singes modernes mais plutôt à écraser la nourriture.

Puech et Albertini (1984) comparent aussi le *Papio* et les premiers hominidés de Laetoli et de l'Hadar. Ces derniers présentent les mêmes marques de stripping sur les incisives et des micro-usures représentatives de l'action découper/écraser au niveau du complexe canine/prémolaires. Ils en déduisent que les sujets étudiés doivent avoir le même comportement alimentaire.

Une autre étude, celle de Stafford et coll (1993), s'intéressent à la latéralisation du comportement alimentaire chez des lémuriens sauvages et captifs. Les auteurs notent grâce aux traces dentaires et manuelles laissées sur les pousses de bambous que les lémuriens (*Hapalemur griseus*) préfèrent utiliser un côté de la bouche pour mastiquer et utiliser la main de l'autre côté pour cueillir et tenir les pousses. Les auteurs concluent que l'usure dentaire asymétrique entraînée par cette latéralisation de l'ingestion des pousses de bambous, peut nous aider à déterminer l'apparition de la latéralisation chez les espèces ancestrales.

En conclusion, les études récentes portent aussi bien sur les faces occlusales des molaires que sur les faces vestibulaires des molaires. Pourtant la majorité des études s'intéresse aux faces occlusales, ce qui permet une comparaison inter études.

Enfin, l'intérêt des auteurs pour les usures rencontrées sur les faces vestibulaires des dents antérieures semble important pour mettre en évidence le comportement d'ingestion des aliments plutôt que la nature même de l'aliment, même si on peut parfois les associer.

La corrélation entre micro-usures dentaires et la fonction masticatrice se dessine à travers l'étude des différentes facettes d'usure. D'autres facteurs agissent sur leur formation mais elles apparaissent bien différentes entre les facettes de phase I et celles de phase II, les premières montrant généralement plus de stries, les deuxièmes plus de ponctuations. Ensuite, la mastication n'est pas le seul dépositaire de la marque du régime alimentaire sur les dents, les différents animaux présentent une manière ou un comportement d'alimentation bien distinct caractérisant à la fois le type d'aliments ingérés mais aussi les facteurs écologiques et biologiques inhérents à chaque espèce (latéralisation, type de feuilles, ...) [234].

2.3- les micro-usures d'origine parafunctionnelle

Les faces vestibulaires des dents antérieures ont été étudiées par plusieurs auteurs comme Lalueza et Frayer (1997), Bax et Ungar (1999), Ungar et Spencer (1999). Ils déduisent de ces traces l'utilisation des dents antérieures en tant qu'outil ou troisième main mais aussi la préférence manuelle.

Les micro-usures interproximales sont aussi abordées par plusieurs auteurs, Lukacs et Pastor (1988); Villa et Giacobini (1995); Kaidonis et coll (1992); Lalueza et coll (1993); Bouchneb et Maureille (2004) pour l'étude d'habitudes para fonctionnelles, et pour d'autres étiologies abordées plus loin.

3- Micro-usures dentaires et morphologie mandibulaire

Mahoney (2006) met en évidence une corrélation entre les micro-usures dentaires et la taille de la mandibule. Il suppose qu'une diminution dans la largeur du corps mandibulaire est associée à une diminution de la compression sur M1 et donc une diminution des ponctuations qui sont aussi plus petites sur cette dernière, alors qu'une augmentation dans la largeur du corps mandibulaire est associée à plus de cisaillement produisant de plus grandes stries.

D'un autre côté, dans son étude, la fréquence des ponctuations ne varie pas au sein des molaires des mandibules courtes, ce qui suggère, contrairement aux conclusions de Gordon (1984a), que les trois molaires supportent les mêmes charges occlusales.

Pourtant d'après des modèles mathématiques la diminution de la mâchoire humaine, au cours de l'évolution humaine, entraînerait une force de morsure plus importante et concentrée sur la M1 [138]. La formation des micro-usures dentaires n'est pas liée qu'à une seule variable, en l'occurrence la longueur de l'os mandibulaire. L'épaisseur de l'os mandibulaire est certainement corrélée, elle aussi, aux forces générées durant la mastication.

Organ (2006), après une étude chez sur les prémolaires et M1 de porcins, soumis à un régime soit d'aliments mous, soit d'aliments durs, arrive aussi à la conclusion qu'il existe une corrélation entre micro-usures dentaires et structure mandibulaire. Mais cette dernière est difficile à démontrer du fait de l'intervention de nombreux facteurs.

Pourtant, les micro-usures dentaires et la morphologie mandibulaire peuvent être complémentaires pour l'étude de l'aspect fonctionnel de la mastication.

4- micro-usures dentaires et directions du mouvement mandibulaire

Ryan (1979a,b) essaie de déterminer la direction des stries étudiées au microscope. Il reproduit expérimentalement des stries d'usure sur des dents non usées. Il détermine une strie dont le point de commencement serait représenté par une ponctuation caractérisant le premier contact entre la particule de sable et la surface dentaire. Ensuite la strie large se continue en devenant de plus en plus fine. La direction serait donc indiquée au départ par une ponctuation puis une largeur de strie diminuant dans le sens du mouvement.

Cet auteur est contredit aujourd'hui. Tout d'abord par Teaford et Walker (1983), qui considèrent l'expérience comme non représentative des réels mouvements dentaires. Effectivement Ryan (1979a,b) fait glisser une particule de sable entre une surface de verre plat et une dent. Gordon KR (1984) décrit une nouvelle façon de déterminer la direction des stries d'usure : lorsque la particule entre en contact avec la surface, elle produit un cône de fissure Hertzien dont la forme ne varie pas avec la charge de la particule. Ce cône indique la direction puisque la base du cône est dirigée vers le trajet de la particule. Nous n'avons trouvé aucune autre étude développant cette méthode.

Gordon KR. (1984) s'attarde sur les indications que peuvent donner l'orientation des stries d'usures sur les faces occlusales des molaires de chimpanzés. Il essaye de déterminer l'influence de la fonction, de l'âge et du sexe sur les contacts occlusaux. L'âge apparemment ne semble pas avoir d'influence sur l'orientation des traces. Mais les différentes orientations des stries sont nombreuses et peuvent indiquer comme chez l'humain moderne, que le guide occlusal est peu précis.

Pourtant Morel et coll (1991) arrivent aux conclusions suivantes : d'après les orientations, différentes stries retrouvées sur les faces occlusales de M1 chez l'homme, les mouvements de la mâchoire dans la phase occlusale peuvent prendre n'importe quelle direction. La distribution des stries observées n'a pas été randomisée, mais une orientation préférentielle existe et celle qui est présente sur les facettes travaillantes est différente des facettes non travaillantes. Enfin la même orientation a été découverte 6 mois plus tard. Il y a bien un lien entre l'orientation des stries sur ces facettes travaillantes et les mouvements mandibulaires qui en plus changent peu au cours du temps.

L'étude du mouvement de la mastication à travers les micro-usures dentaires se fait essentiellement à travers la caractérisation des traces présentes sur les différentes facettes des dents concernées dans les phases I et II de la mastication. Au regard des désaccords entre les chercheurs, la corrélation entre mouvements de mastication et direction des stries reste difficile à établir. Cet aspect n'est peut-être pas important au vue de notre connaissance du mouvement de la mastication.

D- Les techniques d'étude

1- Historique [106,246]

Le développement des techniques d'études est lié à celui des techniques des sciences physiques, des sciences des matériaux et biologiques.

L'étude au microscope des micro-usures dentaires a commencé avec Pickerill (1923) qui ambra la surface dentaire au graphite afin d'améliorer le contraste.

Ensuite Wolf (1940 repris par Kirz 1989) passe à l'étude de répliques de surface dentaire et à leur examen en lumière rasante. (C'est une réplique négative obtenue à l'aide d'une solution celluloïde déposée sur la dent qui, après séchage, se détache.)

De 1946 à 1949, Scoot et Wyckoff étudient les surfaces dentaires après avoir réalisé une réplique à l'aide de [collodion](#)²⁵ (solution de nitrocellulose dans un mélange d'alcool et d'éther) et en métallisant la surface.

Pederson et Scott (1951 reprient par Kirz 1989) utilisent le microscope électronique à balayage grâce à des répliques au carbone des surfaces dentaires.

En 1971, Kerebel et Ribay cités par Kirz (1989) amorcent l'aire du microscope électronique à balayage (MEB).

Nous allons aborder dans cette partie: la méthode expérimentale en rapportant, le type de réplification, les moyens d'observation des micro-usures dentaires, ainsi que les différentes approches qualitatives et quantitatives.

2- La méthode expérimentale

2.1- La réplification des surfaces d'usure (Barnes,1978,1979)

Pourquoi est-il nécessaire de réaliser une réplique des surfaces d'usure dentaire ?

Tout d'abord, certaines études portent sur des sujets vivants. Lorsqu'il n'est pas possible d'extraire les dents, ce qui peut se faire sur les prémolaires en orthodontie ou sur les dents de sagesse, alors la réplification devient nécessaire chez l'humain et l'animal. D'autre part pour les spécimens fossiles, les dents font parfois partie d'une pièce osseuse qu'on ne peut pas transporter sur la table du microscope. De plus les pièces sont fragiles et risquent des dégradations, en n'oubliant pas que parfois elles ont un caractère exceptionnel.

La réplique est donc avant tout là pour faciliter l'étude, et préserver les pièces fossiles [125,224,246]. Elle doit représenter les détails de façon précise à court et à long terme et elle doit être simple et rapide à réaliser [9,246].

Deux techniques de réplication ont été développées :

2.1.1- La réplique en négatif

Utilisée par Puech (1977, 170), qui reprend la méthode de Scott (1946), elle consiste à faire une empreinte de faible épaisseur de la face dentaire étudiée. Cette empreinte est réalisée à l'aide d'une fine couche de résine que l'on détache après solidification. La réplique obtenue sera examinée au microscope photonique ou électronique par transparence.

Déjà Wolf en 1940 (cité par Ussunet-Zarrouk 1991) étudiait des répliques de surfaces dentaires obtenues après dépôt de solution celluloïde sur la dent, qui, après avoir séchée, se détache et donne une fine empreinte en négatif de la surface.

Kirsz (1987), explique plus en détail la méthode qui est souvent adaptée ensuite selon les auteurs. Tout d'abord, il interpose une feuille d'acétate de Bioden® si l'émail est poreux, sinon il nettoie la surface avec un mélange d'acétone et d'huile de machine à coudre. Ensuite il applique le vernis. Une fois sec, le vernis est décollé à l'aide d'un papier collant en surépaisseur, le décollement est facilité par l'insertion d'une pipette d'eau entre la pellicule de vernis et la surface.

In vivo, il n'utilise pas d'alcool qui précipiterait les protéines. Il applique une goutte de collodion. Ces répliques peuvent être recouvertes d'argent mais elles ne peuvent pas être disposées entre lame et lamelle pour la microscopie optique. L'examen par cette dernière se fera directement.

Rajona et coll (1987) utilisent la technique des répliques de Grimbert et Pijeat (1961) chez des sujets vivants. Il faut avant tout isoler avec une digue, nettoyer la surface dentaire à l'aide d'une brosse à dent et de dentifrice à grains fins, puis rincer à l'eau et à l'eau distillée. Ensuite on sèche, puis on passe de l'alcool isopropylique qui diminue la tension superficielle et facilite la pénétration du vernis. On applique le vernis que l'on décolle après dix minutes. La réplique est dans cette méthode placée entre lame et lamelle, laissée une heure sur une plaque chauffante pour déshydratation à 25°C, puis observée au microscope à contraste interférentiel.

La procédure de réplification des surfaces buccales de Pérez-Pérez (1990), décrite dans Lalueza et coll (1993), consiste à recouvrir la surface buccale d'une solution plastique de TRIAFOL® dissoute dans du chloroforme. On obtient une empreinte très claire de la surface étudiée, aucun dommage n'est engendré. Après 5 à 10 minutes, lorsque le chloroforme s'est évaporé, on retire la réplique délicatement. La surface dentaire est nettoyée par les moulages successifs de la zone étudiée [108]. Ces répliques sont ensuite recouvertes d'or pour être examinées au MEB.

D'après les mêmes auteurs, la surface inter proximale ne peut être répliquée de la même façon. De plus le TRIAFOL® ne peut être utilisé que pour la réplification des surfaces aux reliefs importants. Ils utilisent donc un moulage en silicone (Optosil-Xantopren®).

2.1.2- La réplique en positif

Teaford et Oyen (1989b) ont mis à jour une méthode de réplification reprise en partie dans de nombreuses études, (Ungar et coll 1997, Merceron 2003, Ungar et coll 2006). Cette méthode est appliquée chez le spécimen vivant mais peut aussi l'être chez le fossile pour les dernières étapes.

Tout d'abord ils abordent le problème de la sédation chez le spécimen vivant, elle est réalisée grâce à l'hypochlorite de [kétamine](#)⁴⁷ qui a comme effets secondaires l'hypersialorhée et la relaxation des muscles squelettiques. Ces deux effets ne sont pas sans poser problème pour la prise d'empreinte en intra buccale. La kétamine est pourtant facile à contrôler, elle restera la référence pour l'étude chez le primate non humain. Afin de limiter les effets

secondaires, on utilisera donc 10 à 15 minutes avant la sédation de la [xylazine](#)⁸⁹ (sédatif agoniste des récepteurs α -2 adrénergiques avec des propriétés analgésiques) et de [l'atropine](#)¹¹. Ce mélange associé ensuite à la kétamine permettra un temps de travail de trente minutes environ.

Le nettoyage de la dent se fait à l'aide d'une irrigation orale : 37ml d'eau par minute à une pression de 5 [psi](#)⁷⁸ pendant 1,5 à 2 minutes. Si on opte pour le brossage de la dent, utiliser une brosse à dent très souple et rincer soigneusement.

Le séchage s'obtient par un jet d'air (1 à 2 minute(s)) ou grâce à des gazes. La pellicule acquise se reforme rapidement, elle ne semble pas interférer avec une bonne interprétation des microtraces, mais il semble plus judicieux d'essayer de l'enlever. Pour cela, Teaford et Oyen conseillent une solution diluée de protéinase ou d'hypochlorite de sodium, suivie d'un rinçage à l'eau ou l'abrasion ou l'érosion chimique mais qui causent beaucoup de dommages. Malgré tous ces efforts, la pellicule ne sera pas complètement éliminée.

La prise d'empreinte doit être si possible réalisée avec du silicone polymérisant par addition qui a un temps de travail plus important et une meilleure stabilité dimensionnelle. On prendra deux viscosités différentes pour une meilleure précision des détails [246].



Fig 63 : cartouche d'élastomère régular



Fig 64 : moulage de la face occlusale d'une dent fossile

L'empreinte peut être réalisée soit par double mélange, soit par une double empreinte avec les deux élastomères travaillés en différés [246].

Pour éviter les bulles, ils conseillent d'appliquer directement le matériau sur la dent.

Enfin le moulage peut s'obtenir par la coulée de résine époxy, qui est la plus commune, dont il faut tester la compatibilité avec le silicone. On réalise un coffrage des empreintes avec de la pâte à modeler (Ussunet-Zarrouk 1991; Merceron 2003), et on coule la

résine. Ussunet-Zarrouk (1991) teste la résine poly-uréthane comme matériau de réplique, elle conclut que ce matériau permet la réalisation de réplique de haute fidélité. En comparaison à la résine époxy, elle aurait une meilleure compatibilité avec les élastomères et une meilleure aptitude au mouillage.

Le matériau de réplique dans tous les cas devra répondre aux critères suivant [246]:

- stabilité dimensionnelle,
- grande capacité de reproduction donc pouvoir mouillant élevé
- compatibilité avec les élastomères.

On retrouve dans la majorité des études l'utilisation de la résine époxy, qui semble satisfaire la plupart des chercheurs.

Chez le sujet fossile, les dents sont souvent consolidées à l'aide de colle [106,142]. Cette colle doit être nettoyée ainsi que les impuretés présentes sur la dent fossile. Merceron (2003) propose pour cela un gel alcoolisé, au pH neutre, n'altérant pas les prismes d'émail ni les tubuli dentinaires, de grande viscosité et ramollissant la colle. Ensuite avec un coton d'éthanol à 95%, le résidu est enlevé. A la proposition de Teaford et Oyen (1989b) Solounias et Hayek (1993 reprient par Merceron 2003) ajoutent un premier moulage de la dent qui permet d'éliminer des impuretés qui auraient résistées aux étapes précédentes.



Fig 65 : Molaire maxillaire et moule, de *Drémotherium guthi*, ruminant primitif de 23 millions d'années, issu du gisement de La Milloque dans le Lot provenant de la collection fossile du laboratoire de Géobiologie, Biochronologie et Paléontologie humaine de Poitiers.

Ungar et coll (2006) reprend aussi Teaford et Oyen (1989b) avec quelques aménagements, comme le nettoyage de la surface dentaire à l'aide d'un coton d'alcool ou d'acétone, ainsi que la préparation de la réplique en résine époxy, à recouvrir d'une fine couche d'or, pour l'étude au microscope électronique à balayage.

Actuellement la méthode la plus usitée est celle des répliques en positif qui permet une bonne précision dimensionnelle et une grande finesse. On pourra noter tout de même que la méthode des répliques en négatif est plus simple à mettre en œuvre car elle ne nécessite pas autant de matériel pour la réalisation. Elle est facilement reproductible et coûte moins cher que les réplique en positif. En outre, elle est employée par Pérez-Pérez et Lalueza dans leurs études sur les surfaces buccales des dents jugales.

Dans les deux cas, les techniques de réplification permettent de ne pas détériorer le spécimen, ce qui est essentiel.

2.2- Les moyens d'observation

Les limites de l'observation à l'œil nu, c'est-à-dire de l'étude macroscopique, sont liées au défaut d'information de cette observation seule, qui peut être complétée par une observation microscopique plus fine et détaillée des caractéristiques de l'usure.

L'aspect micro-anatomique des usures nous informe sur les derniers jours du spécimen étudié. Associé à l'étude macro-anatomique, on obtient une meilleure reconstitution du régime alimentaire.

Rajaona et coll (1987) suggèrent aussi que la dynamique mandibulaire et donc les mouvements au cours de l'occlusion sont difficilement observables par les techniques habituelles. Or, par l'observation de l'orientation des stries sur les facettes dentaires, on peut définir une cartographie de celles-ci et de leurs rôles dans la mastication ou dans le comportement alimentaire.

Ussunet-Zarrouk (1991) définit les critères de choix pour la technique d'observation :

- cette méthode doit nous permettre d'identifier la complexité du contour de la dent, la géométrie des stries et ponctuations, et doit avoir une grande profondeur de champ.

Nous allons donc aborder les différentes techniques d'observation des micro-usures employées dans les différentes études ayant trait aux micro-usures.

2.2.1- La microscopie optique

2.2.1.1- Principe général [194]

Le microscope optique utilise un système de lentilles qui permettent le grossissement de l'échantillon. Ce grossissement peut-être modifié, en changeant l'objectif.

La microscopie optique ou photonique nécessite une source lumineuse qui sera, à l'aide d'un condenseur, focalisée sur l'échantillon en un rayon lumineux. Suivant la constitution de l'échantillon, les photons de la lumière interagiront différemment soit par diffusion, soit par diffraction ou réflexion et produiront une image grossie par les lentilles de l'objectif.

2.2.1.2- Les limites

- Le pouvoir de résolution qui est dépendant de la qualité des lentilles et de la longueur d'onde de la lumière. Cette longueur d'onde est comprise entre 400nm et 800nm, limite de la lumière visible pour l'homme, 400nm est donc la distance nécessaire entre deux points de l'échantillon pour qu'ils soient distingués séparément.

- La faible profondeur de champ qui diminue et augmente avec le grossissement [246].

- La nécessité de préparer l'échantillon : pour l'étude des micro-usures, les techniques des répliques en négatif, obtenues à l'aide du vernis nitrocellulosique, développée par Grimbert et Pigeat (1961) ou par Scott (1946) et décrite dans le paragraphe 2.1. sont indiquées [246].

2.2.1.3- L'aspect des surfaces étudiées en MO par la méthodes des répliques de Wolf en 1940 (cité par Kirz 1989)

On pourra distinguer :

- l'extrémité des prismes, l'espace inter prismatique,
- les périskymaties formant des vagues transversales,
- des craquelures,
- des stries sur les surfaces d'attrition et sur toutes les faces concernées par l'alimentation et les habitudes d'hygiène,
- des zones lisses : caries ou hypoplasies
- les usures : zones sans périskymatie, extrémités des prismes très usées, l'attrition nous donne un aspect poli sans trop de rayures alors que l'abrasion présente beaucoup de stries.

2.2.1.4- Exemple d'utilisation dans l'étude des micro-usures

Rajaona et coll (1987) utilisent le microscope à contraste interférentiel pour examiner des répliques de surfaces d'usures dentaire chez l'homme moderne obtenues par la méthode de Grimbert et Pigeat (1961).

La réplique de vernis est placée entre lame et lamelle, on y indique les différents côtés (vestibulaire, lingual, mésial, distal) de la dent afin d'orienter les stries d'usure. Ensuite, chaque réplique est partagée en quadrants, un des quadrants est choisi au hasard et photographié au grossissement (x 75). Les clichés sont tirés sur papier et analysés.

2.2.1.5- La microscopie confocale à balayage

2.2.1.5.1- principe [27,116]

C'est une microscopie optique, mais la source lumineuse est focalisée en un faisceau sur un point de l'échantillon grâce à un double filtrage spatial. L'interaction photon-matière produit un signal lumineux spécifique qui est récupéré par le tube photomultiplicateur qui ne récupère que la lumière diffusée ou réfléchie provenant de ce point unique.

On a alors une amplification du signal qui est ensuite numérisé. Le faisceau balaye l'échantillon et donne un signal lumineux précis pour chaque point, on obtient ainsi une reconstruction de l'échantillon par une série de coupes optiques qui nous fournit une reconstruction tridimensionnelle.

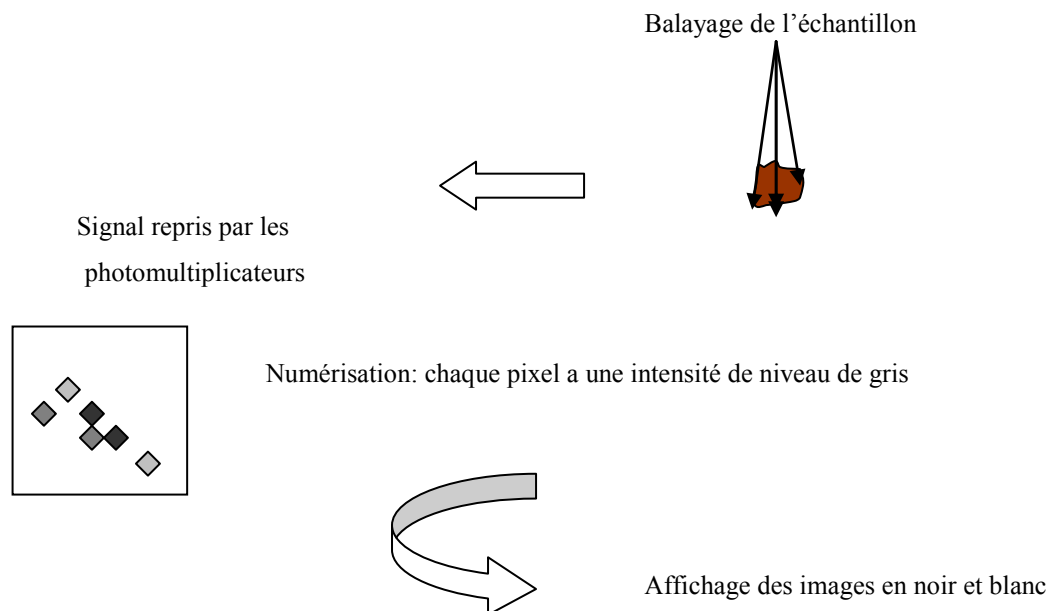


Fig 66 : Principe de la microscopie confocale schématisé.

(D'après Laplace-Builhe,2001)

Les images sont des images de diffraction de la lumière, produites par les éléments constitutifs de la dent ou par les changements d'indices de réfraction entre les différentes couches cellulaires.

La microscopie confocale est un outil performant qui permet de résoudre certains problèmes de la microscopie optique conventionnelle et de la microscopie électronique à balayage largement répandue dans l'étude des micro-usures dentaires par les paléontologues.

2.2.1.5.2- Intérêts

Par rapport à la microscopie optique : Bonnaure-Mallet et coll (1993)

- amélioration de la résolution,
- reconstruction tridimensionnelle,
- simplicité de préparation des échantillons,
- caractère non invasif de l'observation.

2.2.1.5.3- applications : l'analyse de texture des micro-usures

Ungar et coll (2003) cite les intérêts que présente la microscopie confocale:

- on obtient une représentation tridimensionnelle des surfaces à une résolution équivalente à la microscopie électronique à balayage,
- à l'aide de l'analyse fractale, les caractérisations quantitatives des surfaces sont plus objectives et plus répétitives.

Cette approche élimine donc un problème important de l'étude des micro-usures dentaires par la MEB qui est le problème de différence d'interprétation inter observateurs et intra observateurs à deux instants différents. L'échelle d'analyse fractale rend l'analyse de l'observation plus objective. Cette échelle est reprise dans l'article de Scoot et coll (2005) qui confirment l'aspect réitératif de la méthode pour une approche quantitative de la complexité et de la rugosité des surfaces d'usure. Cette échelle est fondée sur l'idée que l'aire apparente de la surface d'usure et que la longueur du profil de la surface varient avec l'échelle d'observation. Alors que la texture de surface apparaît lisse avec une échelle suffisamment grossière, elle peut apparaître plus rugueuse avec une résolution croissante et une échelle suffisamment fine.

Ils apportent ainsi une nouvelle méthode d'analyse des micro-usures par l'analyse de la texture de surface à l'aide de la microscopie confocale associée à l'échelle d'analyse fractale.

Scoot et coll (2005) expérimentent leur méthode sur les mêmes spécimens que Grine (1986) et arrivent aux conclusions suivantes : *Australopithecus africanus* mangeait de la nourriture dure, *Paranthropus robustus* consommait aussi des articles durs et cassants, chacun avait une diète variable pouvant se recouper.

Grine (1986) insiste avant tout sur la différence des régimes alimentaires entre *P. robustus* et *A. africanus* ; le premier ayant selon Grine une diète plus dure.

Si nous discutons de l'intérêt de la méthode, nous pouvons nous apercevoir qu'entre les deux méthodes, Grine (1986) et Scott et coll (2005) en viennent à des conclusions quasiment similaires, à savoir que le *P. robustus* mangeait des aliments plutôt durs, alors que Grine (1986) avance l'hypothèse que *A. afarensis* mangeait des articles certainement moins durs que *P. robustus*.

Scott et coll (2005) apportent tout de même un complément d'information puisqu'ils analysent aussi un recouvrement des régimes alimentaires des deux espèces, ce qui n'avait pas été identifié par Grine. Il suppose donc que les variations dans la diète des deux espèces est plus liée à une disponibilité de telle ou telle ressource en fonction du lieu d'habitation ainsi qu'à des changements de saison plutôt qu'une réelle différence ou spécificité des régimes alimentaires de chacun.

Récemment Scott et coll (2006) confirment encore l'intérêt de cette nouvelle méthode :

- peu d'erreur de mesure par l'observateur
- application à de plus larges échantillons et donc possibilité de déduire des modèles de diète en fonction des analyses de textures des micro-usures.

La microscopie confocale à balayage en lumière blanche est donc appliquée essentiellement sur des répliques en résine époxy et pour déduire les régimes alimentaires en fonction de l'analyse de la texture des rugosités de surfaces [203,204,239].

2.2.1.6- la stéréomicroscopie à faible grossissement

[70,71,142]

L'intérêt des paléontologues pour les micro-usures n'a cessé d'augmenter et les techniques d'étude se sont multipliées.

Solounias et Semprebon (2002) (repris par Rivals 2007) ont proposé une nouvelle méthode dont l'intérêt principal est la simplicité. Elle permet l'étude détaillée à faible grossissement de la topographie des micro-usures dentaires à l'aide d'une loupe binoculaire ou autrement appelé stéréomicroscope. Ce stéréomicroscope nous permet d'avoir une vision stéréomicroscopique.

2.2.1.6.1- Principe [152]

Le principe de la stéréomicroscopie est basé sur la stéréoscopie qui est le procédé qui permet la restitution du relief d'un objet à partir de deux points de vue. Le plus simple étant d'utiliser les deux yeux à l'aide de deux objectifs distants de 65 mm environ et enregistrant ainsi deux images différentes simultanément.

La technique de Solounias et Semprebon (2002) est expliquée par Rivals (2007) et Rivals et Deniaud (2003). Elle est employée pour l'analyse du paracône de la 2^{ème} molaire supérieure chez des Ongulés. On réalise un moulage en résine époxy transparente. L'observation se fait par la microscopie à lumière réfractive à faible grossissement (X 35) sur une zone de 0.4/0.4mm.

Le comptage est réalisé à partir d'une chambre claire. C'est un dispositif avec des miroirs qui permet, en le plaçant à proximité du moulage qui est sous la loupe, de projeter l'image des micro-usures sur une feuille blanche. Ils redessinent ensuite cette image sur la feuille. Le comptage est effectué à partir de ces dessins

On relève :

- les ponctuations larges sont notées s'il y en a plus de quatre sur la même face,
- les rayures transversales sont notées s'il y en a plus de quatre sur la même face,
- les gouges : plus larges, aux bords irréguliers et plus profondes que les grosses ponctuations.

Pour chaque spécimen on note :

- le nombre moyen de ponctuations,
- le nombre moyen de stries,
- le pourcentage de spécimens avec plus de quatre grosses ponctuations par facette,
- le pourcentage de spécimens avec plus de quatre stries transversales par facette,
- le pourcentage de spécimens avec des stries, larges ou mixtes,
- le pourcentage de spécimens avec des gouges.

Cette méthode est appliquée aux espèces actuelles dont on connaît le régime alimentaire afin de créer une base de données référençant le type de micro-usure associée à une diète que l'on peut ensuite comparer aux espèces fossiles.

Merceron (2003), à la différence de Solounias et Semprebon (2002) qu'il reprend en partie, réalise son comptage à partir de photographie prise grâce à la caméra numérique. On peut schématiser le principe :

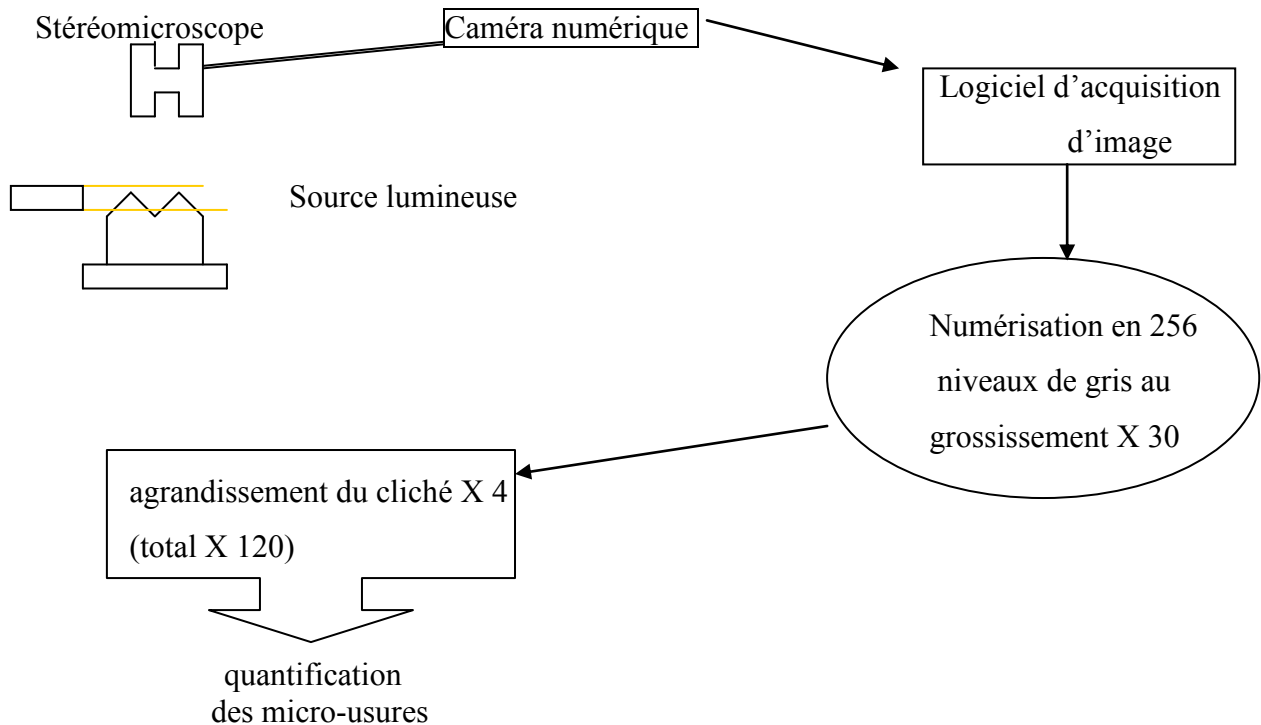


Fig 67 : Principe de la stéréomicroscopie schématisé (d'après Merceron 2003).

2.2.1.6.2- l'aspect des micro-usures [142,205,206]

Selon l'angle d'éclairage de la fibre optique sur la surface, on a des zones sombres ou brillantes (illumination externe oblique).

La surface réfléchit la lumière différemment selon les micro-usures présentes.

On a une zone sombre si la lumière est réfractée en dehors de l'angle de collection de l'objectif du microscope.

On a une zone éclairée / lumineuse / brillante si la lumière est réfractée en dedans de l'angle de l'objectif.

Les ponctuations :

- larges et profondes ont une réfraction moins importante, elles sont donc plus sombres,

- petites, réfractent bien la lumière et sont donc plus brillants.

Les stries :

- fines et plus larges, réfractent bien la lumière, elles sont brillantes,
- très larges, réfractent peu, elles sont plus sombres.

2.2.1.6.3- limites

Merceron (2003) utilise cette méthode sur des échantillons d'ongulés et de primates.

Il affirme qu'elle a un grand potentiel mais qu'elle présente quelques difficultés. En effet le comptage direct sur le moulage requiert un repositionnement de la pièce entre chaque comptage, on peut alors avoir des variations lumineuses sources d'erreurs. Afin de remédier au problème, il réalise une prise de vue numérique ; ainsi l'analyse sur cliché peut-être répétée sans que la luminosité ait changé.

2.2.1.6.4- intérêts

Semprebon et coll (2004) appliquent cette méthode à un contingent d'espèces actuelles : 544 ongulés appartenant à 34 espèces, 440 primates appartenant à 38 espèces actuelles, à un contingent d'espèces fossiles, 130 primates appartenant à 11 espèces disparus.

Ils testent :

- la reproductibilité,
- la consistance de la méthode,
- sa capacité à distinguer différents régimes alimentaires,
- son efficacité sur les molaires supérieures et inférieures c'est-à-dire sa robustesse par rapport aux différents sites de mesure.

Leurs conclusions sont les suivantes : une haute reproductibilité est obtenue aussi bien en intra qu'en inter-observateurs ; la méthode est robuste au choix du site ; elle est valide pour diagnostiquer les différents régimes alimentaires.

Plusieurs avantages par rapport à la microscopie électronique à balayage (MEB) sont avancés. Tout d'abord, les micro-usures identifiées sont faciles et rapides à compter, ce qui permet d'élargir à de plus grands échantillons les études et de les réaliser sur une plus courte

période de temps. On pourra donc examiner les variations intra spécifiques dans la consommation de nourritures (variations saisonnières et géographiques). De plus, les aires de comptage sont six fois plus grandes que pour la MEB, on peut ainsi supposer que la méthode est plus représentative et donc plus robuste. Enfin, il y a moins d'erreurs intra et inter observateurs.

En conclusion, la méthode semble faire preuve de beaucoup de qualités pour l'étude des micro-usures, surtout avec une approche quantitative de l'étude puisqu'elle permet objectivement de travailler sur de plus grands échantillons.

2.2.1.6.5- Expérience au laboratoire de Géobiologie, Biochronologie et Paléontologie humaine de Poitiers UMR 6046

Afin d'avoir un meilleur aperçu des techniques de préparation des échantillons et de la loupe binoculaire, nous avons sollicité le laboratoire de Géobiologie, Biochronologie et Paléontologie humaine de Poitiers. Sur les conseils du Docteur Fronty, nous nous sommes adressés en particulier à Cécile Blondel, Maître de conférence formée par G. Merceron qui a mis en place la méthode dans ce laboratoire.

La collection de fossiles était constituée de molaires de *Dremotherium guthi*, un ruminant primitif de 23 millions d'années provenant du site de La Milloque, un gisement du Lot. Ces dents sont de type brachyodonte.

On a choisi les dents semblant avoir les facettes d'usure les plus larges.

Ensuite, elles sont nettoyées avec des cotons tiges imbibées d'acétone. On réalise un premier moulage, avec une pâte polyvinylsiloxane (Président Microsystem 6015 Coltène®) qui est un élastomère de type « regular ». Cette étape permet de retirer les sédiments restants. Puis un deuxième moulage est réalisé. Les moulages contenant encore des impuretés sont donc mis de côté.

Ensuite la contre-empreinte est coffrée grâce à une pâte malléable (Lab Putty 8815 Coltène®).

Une résine époxy transparente (in Epox Pa®, Adam technique) est chauffée 30 minutes à 35°C puis mélangée à un catalyseur (in Epox Pa®, Adam technique) avant le moulage.

Le moule plus le moulage sont disposés sur une table vibrante pour éliminer les bulles, puis reposent au sec à température ambiante 12 heures.

Ensuite on procède au démoulage, puis à l'observation sous la loupe binoculaire.



Fig 68 : Moule en silicone et réplique en résine



fig 69 : Loupe binoculaire reliée à la caméra numérique et à l'ordinateur.

L'observation montrait des surfaces dans l'ensemble polies.

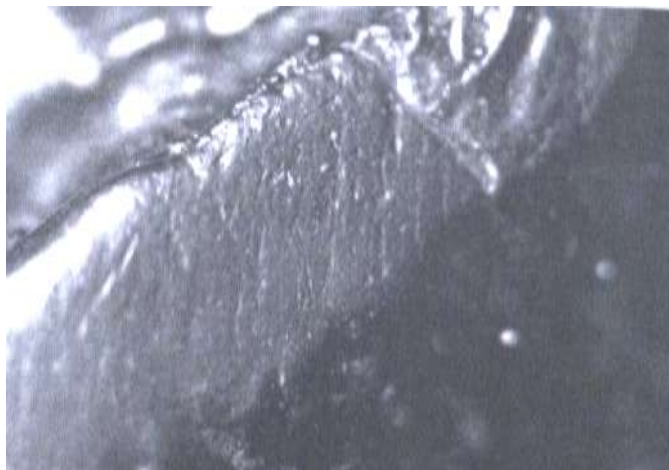


Fig 70 :
Facette distolinguale du protocône. On distingue quelques stries et ponctuations. (grossissement, X 30).

Nous avons eu un problème pour l'observation car les facettes se retrouvaient presque à la verticale par rapport à notre angle de vue. Il a donc fallu stabiliser les moules avec une boule adhérente dans l'axe nécessaire à une bonne observation. Ceci est dû au fait qu'en positionnant nos contre-empreintes dans les coffrages, nous aurions dû faire en sorte que les facettes d'usure préalablement repérées soient à l'horizontale.

Cette petite expérience nous a permis de reconnaître les contraintes de la préparation des échantillons, comme le bon positionnement des moules, mais aussi les bulles lors de la coulée de la résine. Car contrairement au plâtre les bulles, malgré le vibreur, restaient. Il fallait donc les retirer une par une à l'aide d'une aiguille en même temps que le vibreur.

En définitive, pour établir une grande base de données, l'observation des échantillons doit être fastidieuse.

2.2.2- La microscopie électronique à balayage [246]

Le premier microscope électronique à balayage fit son apparition en 1965. Sa conception théorique initiale est de Knoll 1935 et son premier essai de Knoll et Thele 1939. Mac Mullan et Oatley font le premier prototype en 1953 puis le commercialise en 1965.

D'après Ussunet-Zarrouk (1991) la MEB est intéressante car elle a une grande gamme de grossissements disponibles de X10 à X30 000 ce qui permet avec le même instrument d'analyse une approche globale de la morphologie et une discrimination fine ensuite de la topographie. Et déjà Shkurkin et coll (1977) défendait l'intérêt de la MEB pour rapprocher les différents régimes alimentaires aux traces découverts dans l'émail dentaire.

2.2.2.1- le principe général

Il est basé sur l'interaction des électrons avec la matière. Le MEB produit une image par la collection des électrons secondaires émis de la surface du substrat [9].

Les parties de l'échantillon balayées par le faisceau d'électrons génèrent un signal qui varie avec l'angle d'incidence du faisceau et la topographie de la surface. On obtient ainsi un contraste entre zones sombres et claires, les zones sombres reflètent une faible détection d'électrons par le détecteur donc une captation importante des électrons par l'échantillon.

Pour la plupart des études que les échantillons soient répliqués en négatif ou en positif ou qu'ils soient observés directement, les auteurs procèdent d'abord au recouvrement de la surface par de l'or ou un mélange or/palladium, qui selon Kirz (1987) améliore la conduction des électrons.

Tout d'abord il y a une observation de l'échantillon à faible grossissement X50 afin de pouvoir l'orienter, puis on peut augmenter le grossissement.

Ensuite une photomicrographie est prise de la zone choisie de surface variable : Lalueza (1993) examine la surface buccale à un grossissement de X100 sur une aire de 1mm², Pérez-Pérez (2003) examine aussi des surfaces buccales à un grossissement de X100 sur une aire 0.56mm². Ungar et coll (2006) examine des surfaces occlusales de dents à un grossissement X 500, sur une aire de 0.02mm².

La photomicrographie permet une analyse qualitative [246] des micro-usures retrouvées à la surfaces des dents, c'est-à-dire de distinguer des stries, des puits, des gouges. Elle permet aussi à l'aide de l'analyseur d'image et d'un programme semi-automatique d'enregistrer chaque strie, d'éliminer les ombres et d'augmenter le contraste et enfin de procéder à l'analyse quantitative.

Ces images sont analysées par des logiciels qui relèvent toutes les mesures nécessaires pour chaque trace d'usures. Suivant les logiciels, les mesures sont différentes, Ungar et coll (2006) utilise le Microware 4.02 (Ungar 2002a) qui définit pour chaque trace 4 points, 2 identifiants les points extrêmes des axes majeurs et mineurs, ces mesures sont prises par l'observateur. La longueur de l'axe et l'orientation sont aussi relevées. Une statistique descriptive est enregistrée pour chaque image avec :

- l'ensemble des mesures des traces,
- le pourcentage de toutes les traces,
- la taille des puits, longueur, largeur et déviation standard, en sachant que la ponctuation est dans un rapport de ¼ par rapport à la strie (Teaford 1988)
- la taille des stries,
- on réalise une moyenne des valeurs référencées pour chaque individu afin d'éviter trop d'erreurs de mesures.

Différentes méthodes sont utilisées pour l'étude des traces d'après leur photomicrographie, mais le principe est d'établir différentes valeurs de référence, de faire des comparaison entre les différents échantillons ; ces comparaisons étant alors effectuées à l'aide d'analyses statistiques multivariées comme ANOVA.

2.2.2.2- inconvénients

Ungar et coll (2003) afin d'introduire sa méthode de microscopie confocale cite les limites de la MEB :

- elle ne permet pas une bonne représentation de la surface en trois dimensions,
- l'identification et la mesure des traces prennent du temps et sont subjectives ainsi que sujettes aux erreurs inter-observateurs.

D'autres inconvénients sont à déduire des avantages apportés par les autres méthodes comme celle de Solounias et Semperebon 2002 qui peut s'appliquer à de larges échantillons étant donnée que la méthode est plus rapide et plus simple à mettre en place en comparaison à la MEB.

2.2.2.3- intérêts [106]

- la profondeur de champ qui permet de mieux identifier la profondeur des stries et des ponctuations,
- l'observation supérieure à la microscopie optique avec une géométrie plus fines et la distinction de la complexité des formes et des contours,

2.2.2.4- la microscopie mécanique à balayage

Cette méthode développée par Ussunet-Zarrouk (1991) permet de caractériser la géométrie des usures en volume globale et donc d'évaluer les forces d'application exercées sur la surface dentaire.

Le principe utilise un profilomètre qui est un palpeur tactile constitué d'une pointe en diamant reliée à un capteur. Le signal issu du capteur est amplifié électroniquement et converti en signal numérique.

Un analyseur d'image y est associé.

On peut ainsi établir une cartographie de la surface après traitement de l'image.

Le problème de cette méthode est le coût et le temps qui sont tous les deux très élevés.

En conclusion, la MEB reste une technique très employée et donc une technique référence. Son problème principal est qu'elle ne peut pas s'appliquer à de très grands échantillons et donc les résultats statistiques peuvent s'en trouver erronés.

2.2.3- Conclusion sur les moyens d'observation

Le développement des techniques a permis d'améliorer l'observation. Ainsi aujourd'hui il existe de nombreux moyens d'observation des micro-usures, qui ont tous des qualités indéniables et qui poussent toujours plus loin soit dans la représentation presque réelle de la surface d'usure telle que la microscopie confocale à balayage en lumière polarisée soit dans la simplification de la méthode ce qui permet d'augmenter le nombre d'échantillon donc d'augmenter la robustesse de celle-ci face aux tests statistiques.

La MEB reste la technique d'observation la plus employée au sein des études. Les auteurs ayant voulu développer de nouveaux systèmes d'observation confrontent souvent leur méthode à la MEB. Elle permet une analyse à la fois quantitative et qualitative.

On retrouve aussi beaucoup l'association de la microscopie optique et de la MEB, la première permet d'analyser des échantillons afin de déterminer si les surfaces dentaires ne sont pas trop abîmées et si nécessaire de les éliminer.

La microscopie optique, à travers la loupe binoculaire et la microscopie confocale à balayage, est aussi plus employée. Si les études portent essentiellement sur une analyse quantitative des micro-usures, alors l'aspect particulier et distinctif de chaque micro-usure importe peu, si on en distingue les caractères principaux.

Les analyses et les mesures sont très chronophages et souvent difficiles à mettre en place. Or comme le soutient fortement Teaford (2000), si les méthodes pouvaient être standardisées et simplifiées, de plus larges échantillons pourraient être étudiés et de nouvelles questions pourraient être soulevées.

Les différentes approches qualitatives et quantitatives vont être succinctement abordées.

2.3- Approche qualitative [135]

L'analyse qualitative cherche à identifier une ponctuation ou une strie afin d'y associer des étiologies. Mahoney (2005) nous présente un résumé des différentes études menées jusqu'à aujourd'hui :

Gügel (2001) démontre par simulation expérimentale que les ponctuations reproduites sur des dents actuelles sont les mêmes que celles retrouvées sur les dents d'une population historique. Ces ponctuations sont caractéristiques des formes céréalières de la simulation. Leur morphologie, ainsi que la perte d'émail, est fonction de la présence de phytolithes dans ces céréales. La méthode consiste à reproduire les usures suivant les différentes formes céréalières et à comparer ces résultats avec ceux des populations préhistoriques afin de déterminer la céréale prédominante de cette population.

Les premières études qualitatives Roses (1984), Harmon et Rose (1988), Mark et coll (1988), citées par Mahoney (2005), introduisent les recherches sur les micro-usures en archéologie. Rose (1984) suggère que les micro-usures dentaires peuvent montrer un développement économique.

Les études qualitatives sont peu nombreuses, mais associées aux études quantitatives, elles augmentent le nombre d'indices pour la reconstruction du régime alimentaire.

2.4- Approche quantitative

Mahoney (2005) distingue les analyses des surfaces occlusales de celles des surfaces buccales. Nous ferons de même.

2.4.1- surfaces occlusales

Les études portent généralement sur les mesures, le dénombrement des ponctuations et les stries des facettes dentaires. Un échantillon est sélectionné, qu'il soit de primates actuels, fossiles ou d'ongulés. On sélectionne une dent, le plus souvent M2, (Gordon, 1984, 1982) et une facette, le plus souvent la 9. Après la réplique, on analyse en MEB, ou à la loupe

binoculaire, ou encore au microscope confocale à balayage et on répertorie les micro-usures afin d'en déterminer diverses variables.

Mahoney (2005) nous fournit un tableau récapitulatif des variables étudiées :

	variables
fréquence	Nombre de stries et ponctuations par image Moyenne du nombre de stries Moyenne du nombre de ponctuations Pourcentage de ponctuations
taille	Moyenne des longueurs des ponctuations Moyenne des largeurs des ponctuations Moyenne des longueurs des stries Moyenne des largeurs des stries

Une analyse statistique multivariable est ensuite réalisée pour comparer les variables de chaque groupe et démontrer dans quelle mesure elles sont significatives des groupes. Les variables utilisées ne sont pas toujours tout à fait identiques, quelques ajouts peuvent être faits par les différents auteurs, comme la présence des gouges.

Les études de Merceron (2003), Ussunet-Zarrouk (1991) mais aussi Teaford et Runestad (1992) comparent les micro-usures dentaires de spécimens de régime alimentaire connu à des spécimens fossiles.

2.4.2- surfaces buccales

Dans l'étude de Pérez-Pérez et coll (2003) l'analyse quantitative des surfaces d'usure buccales reprend les variables suivantes:

- le nombre de micro-usures N,
- la longueur moyenne X et la déviation standard de la longueur des stries S,
- leur orientation : par catégorie d'orientation de 45° d'intervalles : verticale V, horizontale H, mésio-occlusal à disto-cervical MD, disto-occlusal à mésio-cervical DM.

Après une analyse multivariée, des traces sont comparées suivant les sujets. C'est ainsi que Pérez-Pérez et coll (2003) distinguent les populations du Pléistocène moyen et tardif des groupes plus anciens qui présentent des stries plus petites.

Puech (1977) s'intéresse essentiellement à l'orientation des stries de 45° en 45°, à la longueur moyenne des stries retrouvée sur la surface buccale (vestibulaire) des dents et réalise des diagrammes de stries :

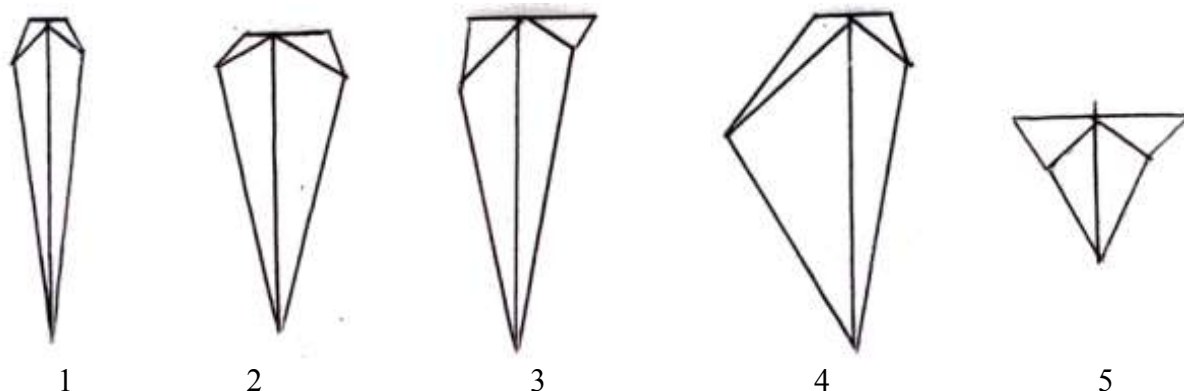


Fig 71 : Diagrammes d'orientations moyennes des stries de la surface buccale des dents. (schéma inspiré des illustrations de Puech (1977)).

La longueur des stries représentée ci-dessus correspond à la moyenne de la longueur des stries retrouvée pour chaque orientation : 45° en mésial, 45° en distal, la verticale, et l'horizontale.

Le diagramme 1 représente un carnivore, avec des stries verticales nombreuses et de longueur élevée.

Le diagramme 2 est celui de l'homme de Tautavel.

Le diagramme 3 représente la répartition des stries de l'homme de Neandertal, on y relève une augmentation des stries obliques et horizontales.

Le diagramme 4 est celui d'un homme de l'âge de Bronze, la tendance précédente augmente.

Le diagramme 5 est celui d'un végétarien où l'on note des stries verticales mais aussi obliques et horizontales, la longueur moyenne est faible.

Lalueza et coll (1996) reprennent la méthode de Puech et son hypothèse sur le lien entre longueur des stries verticales et le régime carnivore. La longueur et l'orientation de chaque strie ont été déterminées à l'aide d'un programme semi-automatique et d'un système d'analyse d'image. Les conclusions confirment le lien avancé par Puech : on a une proportion

de stries verticales plus importante chez les carnivores en comparaison avec des végétariens. Le Néandertalien est comparé au résultat obtenu chez les populations actuelles, son modèle est semblable à celui des Inuits, population carnivore.

3- Conclusion

Les deux approches qualitatives et quantitatives apportent des indices pour la reconstruction des régimes alimentaires. La dernière est la plus couramment employée et celle qui permet en plus une approche comparative entre échantillons actuels de régimes alimentaires connus et échantillons fossiles. Elle permet de construire des bases de données solides et d'avoir des mesures statistiques plus représentatives.

Il demeure les problèmes d'uniformisation des techniques d'études, du choix des dents et des facettes afin d'avoir des travaux qui se complètent et autorisent des avancées et des conclusions plus probantes sur la nature du lien entre micro-usures dentaires et régimes alimentaires.

E- RESULTATS ET INTERPRETATIONS

Citons d'abord : Teaforde (2000): "Dental micro wear analysis [...] provides a true rarity in palaeontology - a glimpse directly into the past – evidence of what the animal did, not what it was capable of doing". Ces traces représentées à la surface des dents sont les témoins privilégiés de ce que l'animal était. Elles sont intimement liées à l'environnement, la position de la dent sur l'arcade, la forme de la cavité orale, c'est-à-dire à la nature même de l'animal, ce qu'il mangeait, ses habitudes orales et non aux capacités qu'il aurait pu montrer avec ses dents.

Les micro-usures dentaires ont fait l'objet de nombreuses études leur intérêt en paléontologie est notable. On trouve en premier lieu beaucoup de travaux sur les liens étroits entre le régime alimentaire des espèces animales et les micro-usures.

D'autres étiologies peuvent être à l'origine des ces micro-usures, notamment l'utilisation des dents en tant que troisième main, mais aussi les comportements d'hygiène dentaire chez les premiers hominidés, ainsi que leur préférence manuelle.

Nous allons nous intéresser à la caractérisation des régimes alimentaires par les micro-usures dentaires. Les régimes alimentaires sont les premiers renseignés par l'analyse des micro-usures et par ce biais des indices sur la sélection naturelle en lien avec la raréfaction des ressources alimentaires sont révélés. Ensuite nous verrons comment celles-ci peuvent intervenir dans l'observation de l'évolution technologique de l'homme et dans l'aide à l'élaboration du paléoenvironnement. Et pour finir on abordera l'origine para fonctionnelle de ces dernières.

1- Les habitudes alimentaires

La détermination du régime alimentaire des espèces fossiles est un indice fondamental pour le paléontologue qui cherche à reconstruire un environnement, un habitat, un climat. L'autre intérêt se porte sur les processus d'évolution des espèces, car les changements d'alimentation ont influencé l'évolution, alors la lecture de ces changements à travers les micro-usures peut nous apporter des clés sur la sélection naturelle et sur l'évolution des techniques développées au sein de l'espèce humaine.

1.1- Caractérisation des régimes alimentaires en fonction des micro-usures : aspects microscopiques

Afin de concrétiser l'idée de corrélation entre micro traces dentaires et diète, nous allons essayer d'associer ces derniers en fonction de la fréquence et de la taille des traces.

1.1.1- fréquence des micro-usures : approche quantitative

1.1.1.1- chez les primates

Teaford et Walker (1984) ont distingué, chez certaines espèces, des régimes alimentaires différents grâce à la fréquence de micro-usures. Un échantillon de primates, dont la diète est [folivore](#)³⁷ a montré une plus faible fréquence de ponctuations et une plus grande fréquence de stries. Ces primates sont représentés par le singe hurleur, le colobe noir et blanc

et le gorille. Au contraire des espèces frugivores, le mangabey, le capucin brun, et l'orang-outang, qui présentent une plus grande proportion de ponctuations.

Nous pouvons donc faire une association entre la fréquence des micro-usures et les aliments consommés.

Merceron et coll (2005) déduisent par leur méthode d'observation à la loupe binoculaire les rapports suivants :

- les primates, le gibbon *H muelleri* et le gorille *G.g.gorilla*, se nourrissant de fruits mous et de feuilles ont une faible ponctuation sur les facettes de leur molaire (facette 3 et 9 de M2),
- les trois sous-espèces de *Papio* montrant une grande ponctuation et de nombreuses stries sur les facettes des molaires (3 et 9) forment le deuxième groupe d'étude, ils mangent plus de graminées abrasives et d'objets durs,
- le troisième groupe, de *Pan troglodytes troglodytes* et de *Pongo pygmaeus* ont des dispositifs de micro-usures intermédiaires.
- *Ouranopithecus macedionensis*, hominoïde du Miocène, est lui par comparaison proche du groupe de *Papio*.

Ceci est un exemple de rapprochement analogique des micro-usures dentaires de deux espèces, l'une actuelle, l'autre disparue, permettant la reconstruction du régime alimentaire de l'espèce disparue.

Ungar (1996) arrive aux mêmes conclusions avec sa propre méthode reposant sur la MEB. Il découvre une forte proportion de ponctuations sur les molaires de *O. macedoniensis*, significative d'une diète composée d'articles durs, et une ponctuation modérée chez les mangeurs de fruits mous, mais une forte fréquence de stries suggérant que le *Pliopithecidae* de Castell de Barbera était folivore.

King et coll (1999a) établissent une corrélation entre un pourcentage élevé de ponctuations et les durophages comme le *Griphopithecus alpani*.

On distingue donc les frugivores et durophages des folivores par la proportion de ponctuations plus forte chez les premiers et la proportion de stries plus élevée chez les deuxièmes.

Les agents causals ont déjà été définis. Chez les folivores, la présence des phytolithes ou de particules abrasives sur les plantes est responsable des micro traces dentaires, Peters (1982), et Walker et coll (1978).

La fréquence élevée des ponctuations chez les primates mangeurs d'objets durs peuvent être attribuée à la mastication des graines avec des coques durs (Teaford et Walker 1984). Chez les babouins, la fréquence élevée de ponctuations, peut être reliée à l'ingestion de poussière durant leur alimentation (Daegling et Grine 1999).

Covert et Kay (1981) réalisent une expérimentation en nourrissant des opossums captifs avec des aliments correspondant d'après eux à un régime composé de plantes et d'insectes. Un groupe témoin ne mange que des aliments mous et un autre groupe inclut dans son régime des particules abrasives. L'analyse montre peu de différences entre les deux groupes, excepté la présence de stries caractéristiques pour le régime de type abrasif. D'après les auteurs, les micro-usures ne sont pas significatives pour différencier un régime insectivore d'un régime herbivore, mais elles peuvent être le marqueur de la présence de particules exogènes.

Cet article fut vivement critiqué par Gordon et Walker (1983) sur son protocole d'expérimentation. Pourtant Kay et Covert (1983) réitèrent et affirment leur position.

Strait (1993) nous fait un résumé sur le lien diète/micro-usures chez les primates :

- les insectivores et carnivores ne peuvent être différenciés par la méthode d'analyse des micro-usures dentaires,
- les [faunivores](#)³⁴ durophages mangeant coléoptère, os et autres objets durs, peuvent être distingués des consommateurs d'articles tendres (chenille) par la fréquence des ponctuations,
- les faunivores ont une densité moyenne de traces plus forte que les frugivores et les folivores,
- faunivores et frugivores consommateurs d'articles durs ont une fréquence moyenne de ponctuations identique,
- faunivores et folivores sont différenciés par une fréquence de ponctuations plus élevée chez les premiers.

1.1.1.2- chez les hominidés (études quantitatives des fréquences de micro-usures sur les surfaces buccales)

Une étude des surfaces buccales des molaires chez les populations actuelles a été menée dans la thèse de Ussunet-Zarrouk (1991), qui reprend Puech (1977) en individualisant les variables suivantes : pourcentages de stries par orientation et valeurs moyennes des dimensions de ces stries. Elle analyse au MEB des surfaces buccales de molaires de trois types de populations : les esquimaux du Groenland, les mélanésiens de Nouvelle Guinée, les aborigènes d'Australie.

Elle détermine alors trois schémas de micro-usures dentaires selon les diètes connues de ces trois populations :

- régime alimentaire carné : stries verticales, par rapport à la surface buccale, parallèles entre elles et longues, (esquimaux),
- régime alimentaire végétarien : nombre de stries horizontales et obliques plus important, et de faible taille, (mélanésiens),
- régime alimentaire mixte : plus grande variation dans les directions, avec une verticalité prédominante (aborigènes).

Elle compare ensuite les résultats avec *l'Homo erectus* d'Afrique du Nord, et les préénéandertaliens et Néandertaliens d'Europe de l'est et de l'ouest.

L'Homo erectus a des stries de petite taille qu'elle attribue à une mastication puissante de végétaux tendres ou attendris par une préparation culinaire. Le nombre de stries est élevé, ce qui suppose un taux de particules abrasives important lié soit à l'aliment (végétal) soit à sa préparation (cuisson) soit encore à l'environnement (ouvert). Par analogie avec les populations actuelles, notre individu aurait une diète à forte tendance végétarienne, comprenant des aliments tendres mais abrasifs.

Les préénéandertaliens et Néandertaliens d'Europe ne présentent pas de préférence alimentaire, excepté en saison froide où leur régime serait carnivore ou mixte.

Puech (1977) a démontré les mêmes conclusions, ainsi que Lalueza et coll (1996). Sur les surfaces buccales des dents jugales d'hominidés, on retrouverait donc :

- plus de stries verticales chez les carnivores,
- plus de stries horizontales et obliques chez les végétariens.

La dynamique masticatoire peut expliquer ce phénomène, mais aussi la présence de particules abrasives.

La présence importante de viande au sein d'un régime alimentaire est aussi représentée par une plus grande fréquence de ponctuations sur les surfaces occlusales des molaires des populations humaines (Organ, 2005).

Enfin, des transitions diététiques au sein de populations préhistoriques peuvent être mises en évidence grâce au changement dans la forme et la quantité des micro-usures. C'est le cas pour la population préhistorique de l'Indiana (Amérique du Nord). On distingue plus de ponctuations et une diminution en largeurs et en longueurs des stries relevées sur l'émail dentaire entre les populations du « Late Archaic » (- 5900 à -3200) et celle du « Early » ou « Middle Woodland » (-2390 à -1425). Cette transition correspond, en Amérique du Nord, au passage à la sédentarisation, et à l'introduction de l'agriculture (Schmidt, 2001).

1.1.1.3- chez les ongulés

Etudiés par Merceron (2003), sa méthode repose sur l'examen sous la loupe binoculaire et l'analyse quantitative des micro traces. Chez les ongulés actuels, ils distinguent trois grandes catégories :

- les « browsers » (ou brouteurs de feuilles):
 - consommateurs de feuillage exclusivement : pourcentage de ponctuations supérieur à 50, et faible nombre de stries, (ex : *Giraffa camelopardalis*),
 - consommateurs de fruits : pourcentage de ponctuations supérieur à 50, et nombre de stries plus élevé (ex : *Gazella soemmerringi*),
- les mangeurs mixtes présentent un dispositif de micro-usures intermédiaire (ex : *Cervus elaphus*),
- les « grazers »: (ou [passeurs](#)⁶⁶ d'herbes)
 - de graminoides de cycle métabolique en C4 : pourcentage de ponctuations inférieur à 50, nombre de ponctuation faible, nombre de stries larges plus ou moins élevé, (ex : *Equus burchelli*),
 - de graminoides de cycle métabolique en C3 : nombre plus faible de stries larges, mais les stries simples sont plus fréquentes.

Les espèces en milieu aride quel que soit le régime alimentaire : le nombre de larges ponctuations et de ponctuations simples est plus élevé.

La définition de chaque type de diète lui a permis de créer une base de données « ongulés » de 20 espèces actuelles, pour ensuite déterminer les régimes alimentaires des ongulés du Miocène supérieur des sites de Méditerranée orientale, afin de déterminer l'environnement de *l'Ouranopithecus macedoniensis* qui semblait alors être un environnement ouvert.

Après avoir démontré que la fréquence ou l'analyse quantitative de micro traces sont de bons indices de caractérisation alimentaire, nous allons nous intéresser à la taille de ces traces.

1.1.2- la taille des micro-usures : approches quantitative et qualitative

1.1.2.1- taille des ponctuations

Merceron (2003) associe la présence de ponctuations larges et en plus grand nombre chez les ongulés avec le fait qu'ils ingèrent des éléments durs, en plus grandes quantités car ils sont dans un milieu aride.

Plusieurs hypothèses sont proposées par Teaford et Runestad (1992) en ce qui concerne la taille des ponctuations chez les primates :

- les durophages présentent, majoritairement, des ponctuations larges,
- les petites ponctuations sont plus fréquentes chez les consommateurs de fruits tendres,
- Pourtant, *Aotus trivirgatus* (primate simien, platyrrhinien de la famille des Cebidae et de la sous famille Aotinae), qui ne consomme pas de nourriture dures en grande quantité, présente de nombreuses ponctuations larges, provoquées soit par la consommation occasionnelle d'insectes ou d'aliments durs soit par la confluence des petites ponctuations. La dernière proposition semble fausse, car on ne retrouve pas ce phénomène chez les autres espèces montrant des petites ponctuations.

Les auteurs remarquent aussi que les propriétés physiques des insectes et de leur enveloppe n'ont pas été approfondies. On ne peut pas être certain que leur consommation provoquerait des ponctuations.

D'autre part, la taille des ponctuations peut varier avec la taille des particules abrasives. (Maas 1991, Gügel et coll 2001)

L'addition des informations obtenues par l'analyse de l'incidence des ponctuations et leur taille améliore la reconstruction alimentaire.

Teaford et Runestad (1992) soumettent les hypothèses suivantes :

- les ponctuations larges seraient causées par une fracture de l'émail suite à la compression d'un aliment dur entre les dents,
- les petites ponctuations seraient formées suite à un contact dent sur dent (attrition) au cours de la mastication d'un aliment tendre.

Ils reprennent Roulet (1987) qui avait remarqué que si deux surfaces étaient en contact, elles ne se touchaient que sur une petite aire. Par conséquent, le contact apparent serait plus large que l'aire réelle de contact.

Or, d'après Maas (1991) les frontières des prismes d'émail sont des points de faiblesse, alors une forte pression entraînerait une fracture du prisme. Ainsi la taille des petites ponctuations représenterait la taille d'un prisme. Mais Mahoney (2005) qui reprend Teaford et Runestad (1992) insiste sur l'idée que la formation des micro-usures est soumise à plus d'un facteur, ces derniers pouvant donner naissance à des formes similaires.

1.1.2.2- taille des stries

La largeur des stries serait due à la taille des particules (Ungar 1994a).

Des stries plus fines sont observées chez les langurs, macaques (primates Sumatran). Ces derniers mangent près du sol.

Des stries plus larges sont observées chez les primates Sumatran de la [canopée](#)¹⁶ (Orang-outang, gibbons) [235].

D'après Ungar (1994a) la différence est due au fait qu'en mangeant près du sol, les macaques et langurs ingèrent aussi de la poussière, alors que gibbons et orang-outangs mangeant sur les cimes d'arbres ingèrent plutôt des feuilles à forte teneur en phytolithes de taille plus larges que les particules de poussières.

D'après Maas (1991), Teaford et Runestad (1992) et Lalueza et coll (1993) la largeur des stries est un faible indicateur. A l'inverse, la longueur des stries relevée sur les surfaces buccales des dents jugales ajoutée à leur orientation, servent d'indicateur pour la diète. (Puech 1977, 170 ; Lalueza et Pérez-Pérez 1996)

Merceron (2003) distingue aussi parmi les ongulés, les paiseurs de graminoides de cycle métabolique en C4, des paiseurs de graminoides de cycle métabolique en C3. Les premiers ont un nombre de stries larges plus élevé. Or les graminoides de cycles métaboliques différents ne contiennent pas les mêmes phytolithes, les premiers devant en avoir des plus gros.

A travers ces différentes études, Ungar (1994a), Teaford et Runestad (1992), Merceron (2003), Gügel et coll (2001) essaient d'explorer les différentes étiologies de formation des micro-usures dentaires afin de mieux les reconnaître et d'en tirer des conclusions paléontologiques plus fiables, sur le type d'aliments pouvant les provoquer.

Dans ce paragraphe nous avons pu constater que le régime alimentaire d'une espèce ne peut être établi entièrement par l'analyse seule des micro-usures dentaires. D'autres méthodes y sont ajoutées, comme l'analyse des coprolithes, la détermination isotopique du carbone pour connaître le cycle métabolique des plantes, et l'analyse de l'usure dentaire.

La comparaison avec les espèces actuelles dont la diète est connue est indispensable pour affiner le lien entre régime alimentaire et micro-usures.

1.2- la sélection naturelle par spécialisation du régime alimentaire

L'alimentation a eu un rôle prépondérant dans la sélection naturelle des espèces. On sait, par exemple, qu'aujourd'hui le panda est menacé d'extinction car l'hyperspécialisation de son régime alimentaire, qui concerne seulement le bambou, le rend plus fragile face à la vulnérabilité de son habitat dans le monde actuel. C'est en ce sens que l'étude des micro-usures dentaires peut nous être un indicateur de cette sélection naturelle par la limitation de la ressource alimentaire.

Godfrey et coll (2004) étudient les micro traces dentaires d'une population de lémuriens aujourd'hui disparue (*Archaeolemuridae* et *Palaeopropithecidae*) et les comparent à celles de lémuriens actuels. Ils remarquent de fortes similitudes et en déduisent un régime alimentaire.

Les Archaeolemuridae étaient durophages, les Palaeopropithecidae étaient mangeurs de graine, folivores et frugivores occasionnels.

Mais dans les traces aucune ne peuvent être le reflet de la consommation de nourriture terrestre comme des rhizomes, ou de l'herbe. La disparition progressive de l'habitat forestier, unique source alimentaire de cette espèce, est donc certainement responsable de son extinction [179].

Potts (2004) met en corrélation l'évolution cognitive des grands singes et leur paléoenvironnement. La préférence des grands singes pour un habitat boisé et une alimentation plutôt frugivore s'identifie dans la morphologie de ses molaires et des micro-usures qu'elles présentent. Or les fruits de grandes qualités ont une existence éphémère ce qui oblige les grands singes à développer une stratégie de recherche et de protection de ces fruits qui canalisent toute leur énergie, interdisant le développement d'un potentiel de différenciation alimentaire. Ils ont ainsi scellé leur destin à celui de la forêt, contrairement aux singes cercopithécoïdes et aux hominidés, qui grâce à leur diversification alimentaire ont pu conquérir d'autres espaces.

1.3- l'évolution des techniques pour la préparation culinaire

Au fil du temps et de l'évolution de l'homme et des hominidés, de nouvelles techniques se sont développées comme le feu, les outils. Or l'apparition de ces nouvelles techniques imprima des changements dans les micro-usures retrouvées sur les dents de ces populations se trouvant entre deux époques.

Pérez-Pérez et coll (2003) distinguent les humains fossiles d'Europe de l'Est datant d'une époque différente, le Pléistocène moyen et le Pléistocène tardif. Les plus anciens ont des stries plus courtes et plus nombreuses. Cette différence serait due à une préparation de nourriture et à l'utilisation d'outils pour celle-ci insérant des particules abrasives au bol alimentaire chez la population du Pléistocène moyen.

Deux causes peuvent entraîner une augmentation des stries d'usure :

- une consommation de végétaux durs plus importante correspondant à une période froide,
- un développement de la technologie lithique indépendamment des conditions climatiques.

Au sein de cette étude, il apparaît que la deuxième hypothèse soit la plus probable puisque les techniques lithiques de Modes I et II sont concomitantes avec la présence plus importante de micro-usures dentaires. Les hommes du Pléistocène tardif ont moins de micro-usures soit parce qu'ils incluaient plus de nourritures tendres, viande, fruits à chair tendre, soit parce que la préparation alimentaire était plus efficace. Les deux étiologies semblent être associées au fait de la diminution des micro traces dentaires avec le temps.

Molleson et coll (1993) découvrent une similitude dans les micro-usures dentaires entre les populations du Néolithique tardif et les populations actuelles cuisant leurs aliments dans des poteries. Or cette période correspond à l'apparition de la poterie, utilisée pour cuisiner et cuire. Elle correspond aussi à une phase d'accroissement de la démographie de cette population pouvant être due à cette découverte.

L'apparition de l'agriculture et donc l'introduction de céréales dans l'alimentation ont aussi été identifiées au sein d'une population de Natufian par Mahoney (2005). La préparation de céréales nécessite un meulage pour pouvoir la transformer en farine consommable. Or le meulage par des pierres inclus à la préparation des particules abrasives, ce qui se traduit par une augmentation des micro-usures dentaires.

La détermination de la diète d'un fossile ne peut pas être réalisée qu'à travers l'examen de micro traces dentaires. Il faut aussi s'intéresser à l'environnement dans lequel il a été trouvé. L'étude des micro-usures dentaires associée à d'autres méthodes comme l'analyse des coprolithes, l'analyse des isotopes du carbone présents dans la structure cristalline de l'émail, améliorent la précision des résultats, ajoutent de la crédibilité et forment un faisceau d'informations qui, par convergence, permet de reconstituer un mode de vie, un environnement aujourd'hui disparu. L'approche multidisciplinaire est nécessaire et produit des reconstructions plus robuste et plus fine des régimes alimentaires passés [201].

2- Les paléoenvironnements

Merceron (2003) explique que les ongulés «sont les consommateurs primaires dans les assemblages fauniques mammaliens ». Leurs micro-usures dentaires fournissent des indices sur leur régime alimentaire et par conséquent sur la végétation qui les entoure. Il cite comme exemple les ruminants pisseurs de graminoides du site du Ravin de la pluie en Grèce de la période du Vallésien. L'herbe composait une grande partie de l'environnement dans lequel ils vivaient et qui devait donc être un espace ouvert.

Pérez-Pérez et coll (2003) font le lien entre un accroissement du nombre de striations sur les surfaces vestibulaires des dents néanderthaliennes durant la saison froide. La période froide est déterminée par le taux en isotope d'oxygène. Ils déduisent que durant les périodes froides, on avait une augmentation de la consommation de plantes dures. Pourtant le Néanderthalien est reconnu pour être essentiellement carnivore, or pendant les saisons froides, il semble qu'il consommait probablement plus de graines, noisettes, et racines.

Merceron et coll (2006) associent l'étude d'isotope de carbone et de l'oxygène avec l'étude des micro-usures dentaires pour déterminer le régime alimentaire de bovidés du sud ouest de la Bulgarie. Les micro-usures ne montrent aucun pisseur exclusif mais certains ont un régime mixte (pisseur et brouteur) et d'autres sont brouteurs de feuilles. Les préférences alimentaires sont fonction de la disponibilité de la ressource alimentaire. Par les résultats sur les micro-usures, on peut déduire que la Bulgarie, à cette période, semblait être un environnement boisé mais ouvert où les graminoides en C3 étaient abondants.

Hopley et coll (2006) utilisent aussi la combinaison de l'étude des micro-usures dentaires chez des rongeurs de Makapansgat d'Afrique du sud et recherchent les isotopes du carbone. L'absence de pisseur exclusif parmi les espèces les plus communes de rongeurs de cette région suggère que l'environnement était plus boisé qu'aujourd'hui.

Mainland (2000), différencie les moutons mangeurs d'algues des moutons brouteurs d'herbes par des ponctuations plus larges chez les premiers. Celles-ci seraient liées au mouvement antéropostérieur de la mâchoire nécessaire au morcellement des algues. Il serait ainsi capable de distinguer les deux sortes de moutons présents en Ecosse et en Atlantique

nord. On peut imaginer alors que si un certain type de micro-usures qualifie les moutons mangurs d'algues, donc proche d'un milieu marin, en retrouvant le même type de micro-usures chez une population fossile, un rapprochement pourra peut être s'opérer, et on pourra ainsi déduire l'environnement de l'espèce.

La détermination des paléoenvironnement à l'aide des micro-usures, est beaucoup un travail par analogie entre les différentes espèces. Mais surtout entre les espèces consommatrices de leur environnement direct, tels les ongulés, les moutons, les bovidés, consommant essentiellement la flore qui les entoure.

3- Micro-usures dentaires parafunctionnelles

Comme aujourd'hui et même plus fréquemment, l'homme préhistorique devait employer ces dents à d'autres fins que de s'alimenter.

Minnozzi et coll (2003) ont découvert sur un squelette humain du Sahara Lybien datant de l'Holocène, des traces d'usures dentaires montrant de larges rainures à travers la surface occlusale des prémolaires et incisives maxillaires et mandibulaires. L'analyse microscopique et macroscopique a conduit à déduire que les micro-dommages engendrés furent probablement réalisés au cours de travaux de réalisation de paniers, de filets et de tapis.

L'alimentation n'étant pas la seule responsable de l'usure et certaines pratiques culturelles ou utilisations diverses des dents peuvent inscrire leur passage dans la dent. On aborde le thème des parafunctions dentaires qui se retrouvent essentiellement chez les populations humaines ou primates hominoïdes qui utilisaient leurs mains (suite à sa libération par la verticalisation de l'homme) et par ce biais provoquaient des usures autres que celles produites par la consommation d'aliments.

3.1- les marques culturelles du groupe incisivo-canin

3.1.1- l'utilisation des dents antérieures comme troisième main

Ryan et Johanson (1989) expliquent que la présence de grosses stries culturelles ou de gouges, sur la dentition antérieure de *A. afarensis*, des Esquimaux et non chez les singes suggère que l'utilisation des dents antérieures était à but non diététique, donc culturel.

Lalueza (1992) attribue ces usures à l'utilisation des dents antérieures comme troisième main. Il retrouve des usures plus sévères chez les chasseurs cueilleurs que chez les groupes dépendant d'une production agricole. Lalueza et coll (1993) suggèrent l'utilisation des dents antérieures chez les chasseurs-cueilleurs pour travailler la peau des animaux, retirer les peaux de graines ou de racines, attacher une tête de lance ou de flèche, ou encore traiter une fibre d'un tendon.

Afin de différencier les stries d'origine culturelle des stries d'origine alimentaire, Lalueza et coll (1993) proposent de se référer à la taille des stries, les plus larges étant culturelles. En effet les particules de poussière, les phytholithes alimentaires provoquent de fines stries généralement présentes sur les surfaces buccales des dents postérieures. D'autres indicateurs sont à prendre en compte comme la localisation (postérieure, antérieure, vestibulaire, occlusale), le nombre, le parallélisme, la direction, l'orientation des stries observées.

D'autres traces sont découvertes sur les individus fossiles étudiés par Lalueza (1992), des traces qu'il rapporterait à l'utilisation d'une brosse à dent. Les abrasions vestibulaires pouvant à la fois être rapprochées de l'utilisation d'une brosse à dent ou de la nourriture consommées. D'ailleurs l'auteur rappelle que l'utilisation de brindilles de bois pour nettoyer les dents est documentée dans différentes cultures, notamment hindouiste, en effet le rituel journalier de l'hygiène dentaire était préconisé par Bouddha en 500 A J-C.

3.1.2- La préférence manuelle

La préférence manuelle est la notion selon laquelle l'homme était plutôt droitier ou gaucher.

Les traces d'usures déposées sur les dents antérieures correspondantes à des marques culturelles présentent parfois une orientation préférentielle pour un même groupe de stries toutes parallèles entre elles. Si le sujet tient entre ses dents antérieures une peau ou de la viande qu'il coupe, on retrouve la marque des coupes sur les faces vestibulaires des dents antérieures, (Lalueza, 1992; Lalueza et coll 1997). Chez les sujets étudiés par Lalueza (1992) les stries ont une orientation de disto-cervicale à mésio-occlusal du côté gauche et de mésio-cervicale à disto-occlusale du côté droit avec une orientation de 30 à 60° par rapport au plan occlusal.

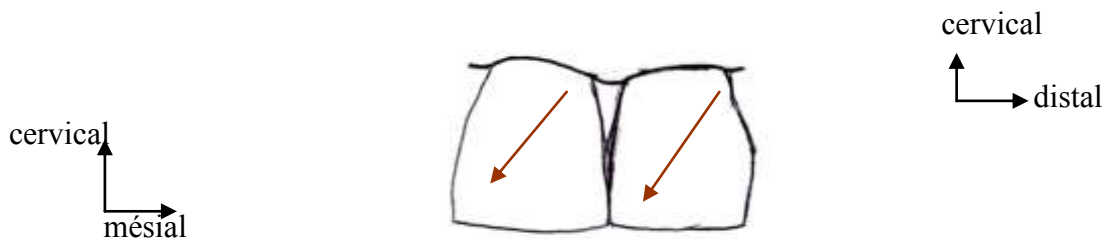


Fig 72: Dessin d'incisives centrales respectivement 11 et 21, avec l'orientation préférentielle des stries provoquées par des habitudes culturelles telle que la préparation de peau.

D'après l'auteur, ces orientations montrent que le sujet était droitier.

Une autre étude (Bax JS. et Ungar, 1999) aborde la question de la préférence manuelle en observant les dents de 66 individus de quatre groupes dont les pratiques de subsistances sont connues.

Les auteurs concluent qu'il n'y a pas de relation entre l'orientation des stries retrouvées sur les faces vestibulaires des dents antérieures et la préférence manuelle.

3.2-Les marques culturelles interproximales

Nous avons abordé ce sujet dans la partie des macro-usures dentaires interproximales. L'intérêt de ce propos se portera donc sur l'apport de l'observation microscopique de ces usures pour déterminer l'étiologie de cette forme d'atteinte interproximale. Le problème est de déterminer la nature de l'objet pouvant entraîner de telles marques, afin de pouvoir cibler plus facilement l'agent causal.

Bouchneb et Maureille (2003) mettent en place une expérimentation sur des prémolaires extraites pour raison orthodontique. Ils observent, avant toute utilisation, la surface dentaire qui est intacte. Ensuite ils utilisent quatre types de matériaux distincts étant susceptibles de s'insérer entre les dents :

- une esquille de 3 mm d'épaisseur d'os long de renne
- une baguette de section arrondie de 3,2 mm de diamètre en bois de renne,
- un fin rameau à flexibilité réduite de bois végétal,
- une lanière de 1,5mm d'épaisseur de tendon de bovidé.

Ils testent l'action abrasive des matériaux dans un milieu aqueux seul et dans un milieu aqueux avec des particules de silices.

Le bilan est le suivant :

- La morphologie des sillons pour l'os de renne, le bois de renne et le bois végétal est hémicylindrique avec l'extrémité biseautée, le tendon laisse quant à lui un sillon à tore régulier, épousant les reliefs.
- La vitesse d'abrasion : os de renne > bois de renne > bois végétale > tendon.

➤ Au niveau microscopique :

La présence de stries parallèles à la direction du mouvement, donc au sillon. L'os et le bois de renne, sans particule abrasive ajoutée, laissent des stries fines et régulières, alors qu'avec des particules, les stries sont plus grossières et plus profondes. On retrouve aussi des sinuosités dans les stries provoquées par le bois de renne. Le bois végétal seul forme des stries étroites, courtes, d'orientations hétérogènes, et de densité diminuée. Alors qu'avec des particules abrasives, les stries sont plus épaisses, plus homogènes et plus denses. Le tendon de

veau laisse des stries plus importantes s'il n'est pas mélangé à des particules ; celles-ci sont plus visibles dans la convexité radiculaire.

La comparaison de ces stries avec celles retrouvées dans la lignée néandertalienne permet d'établir les conclusions suivantes sur la nature du matériau ayant entraîné ces sillons chez les néandertaliens : l'objet serait plutôt dur comme du bois animal ou végétal ou de l'os, avec ou sans particule abrasive. Il aurait été utilisé de façon importante, et non occasionnellement.

F- Conclusion sur les micro-usures dentaires et leurs applications en paléontologie

L'étude des micro-usures dentaires s'est largement développée les trois dernières décennies. Les techniques mises en place ont évolué aussi vite que nous pouvons l'imaginer dans ce monde de l'ère de la technologie assistée par ordinateur. A l'heure actuelle les techniques qui se développent sont l'examen à la loupe binoculaire et la microscopie confocale à balayage. La microscopie électronique à balayage reste la référence. La standardisation des études sur les méthodes employées, et les dents examinées, reste à mettre en place pour avoir un meilleur rapprochement entre les écrits, aujourd'hui nombreux.

Les principaux agents causals sont les particules de quartz, le phytolithe, et les autres particules abrasives pouvant être introduites à l'alimentation. De nombreux facteurs (âge, sexe, taphonomie, position de la molaire....) interviennent et peuvent entraîner des différenciations dans ces micro-usures. C'est pourquoi il est important de les prendre en compte dans l'analyse.

La biomécanique mandibulaire a une implication incontestable dans la formation des micro-usures dentaires. La mastication ainsi que toutes les mécaniques de préhension des aliments sont propices à la fabrication d'un certain type de micro-usures.

L'examen des micro-usures dentaires est un outil parmi d'autres pour le paléontologue. Il permet une observation minutieuse des facettes d'usure, et précise ainsi :

- la fonction de cette facette,
- le type d'aliment ingéré,
- la nature du matériau interposé entre les dents quand il s'agit d'abrasion ou encore d'usures d'origine parafunctionnelle.

Malheureusement si l'environnement est hostile à la préservation des traces dessinées dans la dent, l'étude de celles-ci s'avérera inutile.

Il en est ainsi pour les dents de Toumaï, *Sahelanthropus tchadensis* du Miocène supérieur, découvert par l'équipe du professeur Brunet de Poitiers. Ses dents ont été entièrement polies par les vents de sable du désert du Tchad. Les surfaces dentaires sont donc inutilisables pour des études de micro-usures. L'environnement joue un rôle capital pendant la fossilisation. Il est l'acteur des altérations post-mortem rendant parfois laborieuse la lecture des informations présentes sur les fossiles. Etablir un diagnostic différentiel entre les dégradations post-mortem et anté-mortem est primordial.

La plupart des études sur les micro-usures sont quantitatives et confrontent les résultats statistiques d'espèces actuelles au régime alimentaire connu à ceux d'espèces disparues pour déterminer leur régime alimentaire.

A savoir si :

Les primates : étaient-ils plutôt frugivores, folivores, faunivores, ou durophages ?

Les hominidés étaient-ils plutôt carnivores, végétariens, mixtes, mais aussi, frugivores, folivores, faunivores (*Ouranopithecus macedionensis*) ?

Les ongulés étaient-ils brouteurs de feuilles exclusifs, ou paiseurs d'herbes ?

La connaissance des régimes alimentaires des primates et hominidés est en rapport avec la volonté de déterminer une phylogénie complète et détaillée, en s'aidant de l'évolution des régimes alimentaires au sein des espèces.

On peut mettre en évidence un lien avec leur habitat, leur capacité cognitive à préparer et à chercher la nourriture, ainsi que leur capacité à se diversifier.

La connaissance des diètes chez les ongulés permet aux paléontologues de déterminer plus facilement un paléoenvironnement. Effectivement ces derniers sont des consommateurs primaires, c'est-à-dire des consommateurs des plantes dominant la biomasse végétale qui les entoure.

Enfin des micro-usures dentaires d'origines para fonctionnelles ont pu être identifiées sur les incisives et dans les zones interproximales, les premières étant peut-être liées à une préférence manuelle et/ou à l'utilisation des dents en tant que troisième main, les deuxièmes étant plus reconnues comme la conséquence du passage d'un cure-dent de matériau plutôt dur.

Le principal intérêt démontré de l'analyse des micro-usures dentaires est sa corrélation avec le régime alimentaire. Son association avec d'autres études comme celle de la morphologie fonctionnelle de la dentition ou encore l'analyse isotopique du carbone de l'émail permet de préciser et vérifier les résultats.

D'autre part, on peut se demander pourquoi les chercheurs ne se sont pas intéressés aux micro-usures de la dentine. Y a-t-il une différence significative avec celles rencontrées dans l'émail ? Ne peuvent-elles pas être, elles aussi, de bons indices, ou bien la dentine est peut-être si diverse dans les différentes espèces qu'elle introduirait des biais dans les études ?

De nombreuses voies sont encore à explorer. Aujourd'hui, avec le développement des techniques, l'informatisation, le développement de logiciels adaptés, de nouveaux horizons s'ouvrent et permettent aux paléontologues de chercher toujours plus loin et de se poser alors toujours plus de questions et donner parfois quelques réponses.

V- Conclusion générale

Sous une forme qui peut parfois sembler ordinaire, la dent cache en réalité des millions d'années d'évolution : il est étonnant de constater avec quelle persévérance la Nature permet aux organismes d'évoluer vers un système toujours plus performant (46,79,119).

Dès les débuts de la paléontologie, les chercheurs ont compris quel fabuleux outil la dent pouvait être, en raison de sa présence chez presque tous les vertébrés depuis le Cambrien inférieur, il y a – 540 millions d'années, et de sa grande résistance face à la dégradation du temps.

Le but de cette thèse a été d'explorer dans quelle mesure l'usure dentaire pouvait renseigner le paléontologue dans sa recherche sur les origines de la vie. L'utilisation de deux échelles, macro et microscopique, a permis de mettre en évidence des informations à la fois différentes et complémentaires.

Comme nous l'avons vu dans la première partie, trois éléments phénotypiques semblent indissociables des mécanismes d'usure : ce sont la morphologie de l'organe dentaire, son histologie et la mécanique de mastication.

A l'origine, on a pu remarquer que les dents étaient réduites au seul rôle de contention. Mais progressivement, l'articulation de la mâchoire s'est complexifiée et ses mouvements se sont diversifiés dans les trois sens de l'espace. Les dents se sont alors lentement adaptées à la fonction de mastication.

La morphologie des dents s'est à son tour complexifiée. En effet, la forme simple répondant au rôle de contention devait progressivement coïncider avec une fonction de mastication toujours plus efficace.

En parallèle, l'histologie dentaire a également évolué afin de répondre au mieux aux différents régimes alimentaires.

Il est donc intéressant de noter ici l'interdépendance qui existe entre ces trois caractères phénotypiques : si un seul de ces facteurs venait à changer, il entraînerait non seulement des répercussions sur les deux autres, mais aussi et par conséquent, sur l'anatomie des usures dentaires.

L'analyse des usures a permis de définir quatre champs de recherches principaux : l'étude du régime alimentaire, du paléoenvironnement, du comportement des espèces et leurs évolution et possibles liens phylogénétiques.

Usures et régime alimentaire :

Si l'on excepte les polyphyodontes, les usures dentaires ont été exploitées tout d'abord dans la détermination du régime alimentaire, auxquels sont étroitement liés le paléoenvironnement ainsi que l'évolution des techniques et des modes de vie.

Les facettes d'usure sont apparues principalement avec les mammifères et la fonction masticatrice. En effet, le remplacement continu des dents, caractéristique des non-mammifères polyphyodontes, impliquait forcément l'absence d'usure sur les surfaces dentaires. A mesure que cette fonction masticatrice s'est développée, l'anatomie occlusale s'est complexifiée, multipliant le nombre de ses cuspidés, et donc de ses facettes. Plus encore, la nature plus ou moins abrasive des aliments serait à l'origine d'une histologie en perpétuelle adaptation. L'hypsodontie chez les ongulés, associée à la présence des trois tissus dentaires sur la surface occlusale, pour une meilleure trituration des aliments, en sont un parfait exemple.

Mais l'analyse microscopique de ces usures permet d'aller encore plus loin. Comme le suppose Gügel, il serait possible de préciser le type même de céréales consommés grâce aux micro-traces propres aux phytolites que contiennent les aliments ingérés, alors que l'analyse macroscopique aurait seulement désigné le régime alimentaire comme abrasif.

Usures et paléoenvironnement :

De plus, la détermination de ce régime permet d'esquisser le paléoenvironnement grâce à la mise en évidence des ressources alimentaires disponibles. En effet, la présence d'usures importantes sur les surfaces dentaires signe un régime abrasif, donc plus riches en graminées, retrouvées généralement dans des climats secs et des paysages ouverts. Le réchauffement climatique au cours du Miocène et l'ouverture des savanes a ainsi été mis en évidence grâce à l'observation d'une augmentation de ces usures et par l'obtention d'une morphologie et d'une histologie adaptée.

Là encore, la micro-analyse confirme ces données. Une fréquence élevée de ponctuations signerait un climat plus aride.

Usures et mode de vie :

Il est reconnu aussi que certaines usures dentaires dépendraient directement du comportement. En effet, l'éthologie permet de constater une multitude d'habitudes fonctionnelles et parafunctionnelles chez tous les vertébrés, pouvant induire des facettes d'usures aussi variées que caractéristiques. L'analyse des usures permet alors de comprendre la nature de ces comportements. On remarque par exemple chez les hominidés une augmentation de l'usure suite à l'introduction de la pierre à moudre pour la préparation culinaire, et inversement une diminution avec le raffinement de son alimentation.

Usures et évolution :

L'évolution de l'alimentation sous les effets de la pression environnementale, et illustrées par l'anatomie des usures observées sur les surfaces dentaires, est un indicateur supplémentaire pour tenter de mieux comprendre l'évolution des espèces.

Ainsi, on a pu constater le développement de l'hypsodontie chez les équidés et les bovidés en parallèle à l'ouverture des espaces et au réchauffement du climat.

De plus, l'étude des micro-usures dentaires peut être un indice complémentaire concernant la sélection naturelle par la limitation des ressources alimentaire comme nous avons pu le voir chez le lémurien.

La polyphyodontie paraît également être un outil intéressant afin de corréliser les cinq grandes classes animales entre elles : poissons, amphibiens, reptiles, oiseaux et mammifères. En effet, nous avons pu voir qu'il était possible de mettre en relation les différents modes de remplacement dentaires et de retracer ainsi l'apparition des espèces correspondantes.

Usures et sélection naturelle :

En fait, si on relie le régime alimentaire avec le mode de vie, il en ressort deux éléments directement mis en cause dans l'apparition des usures dentaires, qu'elles soient macroscopiques ou microscopiques : le paléoenvironnement et le mode de vie.

Comme nous l'avons développé au cours de cette thèse, ces deux éléments interagissent incontestablement l'un avec l'autre : il est donc impossible que le paléoenvironnement ne se modifie sans entraîner de conséquence sur le mode de vie.

Or, l'évolution des dents est elle-même directement corrélée à ces deux facteurs qui composent en réalité ce que Darwin définissait comme « l'environnement ». En effet, face à cet environnement changeant, la sélection naturelle va faire que seules les espèces, dont le phénotype répondra convenablement aux nouvelles contraintes, survivront.

Dans le cadre des usures dentaires, ce phénotype correspond en fait aux trois caractères décrits ci-dessus : la morphologie dentaire, l'histologie et l'articulation de la mâchoire.

Pour résumer : le paléoenvironnement entraîne irrémédiablement des répercussions sur le mode de vie et l'alimentation des individus. Ces facteurs, qui constituent l'environnement décrit par Darwin, sont donc, par le biais de la sélection naturelle, à l'origine des variations phénotypiques qui regroupent dans le cadre des usures dentaires, la morphologie, l'histologie des dents ainsi que la mécanique articulaire.

L'usure dentaire est donc un mécanisme extrêmement complexe dont tous les facteurs : mode de vie, environnement, évolution, histologie, morphologie et anatomie de l'articulation, interagissent les uns avec les autres.

Les micro-usures et les macro-usures dentaires sont indissociables dans la pratique de la paléontologie. Il semblerait même que l'une et l'autre se complètent. En effet, là où l'étude des macro-usures demeurent globale et générale, leur analyse microscopique pourra dans certains cas éclairer les éventuelles zones d'ombre.

On pourrait schématiser la micro-analyse comme étant le « zoom » de l'analyse macroscopiques des usures dentaires.

Aujourd'hui, l'analyse micro et macroscopiques des usures dentaires pratiquées en paléontologie, utilise des techniques employées dans la pratique odontologique, et surtout odonto-légale : les techniques d'empreinte à l'élastomère pour répliquer les surfaces dentaires, l'utilisation de fraises et de turbine pour dégager le fossile de sa coque minérale, et les techniques d'observations, telles que la radiographie, la tomodensitométrie et dans une moindre mesure, la microscopie et les échelles de mesure. L'extrême minutie de l'observation des surfaces dentaires est également primordiale aussi bien en paléo-odontologie qu'en odontologie légale afin d'extraire le maximum d'informations concernant son propriétaire. Même si la fin recherchée n'est pas la même, les techniques utilisées dans ces deux pratiques sont très proches.

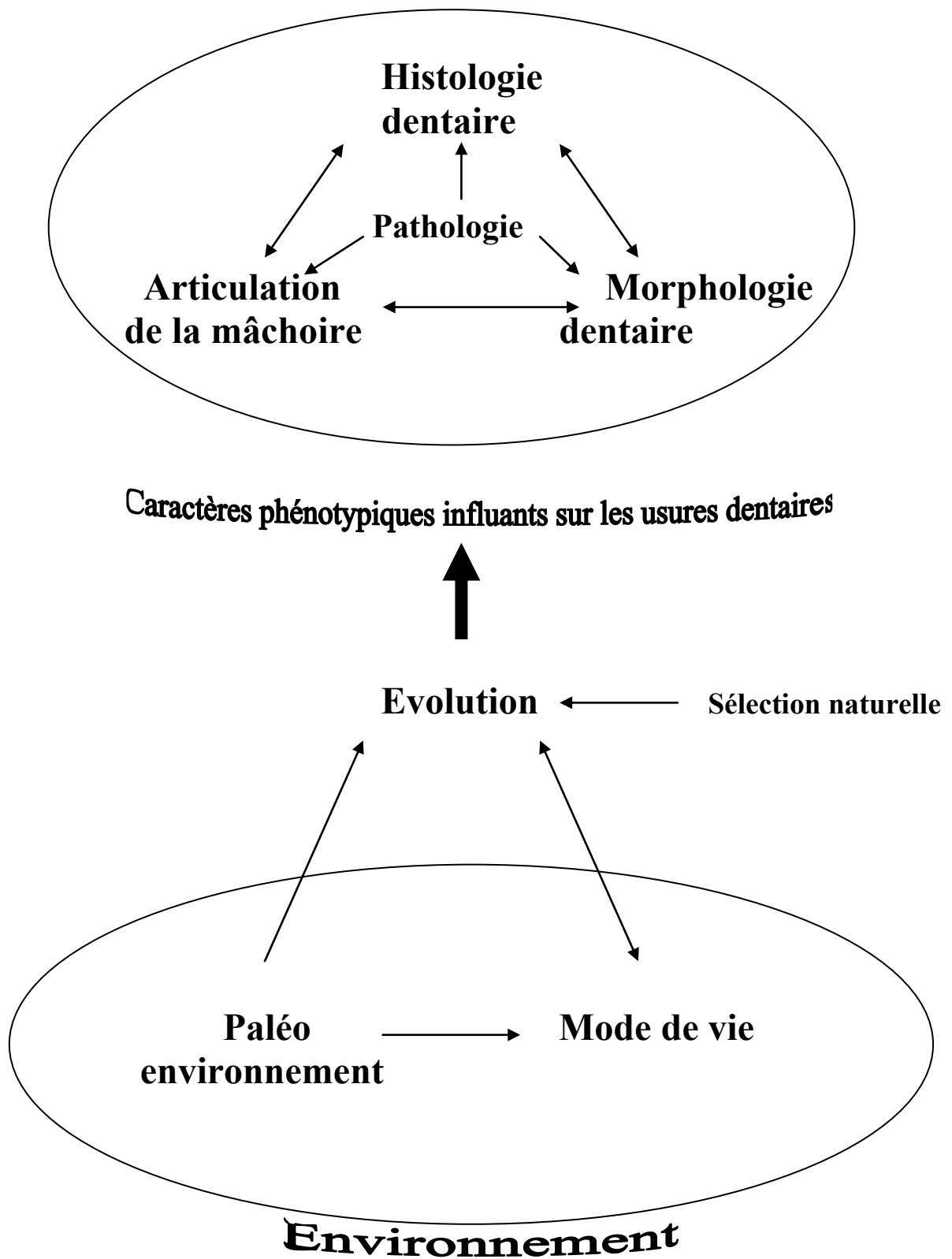
Le schéma occlusal actuel (la recherche d'une intercuspidie maximale et d'une classe molaire I d'Angle) est reconnu désormais comme le modèle idéal dans la pratique orthodontique moderne. Toutefois, on a pu constater que ce schéma n'existe que depuis très récemment en raison de l'alimentation raffinée et non abrasive observée dans nos populations. Si certains chercheurs y voient une occlusion pathologique en raison de sa moindre résistance face aux lésions carieuses, parodontales et ses conséquences sur la croissance des maxillaires, on peut se demander dans quelle mesure elle demeure réellement pathologique dans notre société moderne où l'hygiène prédomine. Toutefois, il est vrai que bien comprendre les mécanismes qui régissent les migrations et les usures dentaires ainsi que leurs prises en considération, pourrait peut-être permettre un jour à la pratique odontologique de réaliser des reconstitutions prothétiques plus efficaces et plus durables.

Désormais, le sujet d'investigation des usures dentaires, qu'elles soient microscopiques ou macroscopiques, consistera à approfondir encore et toujours les données extraites des facettes macroscopiques et des microtraces qui les composent.

Ce perfectionnement passera par une amélioration et une systématisation des protocoles, de nouvelles techniques d'observation, et une meilleure communication entre les équipes de recherche. Ainsi, la détermination des régimes alimentaires, des habitudes éthologiques, des paléoenvironnements et même de la phylogénie des espèces sera approfondie.

L'interdisciplinarité entre la pratique paléontologique, et principalement la paléodontologie, avec la pratique dentaire, et surtout l'odontologie médico-légale, continuera de mettre en commun l'évolution des connaissances et des nouvelles techniques utilisées afin que chacune tire profit des avancées de l'autre.

Fig 73- Schéma récapitulatif des différents facteurs qui interagissent avec les usures dentaires



VI- Références bibliographiques :

1. **AKPATA ES et WINTER PJ.**
Replication of human occlusal tooth attrition surfaces for scanning electron microscopy study.
J Oral Rehabil 1991;**18**(1):61-67.
2. **ALBERTS B, BRAY D, LEWIS J et coll.**
Biologie moléculaire de la cellule 3^{ème} éd.
Paris : Médecine-Sciences Flammarion, 1995.
3. **ALT KW.**
Application des analyses scanographiques dentaires en paléopathologie.
In : HADJOUIS D et MAFART B, eds. La paléo-odontologie, analyses et méthodes d'étude.
Paris : Artcom', 2001:38-44.
4. **ANDERSON GC, PINTADO HR, MEYER JP et coll.**
Clinic enamel wear as related to bruxism and occlusal scheme (abstract 1601).
J Dent Res 1993;**73**(spec issue):303.
5. **ANTHONY J.**
Anatomie de l'appareil venimeux des reptiles.
In : GRASSE P, ed. Traité de zoologie - Anatomie, Systématique, Biologie : Reptiles, caractères généraux et anatomie. Tome XIV.
Paris : Masson, 1970 :549-598.
6. **AUBRY M, MAFART M, CHERID A et coll.**
Pathologie dentaire dans une population de moniales cisterciennes médiévales. Abbaye de Saint-Pierre de l'Almanarre, XIIe-XIVe siècle.
In : HADJOUIS D et MAFART B, eds. La paléo-odontologie, analyses et méthodes d'étude.
Paris : Artcom', 2001:138-151.
7. **AVANZY M.**
L'alimentation du lapin de compagnie.
<http://www.sivae.it/>
Consulté le 25/03/2007.
8. **BARBOUR ME et REES GD.**
The role of erosion, abrasion and attrition in tooth wear.
J Clin Dent 2006;**17**(4):88-93.
9. **BARNES IE.**
Replication techniques for the scanning electron microscope. 1- History, materials and techniques.
J Dent 1978;**6**(4):327-341.

10. BARNES IE.

Replication techniques for the scanning electron microscope. 2- Clinical and laboratory procedures: interpretation.
J Dent 1979;**7**(1):25-37.

11. BARTLETT DW, EVANS DF, ANGGIANSAL A et coll.

A study of the association of gastro-oesophageal reflux and palatal dental erosion.
Br Dent J 1996;**181**:125-132.

12. BARTLETT DW, EVANS DF et SMITH BGN.

The Relationship between gastro-oesophageal reflux disease and dental erosion.
J Oral Rehabil 1996;**23**:289-297.

13. BARONE R.

Anatomie comparée des mammifères domestiques. Tome 1. Ostéologie.
Lyon : Laboratoire vétérinaire de l'ENV, 1966.

14. BARELLE.

Dynamique des occlusions.
Paris : Prélât, 1974.

15. BAX JS et UNGAR PS.

Incisor labial surface wear striations in modern humans and their implications for handedness in Middle and Late Pleistocene hominids.
Int J Osteoarchaeol 1999;**9**(3):189-198.

16. BEDEN M.

Les éléphants (loxodonta et elephas) d'Afrique Orientale : systématique, phylogénie, intérêt biochronologie.
Thèse : DEA de Paléontologie, Poitiers, 1979.

17. BEGG PR et KESLING PC.

Théorie et techniques orthodontiques.
Paris : Prélât, 1972.

18. BERKOVITZ BK.

Tooth replacement patterns in non-mammalian vertebrates.
In : TEAFORD M F, SMITH M M, FERGUSON M W J, eds. Development, Function and Evolution of Teeth.
Cambridge: Cambridge University Press, 2000:186-199.

19. BERTIN L.

Denticules cutanés et dents.
In : GRASSE P, ed. Traité de zoologie - Anatomie, Systématique, Biologie : Agnathes et Poissons - Anatomie, Ethologie, Systématique. Tome XIII.
Paris : Masson, 1958:505-531.

20. **BEYNON AD, DEAN MC et REID DJ.**
On thick and thin enamel in hominoids.
Am J Phys Anthropol 1991;**86**(2):295-309.
21. **BEZZINA S, ORTHHLIEB JD et MAFART B.**
Les courbes de Wilson, organisation et usure dentaire.
In : HADJOUIS D et MAFART B, eds. La paléo-odontologie, analyses et méthodes d'étude.
Paris : Artcom', 2001:45-60.
22. **BIDAULT.**
Diagnose de l'âge chez le chevreuil.
Revue technique vétérinaire des abattoirs et d'hygiène alimentaire, 1964:21-61.
23. **BIKNEVICIUS AR.**
Dental function and diet in the carpolestidae (primates, plesiadapiformes).
Am J Phys Anthropol 1986;**71**(2):157-171.
24. **BISHOP K, KELLEHER M, BRIGGS P et coll.**
Usure dentaire: le point sur leur étiologie.
Clinic 1998;**19**:341-349.
25. **BLAINE W, SCHUBERT et UNGAR PS.**
Wear facets and enamel spalling in tyrannosaurid dinosaurs.
Acta Palaeontol Pol 2005;**50**(1):93-99.
26. **BLAIR FM, THOMASON JM et SMITH DJ.**
The traumatic anterior overbite.
Dent Update 1997;**24**:144-152.
27. **BONNAURE-MALLET M et SCARABIN JM.**
Application de la microscopie confocale à la biologie buccale.
J Parodontol 1993;**12**(4):335-340.
28. **BOUCHNEB L et MAUREILLE B.**
Sillons d'usure interproximale : reproduction expérimentale, analyse et application des résultats aux observations sur la lignée néandertalienne.
Bull Mémoires Soc Anthropol Paris 2004;**16**(1/2):37-48.
29. **BOURDELLE E et GRASSE P.**
Ordre des cétacés.
In : GRASSE P, ed. Traité de zoologie - Anatomie, Systématique, Biologie : Mammifères - Les ordres : Anatomie, Ethologie, Systématique. Tome XVII.
Paris : Masson, 1955:341-450.
30. **BRACE CL.**
Environment, Tooth form, and Size in the Pleistocene.
J Dent Res 1967;**46**(5 suppl.):809-813.

31. BRETT-SURMAN MK.

Ornithopods.

In : FARLOW JO et BRETT-SURMAN, eds. The complete dinosaur.

Bloomington: Indiana University Press, 1997:330-346.

32. BROWN WAB, WHITTAKER DK, FENWICK J et coll.

Quantitative evidence for evidence for the helicoid relationship between the maxillary and mandibular occlusal surfaces.

J Oral Rehabil 1977;**4**:91-96.

33. BRUNET M, FRONTY P, SAPANET M et coll.

Les hypoplasies dentaires chez *Australopithecus bahrelghazali*, hominidé pliocène du Tchad.

In : HADJOUIS D et MAFART B, eds. La paléo-odontologie, analyses et méthodes d'étude.

Paris : Artcom', 2001:110-121.

34. BRUNET M et PICQ P.

La grande expansion des australopithèques - Des hominidés aux marges des forêts africaines.

In : COPPENS Y et PICQ P, eds. Aux origines de l'humanité : De l'apparition de la vie à l'homme moderne.

Paris: Fayard, 2004:200-261.

35. BRUNET M, PILBEAM D, MACKAYE HT et coll.

A new hominid from upper miocene of Chad, Central Africa.

Nature 2002;**418**:145-151.

36. BULLINGTON J.

Deciduous dental microwear of prehistoric juveniles from the lower illinois River Valley.

Am J Phys Anthropol 1991;**84**(1):59-73.

37. BUTLER PM.

The evolution of tooth shape and tooth function in primates.

In : TEAFORD MF, SMITH MM, FERGUSON MWJ, eds. Development, Function and Evolution of Teeth.

Cambridge: Cambridge University Press, 2000:201-210.

38. CAMPILLO D, PEREZ-PEREZ A et ROVIRA J.

Analyse microscopique de mutilations posthumes dans la préhistoire de la péninsule ibérique.

In : HADJOUIS D et MAFART B, eds. La paléo-odontologie, analyses et méthodes d'étude.

Paris : Artcom', 2001:171-180.

39. CANEL C.

Dents et mâchoires dans l'évolution- 1^{ère} partie : La création.

Chir Dent Fr 2005a;**1229**:84-88.

- 40. CANEL C.**
Dents et mâchoires dans l'évolution- 2^e partie : Quelques singularités dentaires dans l'évolution des mammifères.
Chir Dent Fr 2005b;**1230**:56-60.
- 41. CAUSTIER E.**
Notions de paléontologie animale.
Paris : Librairie Nony et C^{ie}, 1898.
- 42. CHAZEL JC, MAFART B et TRAMINI P.**
Observations radiologiques des pathologies coronaires et périapicales relevées sur la population historique de Notre Dame du Bourg.
In : HADJOUIS D et MAFART B, eds. La paléo-odontologie, analyses et méthodes d'étude.
Paris : Artcom', 2001:152-170.
- 43. CHIBON P et DE RICQLES A.**
Dents et tissus dentaires des adultes.
In : GRASSE P, ed. Traité de zoologie - Anatomie, Systématique, Biologie : Amphibiens - Anatomie et physiologie comparée de l'adulte et de la larve - La métamorphose et son déterminisme – Appareil uro-génital (1^{ère} partie). Tome XIV.
Paris : Masson, 1995:167-187.
- 44. CHRISTENSEN GJ.**
Treating Bruxism and clenching.
J Am Dent Assoc 2000; **131**:233-235.
- 45. COMUZZIE AG et STEELE DG.**
Enlarged occlusal surfaces on first molars due to severe attrition and hypercementosis: exemples from préhistoric coastal populations of Texas.
Am J Phys Anthropol 1989;78:915.
- 46. COURTOIS B, BOUCAYS B, BEUGRE J.B et coll.**
Localisation 3D des dents à partir de coupes TDM.
In : HADJOUIS D et MAFART B, eds. La paléo-odontologie, analyses et méthodes d'étude.
Paris : Artcom', 2001:76-97.
- 47. COVERT HH et KAY RF.**
Dental microwear and diet: Implications for determining the feeding behaviors of extinct primates, with a comment on the dietary pattern of Sivapithecus.
Am J Phys Anthropol 1981;**55**(3):331-336.
- 48. CROTHERS A.**
Tooth wear and facial morphology.
J Dent 1992;**20**:233-241.

- 49. CUNY G.**
Les requins sont-ils des fossiles vivants ?- L'évolution des poissons cartilagineux.
Les Ulis : EDP Science, 2002.
- 50. CUNY G.**
La longue histoire des requins.
<http://perso.orange.fr/jerome.lafourcade/Documents/Grands%20blancs/LA%20LONGUE%20HISTOIRE%20DES%20REQUINS.pdf>
Consulté le 25/12/2006.
- 51. CURRIE PJ.**
Theropods.
In : FARLOW JO et BRETT-SURMAN MK, eds. The complete dinosaur.
Bloomington : Indiana University Press, 1997:216-233.
- 52. D'AMICO A.**
Functional occlusion of the natural teeth of man.
J Prosthet Dent 1961;**11**:899-915.
- 53. DAEGLING DJ et GRINE FE.**
Terrestrial foraging and dental microwear in *Papio ursinus*.
Primates 1999;**40**:559-572.
- 54. DANIELSON DR et REINHARD KJ.**
Human dental microwear caused by calcium oxalate phytoliths in prehistoric diet of the lower Pecos region, Texas.
Am J Phys Anthropol 1998;**107**(3):297-304.
- 55. DARWIN C.**
L'origine des espèces.
Paris : Flammarion, 1999.
- 56. DEAN CM et SCHRENK F.**
Enamel thickness and development in a third permanent molar of *Gigantopithecus blacki*.
J Hum Evol 2003;**45**:381-387.
- 57. DE BONIS L.**
Quand les grands singes dominent l'Ancien Monde.
In : COPPENS Y et PICQ P, eds. Aux origines de l'humanité : De l'apparition de la vie à l'homme moderne.
Paris: Fayard, 2004:120-165.
- 58. DELGADO S, DAVIT-BEAL T, AL HASHIMI N et coll.**
Analyse évolutive de l'énaméline chez les tétrapodes : mise en évidence de régions fonctionnelles et aide à la validation de mutations conduisant à l'amélogenèse imparfaite de type 2.
Cah ADF 2007;**10**(22/23):33-42.

59. **DJEMAL S, DARBAR UR et HEMMINGS KW.**
Case report: tooth wear associated with an usual habit.
Eur J Prosthodont Rest Dent 1998;**6**:29-32.

60. **DIXON D, COX B, SAVAGE R JG et coll.**
Les animaux préhistoriques - Du coelacanthé aux dinosaures, des dinosaures à l'homme.
Paris : Bordas, 1990.

61. **ECCLES JD.**
Tooth surface loss from abrasion, attrition and erosion.
Dent Update 1982;**9**:373-381.

62. **EISENBURGER M et ADDY M.**
Erosion and attrition of human enamel in vitro. Part 1: interactions effects.
J Dent 2002 ;**30**:341-347.

63. **FONZI L, GARBEROGLIO R et ZEROSI C.**
Anatomie microscopique de la dent et du parodonte. Corrélations anatomo-cliniques.
Padoue : Edition Française Piccin, 1994.

64. **FORTELIUS M et SOLOUNIAS N.**
Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient : a new method for reconstructing paleodiets.
Am Museum Novitates 2000;**3301**(1):1-36.

65. **FRADE F.**
Ordre des proboscidiens.
In : GRASSE P, ed. Traité de zoologie - Anatomie, Systématique, Biologie : Mammifères - Les ordres : Anatomie, ethologie, Systématique. Tome XVII.
Paris : Masson ,1955(1) :715-783.

66. **FRAYER DW.**
On the etiology of interproximal grooves.
Am J Phys Anthropol 1991;**85**(3):299-304.

67. **FRONTY P, SAPANET M, GEORGET C et coll.**
L'identification estimative. 1ère partie. L'avis de recherche. L'odontogramme numérique.
In : Les cahiers d'odontologie médico-légale.
Poitiers : Atlantique, 2005.

68. **GAGNON-POULOT V et MERCIER N.**
L'anthropologie dentaire : l'évolution de l'appareil masticateur de l'homme préhistorique à aujourd'hui.
http://www.fmd.ulaval.ca/documents/journees_2003/7.pdf -
Consulté le 29/09/2006.

- 69. GAUTIER M.**
Vade Mecum Sagas- Résumé pratiques des connaissances vétérinaires et agricoles-
Législation rurale.
Bordeaux : SAGAS, 1932.
- 70. GODFREY LR, SEMPREBON GM et JUNGER WL.**
Dental use wear in extinct lemurs: evidence of diet and niche differentiation.
J Hum Evol 2004;**47**:145-169.
- 71. GODFREY LR, SEMPREBON GM, JUNGERS W L et coll.**
Erratum “Dental use wear in extinct lemurs: evidence of diet and niche
differentiation” (J. hum. evol. , 2004, **47**(3): 145-169).
J Hum Evol 2005;**49**:662-663.
- 72. GOLBERG M.**
Manuel d’histologie et de biologie buccale.
Paris : Masson, 1989a.
- 73. GOLDBERG M.**
Tissus non minéralisés et milieu buccal. Histologie et biologie.
Paris : Masson, 1989b.
- 74. GORDON KD.**
A study of microwear on chimpanzee molars Implications for dental microwear
analysis.
Am J Phys Anthropol 1982;**59**(2):195-215.
- 75. GORDON KD.**
The assessment of jaw movement direction from dental microwear.
Am J Phys Anthropol 1984a;**63**(1):77-84.
- 76. GORDON KD.**
Orientation of occlusal contacts in the chimpanzee, *Pan troglodytes verus*, deduced
from scanning electron microscopic analysis of dental microwear patterns.
Arch Oral Biol 1984b;**29**(10):783-787.
- 77. GORDON KD et WALKER AC.**
Playing 'possum : A microwear experiment.
Am J Phys Anthropol 1983;**60**(1):109-112.
- 78. GORDON KR.**
Microfracture patterns of abrasive wear striations on teeth indicate directionality.
Am J Phys Anthropol 1984;**63**(3):315-322.
- 79. GOULD SJ.**
La structure de la théorie de l’évolution.
Paris :Gallimard, 2006.

80. GRIGGO F et PUBERT E.

Cémento-chronologie de quelques dents de Bouquetin des Pyrénées (*Capra Hircus pyrenaica*) provenant de la grotte des Eglises (Ussat, Ariège).

Paléo N°11, Décembre 1999.

<http://www.ipgq.u-bordeaux1.fr/Images/paleo/paleo11.pdf>.

81. GRINE FE.

Dental evidence for dietary differences in *Australopithecus* and *Paranthropus* : a quantitative analysis of permanent molar microwear.

J Hum Evol 1986;**15**(8):783-822.

82. GRINE FE.

Quantitative analysis of occlusal microwear in *Australopithecus* and *Paranthropus*.

Scan Microsc 1987;**1**:657-656.

83. GRINE FE et KAY RF.

Early hominid diets from quantitative image analysis of dental microwear.

Nature 1988;**333**:765-768.

84. GRINE FE, UNGAR PS, TEAFORD MF et coll.

Molar microwear in *Paranthropus afarensis* Evidence for dietary stasis through time and under diverse paleoecological conditions.

J Hum Evol 2006;**51**(3):297-319.

85. GRIPPO JO, SIMRING M et SCHREINER S.

Attrition, abrasion, corrosion and abfraction revisited: a new perspective on tooth surface lesions.

J Am Dent Assoc 2004;**135**(8):1109-1118.

86. GÜGEL IL, GRUPE G et KUNZELMANN KH.

Simulation of dental microwear: Characteristic traces by opal phytoliths give clues to ancient human dietary behaviors.

Am J Phys Anthropol 2001;**114**(2):124-138.

87. HARNEY PC et MURPHY T.

Compensatory mechanisms in face height adjustment to functional tooth attrition.

Aust Dent J 1959;**4**:312-323.

88. HARTHEY PC.

Paleo-odontologic research on an Iroquoian population from Ontario (Canada).

Bull Mem Soc Anthropol (Paris) 1981; série XIII:43-61.

89. HEIM JL et GRANAT J.

Les dents humaines - Origine, Morphologie, Evolution.

In : HADJOUIS D et MAFART B, eds. La paléo-odontologie, analyses et méthodes d'étude.

Paris : Artcom', 2001:10-37.

90. HENKE W et ULHAAS L.

Relation entre l'épaisseur de l'émail dentaire des molaires et les spécialisations des régimes alimentaires chez les cercopithèques.

In : HADJOUIS D et MAFART B, eds. La paléo-odontologie, analyses et méthodes d'étude.

Paris : Artcom', 2001:61-75.

91. HERITIER M.

Anatomie pathologique des dents et de la muqueuse buccale.

Paris : Masson, 1988.

92. HOPLEY PJ, LATHAM AG et MARSHALL JD.

Palaeoenvironments and palaeodiets of mid-Pliocene micromammals from Makapansgat Limeworks, South Africa : A stable isotope and dental microwear approach.

Palaeogeog Palaeoclim Palaeoecol 2006;**233**(3/4):235-251.

93. HUNT EE.

Malocclusion and Civilization.

Am J Orthodont 1961;**47**(6):406-422.

94. HUYSEUNE A.

Developmental plasticity in the dentition of a heterodont polyphyodont fish species.

In : TEAFORD MF, SMITH MM et FERGUSON MWJ, eds. Development, function and evolution of teeth.

Cambridge : Cambridge University Press, 2000:231-240.

95. JAEGER JJ.

La terre avant les Hommes.

In : COPPENS Y et PICQ P, eds. Aux origines de l'humanité : De l'apparition de la vie à l'homme moderne.

Paris : Fayard, 2004:26-71.

96. JANIS CM.

The correlation between diet and dental wear in herbivorous mammals, and its relationship to the determination of diets of extinct species.

In : BOUCOT AJ, ed. Evolutionary paleobiology of behavior and coevolution.

New York : Elsevier, 1990:241-259.

97. JODRA S.

Imago Mundi- Les dents.

2005.

<http://www.cosmovisions.com/dent.htm>

98. KAISER TM et FORTELIUS M.

Differential mesowear in occluding upper and lower molars : opening mesowear analysis for lower molars and premolars in hypsodont horses.

J Morphol 2003;**258**:67-83.

99. KARDONG KV.

Vertebrates- Comparative anatomy, function, evolution.
New York : International Edition, 2002.

100. KAY RF.

The evolution of molar occlusion in the cercopithecidae and early catarrhines.
Am J Phys Anthropol 1977;**46**:327-352.

101. KAY RF et COVERT HH.

True grit : A microwear experiment.
Am J Phys Anthropol 1983;**61**(1):33-38.

102. KELLEHER M et BISHOP K.

Tooth surface loss: an overview.
Br Dent J 1999;**186**:61-66.

103. KINDERLEY D.

Le règne animal.
Paris : Gallimard, 2001.

104. KING T, AIELLO L C et ANDREW P.

Dental microwear of *Griphopithecus Alpani*.
J Hum Evol 1999a;**36**:3-31.

105. KING T, ANDREWS P et BOZ B.

Effect of taphonomic processes on dental microwear.
Am J Phys Anthropol 1999b;**108**(3):359-373.

106. KIRSZ M.

Etude de l'émail dentaire fossile et contemporain en MEB par la méthode des répliques et l'examen direct. Application au domaine de l'odontologie légale.
Thèse : 3^{ème} cycle Sci Odontol, Bordeaux II, 1987.

107. KOENIGSWALD WV.

Two different strategies in enamel differentiation : *Marsupiala* versus *Eutheria*.
In : TEAFORD MF, SMITH MM et FERGUSON MWJ, eds. Development, function and evolution of teeth.
Cambridge: Cambridge University Press, 2000:107-118.

108. LALUEZA FC.

Information obtained from the microscopic examination of cultural striations in human dentition.
Int J Osteoarchaeol 1992;**2**(2):155-169.

109. LALUEZA FC et FRAYER DW.

Non-dietary marks in the anterior dentition of the Krapina Neanderthals.
Int J Osteoarchaeol 1997;**7**(2):133-149.

110. **LALUEZA FC, JUAN J et ALBERT RM.**
Phytolith analysis on dental calculus, enamel surface, and burial soil
Information about diet and paleoenvironment.
Am J Phys Anthropol 1996;**101**(1):101-113.
111. **LALUEZA FC et PEREZ-PEREZ.**
The diet of the Neanderthal Child Gibraltar 2 (Devil's Tower) through the study
of the vestibular striation pattern.
J Hum Evol 1993; **24**(1):29-41.
112. **LALUEZA F C, PEREZ-PEREZ A et JUAN J.**
Dietary information through the examination of plant phytoliths on the enamel
surface of human dentition.
J Archaeol Sci 1994;**21**(1):29-34.
113. **LALUEZA C, PEREZ-PEREZ A et TURBON D.**
Microscopic study of the Banyoles mandible (Girona, Spain) diet, cultural
activity and toothpick use.
J Hum Evol 1993;**24**(4):281-300.
114. **LALUEZA C, PEREZ-PEREZ A et TURBON D.**
Dietary inferences through buccal microwear analysis of Middle and Upper
Pleistocene human fossils.
Am J Phys Anthropol 1996;**100**(3):367-387.
115. **LANGLOIS C.**
Les Poacées (graminées), nourriture des dinosaures.
<http://planet-terre.ens-lyon.fr/planetterre/XML/db/planetterre/metadata/LOM-dinos-poacees-2005-11-29.Xml>.
116. **LAPLACE-BUILHE C.**
Microscopie Confocale.
<http://w3.genethon.fr/pdf/fr/confocal.pdf>.
117. **LASSERE JF et RAYMOND JP.**
Anatomie de l'usure dentaire, 1^{ère} et 2^{ème} parties.
Art Tech Dent 1996a;**7**(2):69-73.
118. **LASSERE JF et RAYMOND JP.**
Anatomie de l'usure dentaire, 1^{ère} et 2^{ème} parties.
Art Tech Dent 1996b;**7**(3):131-136
119. **LECOINTRE G et LE GUYADER H.**
Classification phylogénétique du vivant.
Paris : Belin, 2001.
120. **LECUYER C.**
Le climat au temps des dinosaures. (Edition française scientifique american),
Pour Sci 2005;**48**:74-77.

121. **LAROUSSE**
Le Petit Larousse illustré.
Paris : Larousse, 2005.
122. **LE MAY O, DECOMBAS M et KAQUELER JC.**
Le microscope électronique à balayage en recherche odontologique principe et technique de préparation.
Actual Odontostomatol (Paris) 1985;**151**:657-672.
123. **LICHT B.**
Chapitre I : Histologie de la pulpe et de la dentine.
Syllabus d'odontologie préventive et conservatrice. Tome II.
Nantes : Université de Nantes, 2001-2002.
124. **LISON L.**
Les dents.
In : GRASSE P, ed. Traité de zoologie - Anatomie, Systématique, Biologie : Vertébrés : Embryologie - Grands problèmes d'anatomie comparée - Caractéristiques biochimiques. Tome XII.
Paris : Masson, 1954:791-853.
125. **LODTER JP, GRIMOUD AM, BOULBET-MAUGER M et coll.**
La dent en Anthropologie.
Encycl Méd Chir (Paris), Odonto-stomatologie, 22-003-S-20, 2003, **11**.
126. **LUKACS JR et PASTOR RF.**
Activity-induced patterns of dental abrasion in prehistoric Pakistan Evidence from Mehrgarh and Harappa.
Am J Phys Anthropol 1988;**76**(3):377-398.
127. **LYSEL L.**
Quantitative and qualitative determination of attrition and the ensuing tooth migration.
Acta Odontol Scand 1995;**16**:267-293.
128. **MAAS MC.**
Enamel structure and microwear: An experimental study of the response of enamel to shearing force.
Am J Phys Anthropol 1991;**85**(1):31-49.
129. **MAAS MC.**
Enamel microstructure and molar wear in the greater galago, *Otolemur crassicaudatus* (mammalia, primates).
Am J Phys Anthropol 1993;**92**(2):217-233.
130. **MAAS MC et DUMONT ER.**
Built to last: The structure, function, and evolution of primate dental enamel.
Evol Anthropol Issues News Rev 1999;**8**(4):133-152.

131. **MACHO GA et THACKERAY JF.**
Computed tomography and enamel thickness of maxillary molars of Plio-Pleistocene hominids from Sterkfontein, Swartkrans, and Kromdraai (South Africa) An exploratory study.
Am J Phys Anthropol 1992;**89**(2):133-143.
132. **MADRE-DUPOUY M.**
Les dents déciduales de l'enfant néandertalien du roc de Marsal - Dordogne France. Etude analytique et comparative. Tome 87.
L'Anthropologie (Paris) 1983;**4**:483-497.
133. **MADRE-DUPOUY et MENARD J.**
Etude des dents temporaires mérovingiennes du Vexin Français. Tome 1.
Bull Mémoires Soc Anthropol Paris 1984;série XIV:19-24.
134. **MAINLAND IL.**
A dental microwear study of seaweed-eating and grazing sheep from Orkney.
Int J Osteoarchaeol 2000;**10**(2):93-107.
135. **MAHONEY P.**
Dental microwear in Natufian Hunter-Gatherers and Pré-pottery Néolithic Agriculturalists from northern Israel. British Archeological Reports.
Oxford : Hedges J et Hedges E, 2005:63-74.
136. **MAHONEY P.**
Dental microwear from Natufian hunter-gatherers and early Neolithic farmers.Comparisons within and between samples.
Am J Phys Anthropol 2006a;**130**(3):308-319.
137. **MAHONEY P.**
Brief Communication Intertooth and intrafacet dental microwear variation in an archaeological sample of modern humans from the Jordan Valley.
Am J Phys Anthropol 2006b;**129**(1):39-44.
138. **MAHONEY P.**
Microwear and morphology: Functional relationships between human dental microwear and the mandible.
J Hum Evol 2006c;**50**:452-459.
139. **MARTIN LB, OLEJNICZAK AJ et MAAS MC.**
Enamel thickness and microstructure in pitheciin primates, with comments on dietary adaptations of the middle Miocene hominoid *Kenyapithecus*.
J Hum Evol 2003;**45**:351–367.
140. **MAYTIE A.**
Usure et articulés dentaires en anthropologie.
Actual Odontostomatol (Paris) 1976;**113**:147-165.

141. **MAYTIE A, McKEE et MOLNAR.**
Measurments of tooth wear among Australian Aborigines :Intarpopulational variation in patterns of dental attrition;
Am J Phys Anthropol 1988;**76**:125-136.
142. **MERCERON G.**
Analyses de la micro-usure dentaire des primates et d'ongulés du Miocène supérieur de méditerranée orientale : implications paléobiologiques et paléoenvironnementales.
Thèse : Doctorat de Paléontologie, Poitiers, 2003.
143. **MERCERON G, BLONDEL C, DE BONIS L et coll.**
A new method of dental microwear analysis : application to extant primates and *Ouranopithecus macedoniensis* (Late Miocene of Greece).
Palaios 2005;**20**:551-561.
144. **MERCERON G, ZAZZO A, SPASSOV N et coll.**
Bovid paleoecology and paleoenvironments from the Late Miocene of Bulgaria Evidence from dental microwear and stable isotopes.
Palaeogeol Palaeoclim Palaeoecol 2006 **241**(3/4):637-654.
145. **MINOZZI S, MANZI G, RICCI F et coll.**
Nonalimentary tooth use in prehistory. An example from early Holocene in Central Sahara (Uan Muhuggiag, Tadrart Acacus, Libya).
Am J Phys Anthropol 2003;**120**(3):225-232.
146. **MOLLESON T, JONES K et JONES S.**
Dietary change and the effects of food preparation on microwear patterns in the Late Neolithic of abu Hureyra, northern Syria.
J Hum Evol 1993;**24**(6):455-468.
147. **MOLNAR.**
Tooth wear and culture:a survey of tooth functions among some prehistoric populations.
Current Anthropol 1972;**113**(5):511-526.
148. **MORALES M.**
Major groups of non-dinosaurian vertebrates of the Mesozoic era.
In : FARLOW J O et BRETT-SURMAN, eds. The complete dinosaur.
Bloomington: Indiana University Press, 1997:607-626.
149. **MOREL A, ALBUISSON E et WODA A.**
A study of human jaw movements deduced from scratches on occlusal wear. Facets.
Arch Oral Biol 1991;**36**(3):195-202.
150. **MURPHY T.**
Compensatory mechanisms in face height to functional tooth attrition.
Aust Dent J 1959;**4**:312-323.

151. **NANCI A.**
Ten Cate's Oral Histology: development, structure and function. 6^{ème} Ed.
St Louis : Mosby, 2003.
152. **NARDINE D.**
CAJAL et la stéréomicroscopie.
<http://www.microscopies.com/DOSSIERS/Magazine/Articles/DNardin-Stereomicroscopie-1/Stereomicroscopie-1.htm>.
153. **ORGAN JM, RUFF CB, TEAFORD MF et coll.**
Do mandibular cross-sectional properties and dental microwear give similar dietary signals?
Am J Phys Anthropol 2006;**130**(4):501-507.
154. **ORGAN JM, TEAFORD MF et LARSEN CS.**
Dietary Inferences from Dental Occlusal Microwear at Mission San Luis de Apalachee.
Am J Phys Anthropol 2005;**128**(4):801-811.
155. **ORTHLIEB JD, RE JP et SLAVICEK R.**
Vers la classe II ?- L'appareil manducateur au cœur de l'évolution de l'homme.
Inf Dent 2006;**88**(29):752-763.
156. **OSBORN.**
Helicoidal plane of dental occlusion.
Am J Phys Anthropol 1982;**57**:273-281.
157. **PATSOURIS D.**
Un cimetière de dinosaures à Cherves.
Sud-Ouest Charente, 25 juillet 2003.
http://www.sudouest.com/v2/arch_tete.html
158. **PATTE E.**
Remarques sur l'évolution des dents molaires chez les mammifères.
Paris : Hermann & C^{ie}, 1934.
159. **PAVONE PW.**
Bruxism and this effects on the natural teeth.
J Prosthet Dent 1985;**53**:692-696.
160. **PEREZ-PEREZ A, BERMUDEZ DE CASTRO JM et ARSUAGA JL.**
Nonocclusal dental microwear analysis of 300,000-year-old Homo heilderbergensis Teeth from Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain).
Am J Phys Anthropol 1999;**108**(4):433-457.
161. **PEREZ-PEREZ A, ESPURZ V, BERMUDEZ DE CASTRO JM E et coll.**
Non-occlusal dental microwear variability in a sample of Middle and Late Pleistocene human population from Europe and the Near East.
J Hum Evol 2003;**44**:497-513.

162. **PEREZ-PEREZ A, LALUEZA FC et TURBON D.**
Intraindividual and intragroup variability of buccal tooth striation pattern.
Am J Phys Anthropol 1994;**94**(2):175-187.
163. **PETERS RC.**
Electron-optical microscopic study of incipient dental microdamage from experimental seed and bone crushing.
Am J Phys Anthropol 1982;**57**(3):283-301.
164. **PIETTE et GOLDBERG**
La dent normale et pathologique. 1^{ère} éd.
Bruxelles : De Boeck Université, 2001.
165. **PIVETEAU J.**
Origine et évolution des oiseaux.
In : GRASSE P, ed. Traité de zoologie - Anatomie, Systématique, Biologie : Oiseaux. Tome XV.
Paris : Masson, 1950:792-835.
166. **PIVETEAU J.**
Les mammifères mézozoïques.
In : GRASSE P, ed. Traité de zoologie - Anatomie, Systématique, Biologie : Mammifères - Les ordres : Anatomie, Ethologie, Systématique. Tome XVII.
Paris : Masson, 1955:27-46.
167. **POTOT S et BERTHOLON J.**
L'Hominisation.
http://www.futura-sciences.com/indexator/mot_dent.php
168. **POTTS R.**
Paleoenvironmental basis of cognitive evolution in great apes.
Am J Primatol 2004;**62**(3):209-228.
169. **PUECH J.**
Position des mammifères dans les écosystèmes mésozoïques d'Europe.
<http://umr5558-mql.univ-lyon1.fr/moinwiki/e2m2theses/moin.cgi/PouechLoane>.
170. **PUECH PF.**
Recherche sur l'alimentation de l'homo erectus de Tautavel, le crâne et la face humaine les plus anciens d'Europe.
Inf Dent 1977;**59**(28):13-18.
171. **PUECH PF et ALBERTINI H.**
Usure des dents chez Australopithecus afarensis : examen au microscope du complexe canine supérieure/première prémolaire inférieure.
C R Acad Sci (Paris) 1983;**296**:1817-1822.

172. **PUECH PF et ALBERTINI H.**
Dental microwear and mechanisms in early hominids from Laandoli and Hadar.
Am J Phys Anthropol 1984;**65**(1):87-91.
173. **PUECH PF, ALBERTINI H et MILLS NTW.**
Dental destruction in Broken-Hill man.
J Hum Evol 1980;**9**(1): 3-39. Special issue on Paleopathology.
174. **PUECH et CIANFARANI.**
Comment about Formicola V-Interproximal grooving of teeth : additional evidence and interpretation.
Current Anthropol 1988;**29**(4):663-671.
175. **PUECH PF, PRONE A et ALBERTINI H.**
Reproduction expérimentale des processus d'altération de la surface dentaire par friction non abrasive et non adhésive : application à l'étude de l'alimentation de l'homme fossile.
C R Acad Sci (Paris) 1981;Serie II 293:729-734.
176. **PUECH PF, PRONE A et KRAATZ R.**
Microscopie de l'usure dentaire chez l'homme fossile: bol alimentaire et environnement.
C R Acad Sci (Paris) 1980;Serie D 290:1413-1416.
177. **PUECH PF, PRONE A, ROTH H et coll.**
Reproduction expérimentale de processus d'usure des surfaces dentaires des hominidés fossiles, conséquences morphoscopiques et exoscopiques avec application à l'hominidé I de Garusi.
C R Acad Sci (Paris) 1985;Serie 2 301:59-64.
178. **PUECH PF, WAREMBOURG L et MASCARELLI.**
Evolution de la denture permanente des hominidés.
Encycl Méd Chir (Paris), Odonto-Stomatologie, 22-003-S-10, 2001, **10p**.
179. **RAFFERTY KL, TEAFORD MF et JUNGERS WL.**
Molar microwear of subfossil lemurs: improving the resolution of dietary inferences.
J Hum Evol 2002;**43**:645-657.
180. **RAJAONA ZJ, WODA A et LE JEUNE M.**
Analyse des mouvements mandibulaires chez l'homme contemporain par l'observation des stries rencontrées sur les facettes d'usures.
J Biol Buccale 1987;**15**:153-158.
181. **REES JS et JAGGER DC.**
Abrasion lesions: myth or reality?
J Esthet Rest Dent 2003;**15**(5):263-271.

182. **RIVAL F.**
L'usure dentaire, un outil pour reconstruire l'alimentation chez les ongulés : les méthodes d'analyse de la micro-usure et de la méso-usure.
<http://florent-rivals.chez-alice.fr/micromesofr.html>
Consulté le 21/05/2007.
183. **RIVALS F et DENIAUD B.**
Dental microwear analysis for investigating the diet of an argali population (ovis ammon antique) of mid-Pléistocène age, Caune de l'Arago Cave, eastern Pyrénées, France/
Palaeoge Palaeoclim Palaeoecol 2003;**193**:445-455.
184. **ROOB ND et SMITH BGH.**
The influence of missing post teeth on anterior tooth wear in dental attenders (Abstract 881).
J Dent Res 1992;**71**(spec issue):625.
185. **ROMERO A et DE JUAN J.**
Scanning microscopy exam of hominoid dental enamel surfaces : exploring the effect of abrasives in diet.
Current Issues on Multidisciplinary Microscopy Research and Education, 2005.
<http://www.formatex.org/microscopy2/papers/1-17.pdf>
186. **ROUAS A et HIDALGO S.**
Le système dento-stomatognathique des amphibiens.
Chir Dent Fr 2003;**1145**:27-31.
187. **RYAN AS.**
A preliminary scanning electron microscope examination of wear striation direction on primate teeth.
J Dent Res 1979a;**58**(1):525-530.
188. **RYAN AS.**
Wear striation direction on primate teeth A scanning electron microscope examination.
Am J Phys Anthropol 1979b;**50**(2):155-167.
189. **RYAN AS et JOHANSON DC.**
Anterior dental microwear in Australopithecus afarensis comparisons with human and nonhuman primates.
J Hum Evol 1989;**18**(3):235-268.
190. **SANDER PM.**
Prismeless enamel in amniotes: terminology, function and evolution.
In : TEAFORD MF, SMITH MM, FERGUSON MWJ, eds. Development, function and evolution of teeth.
Cambridge: Cambridge University Press, 2000:92-106.

191. **SANS AUTEUR.**
Dinosaures-web.com - L'alimentation des dinosaures.
<http://www.dinosaures-web.com/index.php?page=alimentation.php>.
Consulté le 04/04/2007.
192. **SANS AUTEUR.**
The International Carnivorous Plant Society.
<http://www.carnivorousplants.org/>
Consulté le 11/06/2007.
193. **SANS AUTEUR.**
Encyclopédia universalis.
<http://www.universalis.fr/>
194. **SANS AUTEUR.**
Wikipédia.
<http://fr.wikipedia.org/wiki/>
195. **SANS AUTEUR.**
Les fossiles et la fossilisation.
<http://www.ggl.ulaval.ca/personnel/bourque/s4/fossilisation.html>
Consulté le 17/06/2007.
196. **SANS AUTEUR.**
Rappels : croissance et usure des dents.
<http://membres.lycos.fr/expobio/bioan/teg.html>
Consulté le 09/02/2007.
197. **SANSON GD, KERR SA et GROSS KA.**
Do silica phytoliths really wear mammalian teeth? -
J Archaeol Sci (Article in Press).
198. **SCHEUTZEL P.**
Etiology of dental erosion. Intrinsic factors.
Eur J Oral Sci 1996;**104**:178-190.
199. **SCHMIDT CW.**
Dental microwear evidence for a dietary shift between two nonmaize-reliant
prehistoric human populations from Indians.
Am J Phys Anthropol 2001;**114**(2):139-145.
200. **SCHMITT S.**
Aux origines de la biologie moderne.
Paris : Belin, 2006.
201. **SCHUBERT BW, UNGAR PS, SPONHEIMER M et coll.**
Microwear evidence for Plio–Pleistocene bovid diets from Makapansgat
Limeworks Cave, South Africa.
Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology (Article in Press).

202. **SCHWARTZ GT.**
Taxonomic and functional aspects of the patterning of enamel thickness distribution in extant large-bodied hominoids.
Am J Phys Anthropol 2000;**111**(2):221-244.
203. **SCOTT RS, UNGAR PS, BERGSTROM TS et coll.**
Dental microwear texture analysis shows within-species diet variability in fossil human.
Nature 2005;**436**:693-695.
204. **SCOTT RS, UNGAR PS, BERGSTROM TS et coll.**
Dental microwear texture analysis technical considerations.
J Hum Evol 2006;**51**(4):339-349.
205. **SEMPREBON GM, GODFREY LR, SOLOUNIAS N et coll.**
Can low-magnification stereomicroscopy reveal diet?
J Hum Evol 2004;**47**(3):115-144.
206. **SEMPREBON GM, GODFREY LR, SOLOUNIAS N et coll.**
Erratum "Can low-magnification stereomicroscopy reveal diet?" (J Hum Evol 2004;**47**(3):115-144).
J Hum Evol 2005;**49**:662-663.
207. **SENUT B.**
L'émergence de la Famille de l'Homme.
In : COPPENS Y et PICQ P, eds. Aux origines de l'humanité : De l'apparition de la vie à l'homme moderne.
Paris : Fayard, 2004:166-199.
208. **SHAWL L.**
The epidemiology of tooth wear.
Eur J Prosthodont Rest Dent 1997;**5**:153-156.
209. **SHELLIS, BEYNON, REID et coll.**
Variations in molar enamel thickness among primates.
J Hum Evol 1998;**35**:507-522.
210. **SHIMIZU D, MACHO GA et SPEARS IR.**
Effect of prism orientation and loading direction on contact stresses in prismatic enamel of primates Implications for interpreting wear patterns.
Am J Phys Anthropol 2005;**126**(4):427-434.
211. **SHKURKIN GV, ALMQUIST AJ et PFEIHOFFER AA.**
Scanning electron microscopy of dentition: methodology and ultrastructural morphology of tooth wear.
J Dent Res 1975;**54**:402-406.

212. **SMITH MM et COATES MI.**
Evolutionary origins of teeth and jaws: developmental models and phylogenetic pattern.
In : TEAFORD MF, SMITH MM, FERGUSON MWJ, eds. Development, function and evolution of teeth.
Cambridge : Cambridge University Press, 2000:133-151.
213. **SMITH MM et SANSOM IJ.**
Evolutionary origins of dentine in the fossil record of early vertebrates: diversity, development and function.
In : TEAFORD MF, SMITH MM, FERGUSON MWJ, eds. Development, function and evolution of teeth.
Cambridge : Cambridge University Press, 2000:65-81.
214. **SMITH et KNIGHT.**
A comparison of patterns of tooth wear with aetiological factors.
Br Dent J 1984;**157**:16-19.
215. **STAFFORD DK, MILLIKEN GW et WARD JP.**
Patterns of hand and mouth lateral biases in bamboo leaf shoot feeding and simple food reaching in the gentle lemur (*Hapalemur griseus*).
Am J Primatol 1993;**29**(3):195-207.
216. **STRAIT SG.**
Molar microwear in extant small-bodied faunivorous mammals An analysis of feature density and pit frequency.
Am J Phys Anthropol 1993;**92**(1):63-79.
217. **TAQUET P.**
L'empreinte des dinosaures.
Paris : Odile Jacob, 1994.
218. **TEAFORD MF.**
Molar microwear and diet in the *genus Cebus*.
Am J Phys Anthropol 1985;**66**(4):363-370.
219. **TEAFORD MF.**
A review of dental microwear and diet in modern mammals.
Scanning Microsc 1988;**2**(2):1149-1166.
220. **TEAFORD MF.**
Primate dental function morphology revisited.
In : TEAFORD MF, SMITH MM, FERGUSON MWJ, eds. Development, function and evolution of teeth.
Cambridge : Cambridge University, 2000:252-268.
221. **TEAFORD MF et BYRD.**
Differences in tooth wear as an indicator of changes in jaw movement in the Guinea Pig (*Cavia porcellus*).
Arch Oral Biol 1989;**34**(12):929-936.

222. **TEAFORD MF, MAAS MC et SIMONS EL**
Dental microwear and microstructure in early Oligocene primates from the Fayum, Egypt, Implications for diet.
Am J Phys Anthropol 1996;**101**(4):527-543.

223. **TEAFORD MF et OYEN OJ.**
In vivo and in vitro turnover in dental microwear.
Am J Phys Anthropol 1989a;**80**(4):447-460.

224. **TEAFORD MF et OYEN OJ.**
Live primates and dental replication: New problems and new techniques.
Am J Phys Anthropol 1989b;**80**(1):73-81.

225. **TEAFORD MF et ROBINSON JG.**
Seasonal or ecological differences in diet and molar microwear in *Cebus nigrivittatus*.
Am J Phys Anthropol 1989;**80**(3):391-401.

226. **TEAFORD MF et RUNESTAD JA.**
Dental microwear and diet in Venezuelan primates.
Am J Phys Anthropol 1992;**88**(3):347-364.

227. **TEAFORD MF et UNGAR PS.**
Diet and the evolution of the earliest human ancestors.
Anthropology 2000;**97**(25):13506–13511.

228. **TEAFORD MF et WALKER A.**
Dental microwear in adult and still-born guinea pigs (*Cavia porcellus*).
Arch Oral Biol 1983;**28**(11):1077-1081.

229. **TEAFORD MF et WALKER A.**
Quantitative differences in dental microwear between primate species with different diets and a comment on the presumed diet of *Sivapithecus*.
Am J Phys Anthropol 1984;**64**(2):191-200.

230. **THOMAS R, HOLTZ JR et BRETT-SURMAN MK.**
The osteology of the dinosaurs.
In : FARLOW JO et BRETT-SURMAN, eds. The complete dinosaur.
Bloomington : Indiana University Press, 1997:78-91.

231. **THOMAS H et PICQ P.**
Des singes à la conquête du monde des arbres.
In : COPPENS Y et PICQ P, eds. Aux origines de l'humanité : De l'apparition de la vie à l'homme moderne.
Paris : Fayard, 2004:72-119.

232. **TIFFNEY BH.**
Land plants as food and habitat in the age of dinosaurs.
In : FARLOW JO et BRETT-SURMAN, eds. The complete dinosaur.
Bloomington : Indiana University Press, 1997:352-370.

233. **TORRENS H.**
Politics and paleontology : Richard Owen and the invention of dinosaurs.
In : FARLOW JO et BRETT-SURMAN, eds. The complete dinosaur.
Bloomington : Indiana University Press, 1997:175-190.
234. **UNGAR PS.**
Incisor microwear and feeding behavior in *Alouatta seniculus* and *Cebus olivaceus*.
Am J Primatol 1990;**20**(1):43-50.
235. **UNGAR PS.**
Incisor microwear of Sumatran anthropoid primates.
Am J Phys Anthropol 1994a;**94**(3):339-363.
236. **UNGAR PS.**
Patterns of ingestive behavior and anterior tooth use differences in sympatric anthropoid primates.
Am J Phys Anthropol 1994b;**95**(2):197-219.
237. **UNGAR PS.**
Dental microwear of European Miocene catarrhines: evidence for diets and tooth use.
J Hum Evol 1996;**31**:335-366.
238. **UNGAR P S.**
Dental microwear and diets of African early Homo.
J Hum Evol 2006;**50**:78-95.
239. **UNGAR PS, BROWN CA, BERGSTROM TS et coll.**
Quantification of dental microwear by tandem scanning confocale microscopy and scale sensitive fractal analyses.
Scanning 2003;**25**:185-193.
240. **UNGAR PS et GRINE FE.**
Incisor size and wear in *Australopithecus africanus* and *Paranthropus robustus*.
J Hum Evol 1991;**20**(4): 313-340.
241. **UNGAR PS, FENNELL KJ, GORDON KD et coll.**
Neanderthal incisor beveling.
J Hum Evol 1997;**32**:407-421.
242. **UNGAR PS et SPENCER MA.**
Incisor microwear, diet, and tooth use in three Amerindian populations.
Am J Phys Anthropol 1999;**109**(3):387-396.
243. **UNGAR PS et TEAFORD MF.**
Preliminary examination of non-occlusal dental microwear in anthropoids
Implications for the study of fossil primates.
Am J Phys Anthropol 1996;**100**(1):101-113.

244. **UNGAR PS et TEAFORD MF.**
A paleontological perspective on the evolution of human diet.
<http://web.cast.uark.edu/local/icaes/conferences/wburg/wburg.html>.

245. **UNGAR PS, TEAFORD MF, GLANDER KE et coll.**
Dust accumulation in the canopy: A potential cause of dental microwear in primates.
Am J Phys Anthropol 1995;**97**(2):93-99.

246. **USSUNET-ZARROUK C.**
Approche du régime alimentaire de l'homme fossile par caractérisation des stries d'usures dentaires. Volume 1 et 2.
Thèse : Doctorat de paléontologie, Université Pierre et Marie Curie, Paris, 1991.

247. **VILLA G et GIACOBINI G.**
Subvertical grooves of interproximal facets in neandertal posterior teeth.
Am J Phys Anthropol 1995;**96**(1):51-62.

248. **VYSLOZIL, JONKE et KRITSCHER.**
Etude comparative orthodontique et anthropométrique de crânes humains de cent ans et de l'armée fédérale autrichienne.
Rev Orthop Dento Faciale 1995;**29**:75-103.

249. **WALKER A, HOECK HN et PÉREZ L.**
Microwear of Mammalian teeth as an indicator of diet.
Science 1978;**201**:908-910.

250. **WHITTAKER, DAVIES et BROWN.**
Tooth loss, attrition , and temporomandibular joint changes in a Romano-British population.
J Oral Rehabil 1985;**12**:407-419.

251. **WOLPOFF.**
Interstitial wear.
Am J Phys Anthropol 1971;**34**:205-228.

VII- Glossaire

- 1) **Aetobatis** : raie [194].
- 2) **Actinoptérygiens** : Sous-classe de poissons osseux munis d'opercules branchiaux et de nageoires rayonnées et regroupant les téléostéens (99 % des espèces de poissons) et les deux petits groupes des holostéens (lépisostée) et des chondrostéens (esturgeons) [194].
- 3) **Agave** : plante du Mexique dont les feuilles fournissent des fibres textiles et la sève des boissons alcoolisées [122].
- 4) **Amniote** : animal vertébré dont l'embryon est enveloppé d'un amnios (membrane, annexes embryonnaires) (Reptile, oiseaux, mammifère) [122].
- 5) **Amphibiens labyrinthodontes** : Tétrapodes stégocéphales primitifs fossiles du Dévonien supérieur au Crétacé, avec le crâne aplati et les dents aux structures plissées (labyrinthique) [194].
- 6) **Amphibiens stégocéphale** : vertébrés fossiles du Dévonien et disparu au Crétacé. Ils représentent un stade évolutif intermédiaire entre les poissons et les amniotes. Ils possédaient de grandes plaques osseuse sur le crâne et sur le dos [194].
- 7) **Angiosperme** : plantes dont les fleurs et les graines sont enfermées dans une enveloppe. Aux origines de l'humanité sous la direction de Yves Coppens et Pascal Picq, Paris : Fayard, 2004 .
- 8) **Anomalocaris** : arthropode du Cambrien. En l'état actuel de nos connaissances il s'agirait du premier grand prédateur sur Terre. Il avait de gros yeux ressemblant à ceux des insectes modernes [194].
- 9) **Anthropoïde** : grand singe partageant avec l'homme des caractères tels que l'absence de queue et un volume crânien très important (orang-outang, chimpanzé, gorille, gibbon) [122].
- 10) **Archosaures** : groupe de reptiles diapsides représentés aujourd'hui par les oiseaux et les crocodiles et qui incluait aussi les dinosaures [194].
- 11) **Atropine** : un alcaloïde présent dans diverses plantes de la famille des solanacées, comme la belladone, le datura avec des effets parasympholytiques. Ainsi, elle provoque une accélération cardiaque, une diminution des sécrétions (sueur et salive), un relâchement des muscles lisses [194].
- 12) **Baliste** : Petit poisson également appelé également « arbalétrier », vivant dans les mers tropicales mais aussi les eaux tempérées proches des côtes de l'Atlantique et de la Méditerranée, et au tempérament agressif. Il est doté de dents très tranchante lui permettant d'ouvrir les oursins et les crustacés [194].

- 13) **Benthique** : dérive de benthos et s'emploie pour préciser qu'une espèce vit dans la zone de fond marin [194].
- 14) **Brouteur** : qui se nourrissent essentiellement de végétaux peu abrasifs, de type plantes dicotylédones ligneuses comme les arbustes ou les feuilles d'arbres [183].
- 15) **Caillette** : Compartiment de l'estomac d'un ruminant vrai avec la panse ou rumen, le bonnet ou réticulum et le feuillet ou omasum [122].
- 16) **Canopée** : étage sommitale de la forêt tropicale humide, qui abrite la majorité des espèces y vivant [122].
- 17) **Catarrhiniens** : groupe de primates regroupant les singes haplorhiniens. Il comprend tous les singes de l'Ancien Monde, c'est-à-dire les singes, les grands singes et les hommes. Aux origines de l'humanité sous la direction de Yves Coppens et Pascal Pic : Fayard, 2004.
- 18) **Cellulose** : substance macromoléculaire du groupe des glucides, polymère du glucose, constituant principal et caractéristique de la paroi des cellules végétales [122].
- 19) **Céphalopode** : Classe des mollusques, dont le corps est symétrique avec la tête entourées de bras à ventouse. Aux origines de l'humanité sous la direction de Yves Coppens et Pascal Picq : Fayard, 2004.
- 20) **Cercopithèque** : superfamille de primates catarrhiniens qui regroupe les singes de l'Ancien Monde à l'exclusion des grands singes, des gibbons et des hommes. Aux origines de l'humanité sous la direction de Yves Coppens et Pascal Picq Fayard, 2004.
- 21) **Chaetognathe (Chaetognatha)** : Phylum très ancien qui représente jusqu'à 10% de la biomasse du zooplancton et jouant un rôle majeur dans l'écosystème planctonique comme principal prédateur. Leur nom provient des crochets mobiles qui permettent la capture de leurs proies (du grec khaitê, chevelure et gnathos mâchoire) mais ils sont parfois appelés vers sagittaires en raison de leur forme de flèche. Leur taille peut varier de 2 mm à 12 cm environ [194].
- 22) **Chimère** : Voir Holocéphale.
- 23) **Chondrichtyens** : ce sont les requins, raies et chimères à squelette cartilagineux [119].
- 24) **Cnidaire** : Les cnidaires existent sous deux formes : les formes fixées ou polypes (corail, anémone de mer) et les formes libres (méduses). Il y a plus de 10 000 espèces reconnues [194].
- 25) **Collodion** : solution de nitrocellulose (la cellulose est traitée dans un bain d'acide nitrique) dans un mélange d'éther et d'alcool. Se présente comme un vernis séchant rapidement et laissant derrière lui une feuille transparente [194].
- 26) **Coprolithe** : excrément fossile [122].

- 27) **Culture Natufian** : elle a existé en Méditerranée et dans la région du Levant. C'était une culture épipaléolithique établit dans des campement permanent avant l'introduction de l'agriculture [194].
- 28) **Dipneuste** : poissons sarcoptérygiens caractérisés par la présence de poumons fonctionnels en plus des branchies habituelles [194].
- 29) **Dureté de Vickers** : À la différence des minéraux dont la dureté est historiquement caractérisée par rayage (cf. Échelle de Mohs), on utilise généralement des essais de rebondissement ou de pénétration pour caractériser la dureté des métaux. La mesure de dureté Vickers se fait avec une pointe pyramidale normalisée en diamant de base carrée et d'angle au sommet entre face égal à 136° . L'empreinte a donc la forme d'un carré ; Le degré de dureté, noté Hv, est ensuite lu sur un abaque (une table) ; il y a un abaque par force d'appui [194].
- 30) **Echelle de Mohs** : inventée en 1812 par le minéralogiste allemand Friedrich Mohs afin de mesurer la dureté des minéraux. Elle est basée sur dix minéraux facilement disponibles. Comme c'est une échelle ordinale, on doit procéder par comparaison (capacité de l'un à rayer l'autre) avec deux autres minéraux dont on connaît déjà la dureté [194].
- 31) **Ectoderme** : le feuillet externe de l'embryon des métazoaires qui se met en place au moment de la gastrulation. Il a généralement pour rôle de donner naissance aux organes externes : ainsi, chez les mammifères, l'ectoderme donne naissance à la peau, à la cornée des yeux, à la bouche (à l'émail des dents) et au rectum. [194].
- 32) **Esox** : poisson type brochet [194].
- 33) **Euthériens ou placentaires (Placentalia)** forment l'infra-classe la plus importante des mammifères, dans l'embranchement des vertébrés. La principale caractéristique de cette classe est que les embryons se développent entièrement dans le corps de leur mère, et sont alimentés pendant la grossesse grâce au placenta [194].
- 34) **Faunivore** : mangeur d'animaux.
- 35) **Fécès** : excréments [122].
- 36) **Feuillet** : compartiment de l'estomac d'un ruminant vrai avec la panse ou rumen, le bonnet ou réticulum, et la caillette ou abomasum [122].
- 37) **Folivore** : animaux mangeurs de feuilles [194].
- 38) **Gadidae** : famille de poissons marins appartenant à l'ordre des Gadiformes. Elle inclut les morues, aiglefin (haddock), merlans et lieu noirs (goberge) [194].
- 39) **Grands singes** : chimpanzés, bonobos et gorilles, pour l'Afrique, orangs-outans pour l'Asie sont les derniers grands singes actuels. Aux origines de l'humanité sous la direction de Yves Coppens et Pascal Picq : Fayard, 2004.
- 40) **Haplorhiniens** : singes dotés d'un nez relativement étroit, aux narines rapprochées et s'ouvrant vers le bas. Aux origines de l'humanité sous la direction de Yves Coppens et Pascal Picq : Fayard, 2004.

- 41) **Holocéphale** : Sous-classe de poissons chondrichthyens dont le représentant le plus connu est la chimère, un gros poisson d'une forme peu commune et vivant dans les abysses. Les Chimères sont des animaux plutôt benthiques et vivent dans les océans tempérés [194].
- 42) **Hominidés** : ce sont les plus grands des primates, leur poids variant de 50 à 250 kg. Ils sont caractérisés par une marche bipède (parfois imparfaite), une musculature robuste, un gros cerveau et une face prognathe. Leur régime alimentaire est omnivore, principalement frugivore, mais la viande n'est pas absente. La principale de leurs caractéristiques est leur comportement social très évolué. Les hominidés font également partie des rares animaux à avoir conscience d'eux-mêmes [194].
- 43) **Homininés** : sous-ensemble de la grande famille des hominidés regroupant tous les grands singes, les hommes et leurs prédécesseurs. Aux origines de l'humanité sous la direction de Yves Coppens et Pascal Picq : Fayard, 2004.
- 44) **Hominoïde** : membre de la superfamille des Hominoidea qui comprend les hommes, les grands singes et les gibbons actuels ainsi que leurs ancêtres. Aux origines de l'humanité sous la direction de Yves Coppens et Pascal Picq : Fayard, 2004.
- 45) **Hyrax** : mammifères herbivore de l'ordre des Hyracoidea. Ils vivent en Afrique et au Moyen-Orient [194].
- 46) **Ichtyosaures** : reptiles marins ovipares de l'ère secondaire dont le squelette ressemble à celui des poissons. Ils sont dotés de grands yeux et de membres développés en nageoires leur interdisant de venir pondre leurs œufs sur le rivage. Aux origines de l'humanité sous la direction de Yves Coppens et Pascal Picq : Fayard, 2004.
- 47) **Kétamine** : molécule utilisée comme anesthésique général en médecine humaine et en médecine vétérinaire) [194].
- 48) **Labiodonte** : se dit d'une occlusion incisivo-canine en bout-à-bout [194].
- 49) **Lagomorphe** : Ordre autrefois confondu avec celui des rongeurs, qui présentent deux paires d'incisives à croissance continue à la mâchoire supérieure, et une paire à la mâchoire inférieure. Ce sont des petits mammifères à fourrure, coureurs, aux longues oreilles et à la queue courte, dont font partie les lapins et les lièvres [194].
- 50) **Lémuriens** : sous-ordre de mammifères primates, proches des singes, évoluant au cœur des forêts tropicales. Aux origines de l'humanité sous la direction de Yves Coppens et Pascal Picq : Fayard, 2004.
- 51) **Lignine** : groupe de composés chimiques appartenant aux composés phénoliques. On la trouve principalement dans les parois de certaines cellules végétales. Elle confère la solidité, étant très résistante à la compression. La lignine possède aussi un pouvoir d'imperméabilisation des cellules, étant elle-même hydrophobe [194].
- 52) **Loxodonte** : Se dit d'une molaire dont les crêtes d'émail forment des losanges transversaux comme c'est le cas chez l'éléphant d'Afrique moderne.

- 53) **Mammifères** : groupes d'animaux à sang chaud allaitant leurs petits et dont le corps est recouvert de poils pour limiter les déperditions de chaleur. D'autres caractères anatomiques, comme la présence de dents différenciées, permettent de les identifier à l'état fossile. Aux origines de l'humanité sous la direction de Yves Coppens et Pascal Picq : Fayard, 2004.
- 54) **Mammifères mammaliens** : Les thérapsides (Therapsida), aussi appelés reptiles mammaliens sont les successeurs des pélycosauriens dans la lignée synapside. Ils font partie des premiers reptiles apparus au début du permien (ère primaire) et qui concurrencèrent les dinosaures jusqu'au Trias. Peu après leur apparition, ils évoluèrent en différentes variétés de carnivores et d'herbivores, et seraient à l'origine de la lignée des mammifères [194].
- 55) **Mandrill** : Singe d'Afrique de la famille des babouins. Grand et massif, le mandrill possède un museau allongé, nu et à la vive coloration bleue et rouge, dépendant du sexe et de l'âge [122].
- 56) **Marsupiaux** : Groupe de mammifères caractérisés par un mode de reproduction original : au terme d'une brève période intra-utérine, les petits migrent très tôt dans une poche marsupiale où ils poursuivent leur développement. Ils vivent aujourd'hui en Australie, en Amérique du Sud et du Nord. Aux origines de l'humanité sous la direction de Yves Coppens et Pascal Picq : Fayard, 2004.
- 57) **Mésoderme** : feuillet cellulaire intermédiaire de l'embryon des métazoaires. Les cellules, qui en dérivent, forment en tout ou partie les organes internes à l'exception du système nerveux (dérivant de l'ectoderme) et des organes du système digestif (issus de l'endoderme): ainsi, chez les mammifères, le mésoderme donne naissance aux poumons, aux vertèbres, à une partie du cerveau, aux muscles striés, aux vaisseaux sanguins, aux cellules sanguines, aux reins, aux os, à la dentine et aux ciment [194].
- 58) **Métazoaires** : organismes eucaryotes multicellulaires mobiles hétérotrophes (ils tirent leur énergie de la matière vivante déjà constituée) [194].
- 59) **Miocène** : troisième période de l'ère tertiaire, entre l'Oligocène et le Pliocène, soit entre 7 et 2,6 millions d'années avant notre époque, caractérisée par l'apparition de nombreux mammifères. Aux origines de l'humanité sous la direction de Yves Coppens et Pascal Picq : Fayard, 2004.
- 60) **Monocotylédone** : Parmi les angiospermes ou plantes à fleurs, les monocotylédones comprennent des végétaux dont la plantule typique ne présente qu'un seul cotylédon sur l'embryon, qui évolue en donnant une préfeuille [194].
- 61) **Mosasauros** : groupe de grands lézards marins de l'ère secondaires, au cou court, possédant comme les cachalots actuels, d'énormes mâchoires garnies de dents en cônes pointus et des membres transformés en palettes natatoires. Aux origines de l'humanité sous la direction de Yves Coppens et Pascal Picq : Fayard, 2004.
- 62) **Myliobatis** : un genre de raies [194].
- 63) **Narval** : (Monodon monoceros), ou licorne des mers, est un cétacé. Les mâles possèdent une unique corne torsadée, issue de l'incisive supérieure gauche, qui peut mesurer jusqu'à trois mètres de long [194].

- 64) **Oligocène** : période de l'ère tertiaire comprise entre 34 et 23 millions d'années. Aux origines de l'humanité sous la direction de Yves Coppens et Pascal Picq : Fayard, 2004.
- 65) **Ornithopodes** : sous-ordre de dinosaures ornithischiens (au bassin similaire à celui des oiseaux). Dont une des caractéristiques majeures est leurs « pieds d'oiseau » [194].
- 66) **Paisseurs** : brouteurs mangeurs d'herbes. Aux origines de l'humanité sous la direction de Yves Coppens et Pascal Picq : Fayard, 2004.
- 67) **Paranthropus** : genre d'homininés⁴³ créé en 1938 à partir de la découverte de forme robustes à Kromdraai, en Afrique du Sud. Terme de nouveau utilisé aujourd'hui pour désigner toutes les formes robustes connues entre 2,5 et 1 millions d'années. Ils se caractérisent par un développement considérable de l'appareil masticateur, ils sont meilleurs bipèdes et possèdent un plus gros cerveau que leurs ancêtres les australopithèques. Aux origines de l'humanité sous la direction de Yves Coppens et Pascal Picq : Fayard, 2004.
- 68) **Pélagique** : dérive de pélagos pour préciser qu'une espèce vit en pleine mer [194].
- 69) **Phylogénie** : Etude de l'histoire évolutive des espèces, c'est-à-dire, la formation et l'évolution des organismes vivants en vue d'établir leur parenté.. Aux origines de l'humanité sous la direction de Yves Coppens et Pascal Picq : Fayard, 2004.
- 70) **Phytolithes** : particules micrométriques d'opale (minéral composé de silice hydratée de formule $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$) provenant de l'accumulation de silice dans les tissus des plantes, qui précipite dans et entre les cellules des plantes vivantes [194].
- 71) **Pléistocène** : époque de l'ère quaternaire, de 1,65MA à 10 000 ans. Aux origines de l'humanité sous la direction de Yves Coppens et Pascal Picq : Fayard, 2004.
- 72) **Poissons rhipidistiens** : Les Rhipidistiens sont des poissons fossiles, ancêtres directs des amphibiens. Ils sont caractérisés par une nageoire dorsale en forme de voile en éventail [194].
- 73) **Polyépoxydes** : résines thermodurcissables présentant de bonnes propriétés mécaniques, une bonne tenue en température, un faible retrait [194].
- 74) **Primates** : ordre zoologique regroupant plusieurs centaines d'espèces de lémuriens et de singes, dont les hommes. Aux origines de l'humanité sous la direction de Yves Coppens et Pascal Picq : Fayard, 2004.
- 75) **Proboscidiens** : ordre de grands mammifères placentaires herbivores actuels, originaires d'Afrique. Il comprend entre autre les éléphants. Aux origines de l'humanité sous la direction de Yves Coppens et Pascal Picq : Fayard, 2004.

- 76) **Prosauropodes** : une super-famille de dinosaures, regroupant les familles primitives appartenant au sous-ordre des sauropodomorphes. Les prosauropodes étaient herbivores. Ils ont vécu entre le Trias et le début du Jurassique, et ont été ensuite remplacés par les sauropodes, gigantesques herbivores quadrupèdes. Actuellement des fossiles malgaches de prosauropode sont les plus anciens fossiles de dinosaures connus
- une super-famille de dinosaures, regroupant les familles primitives appartenant au sous-ordre des sauropodomorphes [194].
- 77) **Protoptérus** : poissons dipneuste africains [194].
- 78) **psi**: unité de pression $1 \text{ psi} = 6\,894 \text{ N/m}^2 = 6\,894 \text{ Pa} = 0,068\,94 \text{ bar}$ (psi = pound per square inch (lb/in²), livre par pouce carré, unité anglo-saxonne) [122].
- 79) **Sarcoptérygiens** : désigne la classe des poissons osseux comprenant les coelacanthes et les dipneustes (poissons à poumons). Les sarcoptérygiens présentent les premiers éléments anatomiques marquant l'évolution vers les tétrapodes [194].
- 80) **Schmelzmuster** : Dans l'émail prismatique, le schmelzmuster décrit la distribution spatiale de l'émail dentaire. La différenciation évolutionnaire du schmelzmuster peut être observée en détail dans les restes fossile et peut fournir les caractères importants pour des reconstructions phylogénétiques (Koenigswald 1980).
<http://research.amnh.org/vertpaleo/enamel/schmelz.html>.
- 81) **Silice amorphe** : silice dont les atomes ne respectent aucun ordre, ce qui les distingue des composés cristallisés [122].
- 82) **Taxonomie. (ou taxonomie)** : Science des lois de la classification des espèces et de leur nomenclature (attribution des noms), souvent assimilée à la systématique [122].
- 83) **Téléostéen** : L'infra-classe téléostéens (Teleostei) regroupe l'écrasante majorité des espèces de poissons actuels. On en connaît environ 23 600 espèces ce qui représente près de la moitié des espèces de vertébrés. Leur particularité visible la plus marquante est qu'ils capturent leurs proies en les aspirant : une dépression se crée dans la bouche, ce qui attire la proie. En plus de l'os maxillaire, l'os prémaxillaire est, lui aussi, mobile [194].
- 84) **Téthys, océan** : Océan qui s'est formé à partir de -270 millions d'années, et qui est à l'origine de la séparation du Gondwana (supercontinent qui préfigure l'Amérique du Sud, l'Afrique, l'Inde, l'Australie et l'Antarctique) et la Laurasie (supercontinent qui préfigure l'Amérique du Nord, le Groënland, l'Europe et l'Asie) [61].
- 85) **Théropodes** : dinosaures carnivores. Les animaux préhistoriques, de Dixon, Cox, Savage et Gardiner [61].
- 86) **Tourmaline** : minéral de la famille des cyclosilicates [194].
- 87) **Varanidé/Varan** : genre de lézards, en général de grande taille. Ils se distinguent des autres lézards par leur long cou, leur crâne triangulaire et leur langue bifide - comme celle d'un serpent. Toutes les espèces de varans sont carnivores (à part une espèce qui se nourrit aussi de fruits) [194].

- 88) **Vombatidae** : un marsupial qui vit dans les forêts montagneuses d'Australie, où il creuse de vastes terriers. Les wombats ressemblent à de petits ours bruns et massifs, à courtes pattes et à large tête [194].
- 89) **Xylazine** : sédatif agoniste des récepteurs α -2 adrénergiques avec des propriétés analgésiques [193]

VIII- ANNEXES

ANNEXE 1

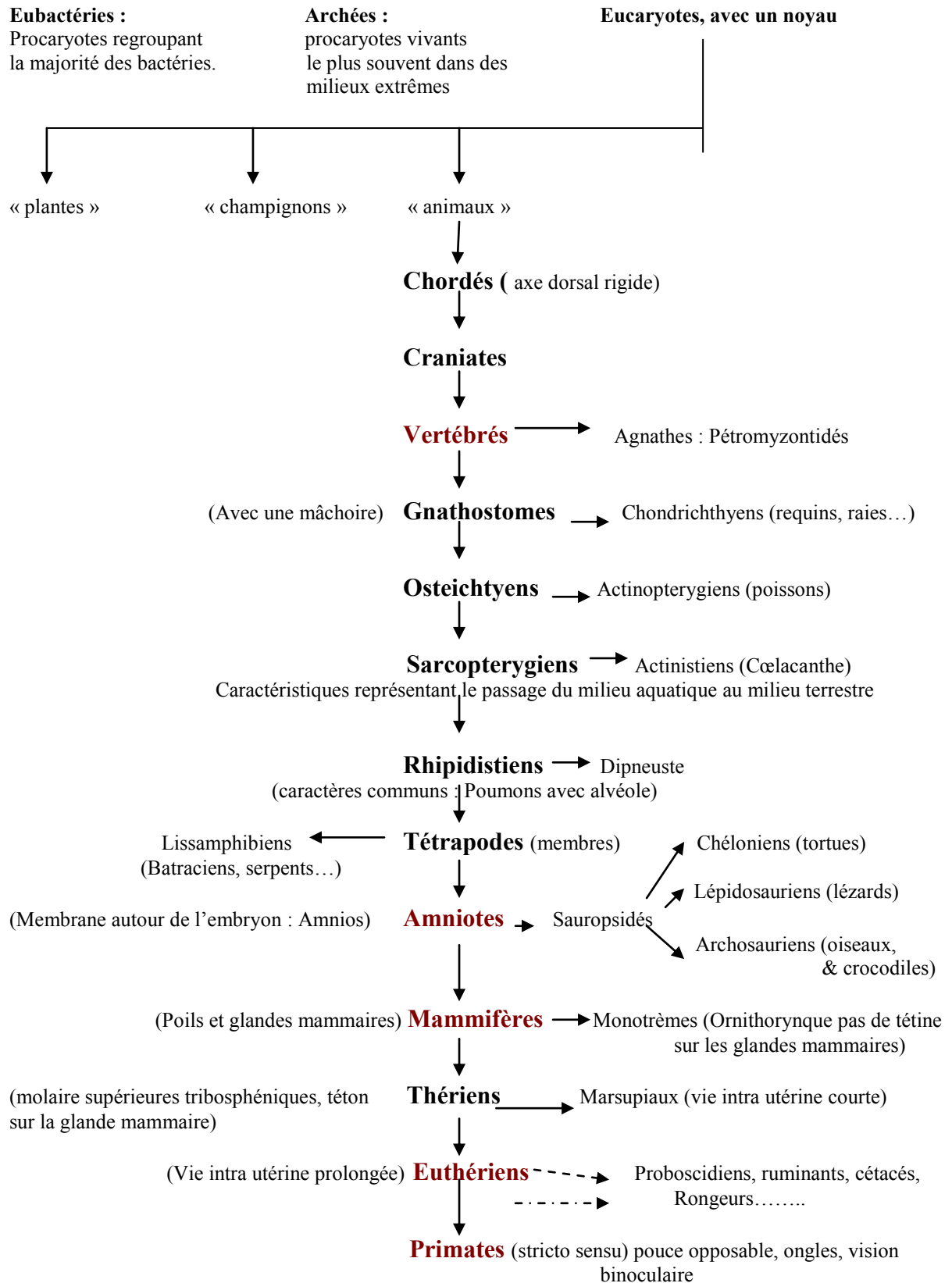
Aujourd'hui

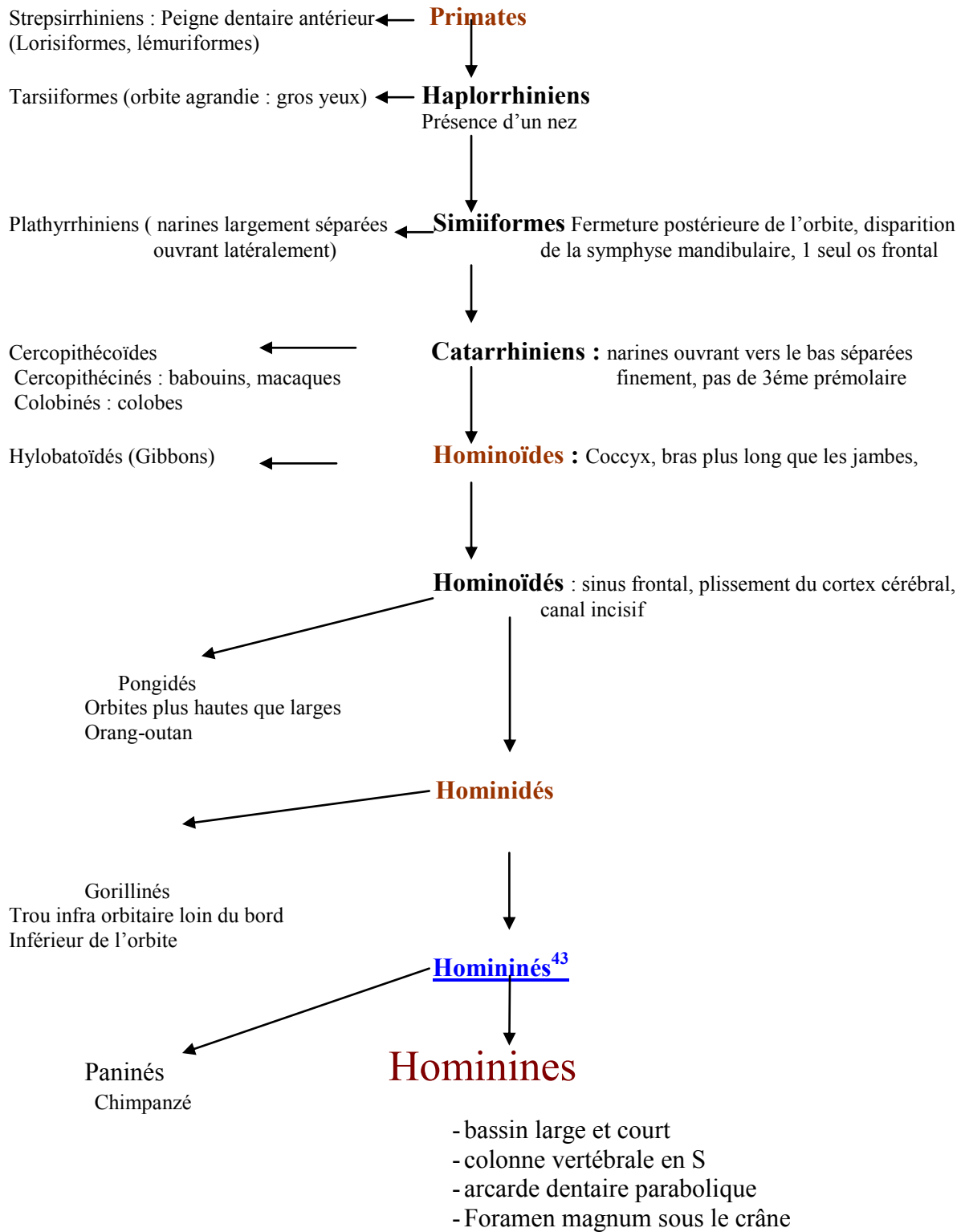
Aujourd'hui

<u>CENOZOÏQUE</u>	<u>CENOZOÏQUE</u>	<u>NEOGENE</u>	<u>NEOGENE</u>	<u>HOLOCENE</u>
<u>MESOZOÏQUE</u>	<u>MESOZOÏQUE</u>	<u>PALEOGENE</u>	<u>PALEOGENE</u>	<u>PLEISTOCENE</u>
<u>PALEOZOÏQUE</u>		Extinctions massives (dinosaurés ammonites... 65 MA)		1 ^{ers} hommes genre <i>homo</i> <u>PLIOCENE</u>
500 MA premiers chordés	<u>MESOZOÏQUE</u>	100 MA	<u>NEOGENE</u>	1 ^{er} australonithèque
premiers métazoaires 1000		<u>CRETACE</u>		<i>ORRORIN TUGENENSIS</i> ET TOUMAÏ
1500	<u>PALEOZOÏQUE</u>	<u>JURASSIQUE</u> grande diversification des dinosaures	<u>PALEOGENE</u>	10 MA
2000		200 MA		DERNIER ANCETRE COMMUN HOMMES/GRAND SINGES
2500	<u>PALEOZOÏQUE</u>	<u>TRIAS</u> 1 ^{er} mammifères	<u>PALEOGENE</u>	<u>MIOCENE</u>
3000		Extinctions massives (marine terrestre)		<u>OLIGOCENE</u>
3500 1 ^{er} stromatolithes	<u>PALEOZOÏQUE</u>	<u>PERMIEN</u> 1 ^{ers} reptiles : vie et reproduction hors de l'eau	<u>PALEOGENE</u>	30 MA
4000		300 MA <u>CARBONIFERE</u>		Grands boule- versements évolutifs chez les mammifères
4500 MA formation de la terre	<u>PALEOZOÏQUE</u>	Grande diversification des végétaux	<u>PALEOGENE</u>	<u>40 MA</u>
		<u>DEVONIEN</u> 1 ^{ers} vertébrés terrestres		<u>EOCENE</u>
	<u>PALEOZOÏQUE</u>	400 MA	<u>PALEOGENE</u>	50 MA
		<u>SILURIEN</u> 1 ^{ers} « poissons osseux »		1 ^{ers} <u>primates</u>
	<u>PALEOZOÏQUE</u>	1 ^{ers} végétaux et arthropodes terrestre	<u>PALEOGENE</u>	<u>60 MA</u>
		<u>ORDOVICIEN</u>		<u>PALEOCENE</u>
	<u>PALEOZOÏQUE</u>	500 MA 1 ^{ers} vertébrés dans les océans	<u>PALEOGENE</u>	
		<u>CAMBRIEN</u>		

ANNEXE 2

Classification phylogénétique simplifiée : d'après de la classification phylogénétique du vivant de G.Lecointre et de H.Le Guyader 3^{ème} édition [119].





ANNEXE 3 : photos illustratrices de macro-usures (Mr Fronty)

Cas clinique classe 3

Photo 1 : occlusion région incisive

Photo 2 : facettes d'usure des faces vestibulaires des incisives supérieures sur modèle en plâtre

Photo 3 : vue tangentielle des bords libre des incisives





Cas clinique d'une M1 (dent 46)

Photo 4 : macro usure entraînant la disparition de l'émail et de la dentine coronaire : l'apposition de dentine secondaire puis tertiaire révèle les contours anatomiques de la pulpe camérale originelle.



Cas clinique d'une M2 (dent 37)

Photo 5 : macro usure entraînant la disparition de l'émail et de la dentine coronaire du tiers distal de la couronne, du fait de l'absence d'antagoniste en mésial (dent 16) : diagnostic différentiel à établir avec une fracture.



Cas clinique d'une M1 (dent 46)

Photo 6 : macro usure d'une molaire inférieure entraînant la disparition de l'émail et apparition de la dentine coronaire en regard des cuspides



Cas clinique de macro usures sévères

Photo 7 : sur les dents 21 à 24, abrasion ou attrition occlusales et myolyses cervicale (par érosion ?).

TABLE DES ILLUSTRATIONS

Figure 1 : Représentation imagée de la théorie de l'évolution selon Lamarck et selon Darwin.....	p13
Figure 2 : Théorie de l'apparition de la mâchoire d'après Dougal, Cuny, Canel et Kardong.	p21
Figure 3 : Evolution du crâne chez les vertébrés d'après Dougal, Lecointre-Guyader, Kardong et Thomas.....	p25
Figure 4 : Dents mousses d'un poisson durophage <i>Sphaerodus sp.</i> , Miocène (Helvétien). Les Faluns, Savigné ^s / Lathan. 5collection privée de Mr J Huin).....	p29
Figure 5 : Dents coniques d'un crocodilien <i>Pristichampus sp.</i> , Eocène, Robiac. (Collection privée de Mr J. Huin).....	p30
Figure 6 : Dents d'un requin <i>Carcharodon megalodon</i> , Savigné ^s / Lathan. (Collection privée de Mr J Huin).....	p30
Figure 7 : Machoire d'un requin Port-jackson.....	p32
Figure 8 : Dents de requin <i>Notidanus primigenius</i> , Miocène (Helvétien), Les Faluns, Savigné ^s / Lathan. (Collection privée de Mr J Huin).....	p33
Figure 9 : Dents de requin <i>Odontapsis sp.</i> , Miocène (Helvétien), Savigné ^s / Lathan. (Collection privée de Mr J Huin).....	p33
Figure 10 : Evolution de la morphologie dentaire chez les vertébrés selon la théorie de la différenciation progressive (D'après Dixon, Heim, Lison et Patte (60,75,109,158). Moulages issus du LGBPH de Poitiers.....	p41
Figure 11: formule dentaire des mammifères primitives et formule dentaire de l'humain...	p42
Figure12 : Schéma d'une dent brachyodonte.....	p51
Figure 13 : Schéma d'une dent hypsodonte.....	p52
Figure 14 : Schéma d'une dent à croissance continue.....	p53
Figure 15 : coupe transversale de prismes : modèle 1.....	p57
Figure 16 : coupe transversale de prismes : modèle 2.....	p57
Figure 17 : coupe transversale de prismes : modèle 3.....	p57
Figure 18 : image radiographique.....	p78

Figure 19 : Exemple d'une image par scanner.....	p79
Figure 20 : Séries de dents, <i>Labrodon pavementum</i> . Miocène, (Helvétien), Les Faluns, Savigné ^s / Lathan. (Collection privée de Mr J.Huin).....	p87
Figure 21 : Séries de dents, <i>Psychodus coralli</i> , Jurassique (Portlandien), Haute-Marne.(Collection privée de Mr J. Huin),.....	p87
Figure 22 : Schéma du mode de renouvellement dentaire chez le requin (dit en « tapis roulant »),d'après Bertin (1958), Cuny (2002), Smith et Coate (2000).....	p89
Figure 23 : Reconstitution de Cladoselache, d'après Cuny (2002), Dixon (1990) et Kardong (2000)	p90
Figure 24 : Reconstitution d'Hélicoprion et de sa « scie » symphysaire, d'après Cuny (2002), Dixon (1990), Smith et Coates (2000).....	p92
Figure 25 : Malformation dentaire d'une dent de requin. (Collection privée de Mr J. Huin).....	p93
Figure 26 : Reconstitution d'un xénacanthé d'après Cuny (2002), Dixon (1990) et Kardong (2000).....	p93
Figure 27 : Schéma du mode de remplacement dentaire chez les pleurodontes, d'après Kardong (2000) et Lison (1954)	p96
Figure 28 : Schéma du mode de remplacement dentaire chez les acrodontes, d'après Kardong (2000) et Lison (1954)	p97
Figure 29 : Schéma du mode de remplacement dentaire chez les thécodontes, d'après Kardong (2000) et Lison (1954).....	p97
Figure30 : schéma récapitulatif du mode de remplacement dentaire chez le reptile selon la théorie d'Edmund, d'après Kardong (2000), et Lison (1954).....	p98
Figure 31 : Vue inférieure du crâne d'une vipère du Gabon. (Collection du LGBPH de Poitiers).....	p99
Figure 32 : Schéma récapitulatif des quatre formes d'usures.....	p107
Figure 33 : Extrémité d'une défense de <i>Deinotherium cuvieri</i> .,Miocène (Burdigalien), Thenay. (Collection privée de Mr J. Huin).....	p115
Figure 34 : Reconstitution de <i>Deinotherium cuvieri</i> , d'après Dixon, Frade, Kardong.....	p115
Figure 35 : schéma récapitulatif des étiologies de l'abrasion dentaire chez les mammifères.....	p116

Figure 36 : Exemple d'un patient souffrant de bruxomanie en intercuspidie maximale, à gauche, et en latéralité gauche, à droite.....	p121
Figure 37 : schéma récapitulatif des étiologies de l'attrition dentaire chez les mammifères.....	p122
Figure 38 : schéma récapitulatif des étiologies de l'érosion dentaire chez les mammifères.....	p125
Figure 39 : fracture post mortem (à gauche) et ant-mortem (à droite).....	p126
Figure 40 : Usure croissante selon la chronologie d'éruption.Secteur prémolo-molaire supérieur de <i>Gomphotherium angustidens</i> , Miocène (Burdigalien), Tavers. P4 (quatrième prémolaire), M1 ,M2 (première et deuxième molaire). (Collection privée de Mr J. Huin).....	p127
Figure 41 : Dent hypsodonte sélénodonte usée. (Collection du LGBPH de Poitiers).....	p130
Figure 42 : Secteur prémolo-molaire supérieur de <i>Brachipotherium sp.</i> , Miocène (Burdigalien). (Collection privée de Mr J. Huin).....	p131
Figure 43 : dentine tertiaire formée au niveau des trois cornes pulpaire d'une molaire fortement abrasée. (illustration de Mr Fronty).....	p134
Figure 44 : Théorie selon laquelle l'hypercémentose serait à l'origine de l'égression physiologique des dents et compenserait la perte de substance dentaire.....	p135
Figure 45 : Dent hypsodonte d'un cheval moderne (<i>Equus</i>). (Collection privée de Mr J. Huin).....	p138
Figure 46 : Scéma de la fréquence d'apparition de la carie et de l'usure pathologique depuis l'apparition de l'homme à nos jours.....	p141
Figure 47 : Usure plane chez <i>Homo habilis</i> (Collection du LGBPH de Poitiers).....	p151
Figure 48 : Coupe schématique au niveau molaire d'une occlusion « <i>ad palatum</i> », d'après Begg, Bezzina, Courtois, D'Amico, Hunt et Maytié.....	p152
Figure 49 : Coupe schématique au niveau molaire d'une occlusion croisée, d'après Begg, Hunt et Maytié.....	p153
Figure 50 : Coupes schématiques au niveau de M1,et de M2 d'une occlusion hélicoïdale, d'après Begg, Bezzina, Brown, Heim, Hunt, Lassere, Lecointre et Maytié.....	p154
Figure 51 : Molaire inférieure de l'éléphant d'Afrique actuel. (Collection privée de Mr J. Huin).....	p159

Figure 52 : Molaire supérieure de <i>Elephas primigenius</i> (Mammouth), Quaternaire, « Mer du Nord ».(Collectionprivée de Mr J. Huin).....	p159
Figure 53 : Histologie de l'usure occlusale sur une dent hypsodonte, d'après Lison et Kardong	p160
Figure 54 : Incisive mandibulaire de <i>Steneofiber depereti</i> , Miocène (Burdigalien), (Collection privée de Mr J. Huin).....	p161
Figure 55 : Mise en bout à bout incisif, d'après Begg (1972), Maytié (1976), D'Amico (1961).....	p168
Figure 56 : Mise en occlusion du tubercule de Carabelli suite à l'usure occlusale, d'après Begg	p171
Figure 57 : Dessin d'entrée de cycle de mastication.....	p196
Figure 58: dessin de sortie de cycle de mastication.....	p196
Figure 59 : Dessin de la première molaire mandibulaire gauche (D'après Mahoney)...	p198
Figure 60: Dessin d'une vue occlusale de 1ère molaire inférieure droite de chimpanzé, montrant les facettes de 1 à 10 selon la terminologie de Kay (1977) avec quelques ajouts de Gordon K.D.(1984b).....	p198
Figure 61 : Localisation des facettes dentaires sur la 1 ^{ère} molaire supérieure et inférieure de primates selon la classification de Kay (1977).....	p200
Figure 62: Dents de cheval de la collection du LGBPH de Poitiers.....	p200
Figure 63 : cartouche d'élastomère régular.....	p212
Figure 64: moulage de la face occlusale d'une dent fossile.....	p212
Figure 65 : Molaire maxillaire et moule, de <i>Drémothérium guthi</i> , ruminant primitif de 23 millions d'années, issu du gisement de La Milloque dans le Lot provenant de la collection fossile du laboratoire de Géobiologie, Biochronologie et Paléontologie humaine de Poitiers.....	p213
Figure 66 : Principe de la microscopie confocale schématisé. (D'après de Laplace-Builhe 2001).....	p217
Figure 67 : Principe de la stéréomicroscopie schématisé. (D'après Merceron (2003).....	p221
Figure 68 : Moule en silicone et réplique en résine.....	p224
Figure 69 : Loupe binoculaire reliée à la caméra numérique et à l'ordinateur.....	p224
Figure 70 : Facette distolinguale du protocône. (grossissement, X 30).....	p224

Figure 71: Diagrammes d'orientations moyennes des stries de la surface buccale des dents. (D'après Puech, 1977).....	p230
Figure 72: Dessin d'incisives centrales respectivement 11 et 21, avec l'orientation préférentielle des stries provoquées par des habitudes culturelles telle que la préparation de peau.....	p246
Figure 73: Schéma récapitulatif des interactions entre les différents facteurs qui interagissent avec les usures dentaires.....	p255

BRU Amélie et GRUEL Pierre–Macro-usures et micro-usures dentaires : applications en paléontologie – XXXf – (Thèse : Chir. Dent. ; Nantes ; 2007)

Résumé: La dent est un support essentiel à l'investigation paléontologique.

Sa forme, son histologie ont formidablement évolué depuis sa première apparition vers le Cambrien inférieur (-540MA) jusqu'à nos jours. Il sera démontré l'intérêt de l'analyse des macro-usures et des micro usures dentaires, ainsi que leur complémentarité, dans la détermination du régime alimentaire des espèces disparues, du paléoenvironnement, de l'évolution des techniques, et dans la mise en évidence de possibles liens phylogénétiques.

Rubrique de classement: ANTHROPOLOGIE

Domaine Bibliodent : ANTHROPOLOGIE

Mots-clés Bibliodent : Abrasion- Régime alimentaire- Paléontologie- Paléodontologie

Mots clés Mesh: Abrasion dentaire- Paléodontologie- Paléontologie- Régime alimentaire- Tooth abrasion- Paleodontology- Paleontology- Diet-

Jury:

Président : Monsieur le Professeur A. JEAN

Assesseurs : Madame le Docteur B. LICHT, Monsieur le Docteur P. FRONTY.

Directeur de thèse : Monsieur le Docteur A. HOORNAERT

Adresse des auteurs: Amélie Bru, 9E rue Paul Baudry 85300 CHALLANS
ameliejeje@hotmail.fr

Pierre Gruel, 9 rue de la Garde 17 490 BEAUVAIS-SUR-MATHA
Ophtalmosaurus@hotmail.com