

# Les traits non-métriques dentaires sont-ils de bons indicateurs des distances biologiques entre les populations?

Autor(en): **Desideri, Jocelyne**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Cahiers d'archéologie romande**

Band (Jahr): **95 (2003)**

PDF erstellt am: **24.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-835923>

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

# Les traits non-métriques dentaires sont-ils de bons indicateurs des distances biologiques entre les populations ?

Jocelyne Desideri

## Résumé

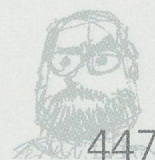
Ce travail introduit une approche étudiée depuis plus de cinq ans au sein du Laboratoire de paléanthropologie du Département d'anthropologie et d'écologie de l'Université de Genève : les traits non-métriques dentaires. Cette étude a pour but de préciser le rôle de la morphologie dentaire dans les recherches concernant la compréhension des relations entre les populations. Après un bref aperçu de l'état de la recherche, différents points sont abordés pour tenter d'évaluer si les traits non-métriques dentaires sont de bons indicateurs des distances biologiques. Dans un premier temps, la valeur biologique de ces caractères est discutée, plus particulièrement les différents aspects de l'ontogénie dentaire, le mode de transmission de ces variables, les influences environnementales sur leur développement ainsi que le déterminisme génétique qui sous-tend leur expression. Ensuite, la question de la *subjectivité* des observations est traitée. Finalement, le potentiel de ces caractères en tant qu'estimateur est vérifié par les résultats d'études, lesquelles se sont portées sur des populations modernes.

Une nouvelle approche a été développée, il y a un peu plus de cinq ans, au Laboratoire de paléanthropologie du Département d'anthropologie et d'écologie de l'Université de Genève : l'étude des traits non-métriques dentaires. Ces traits sont des variations anatomiques observées sur la couronne et la racine de l'ensemble de la dentition. Ils peuvent s'exprimer par leur présence ou leur absence, ou au contraire manifester différents stades de développement. L'un des avantages de ces caractères est de pouvoir être observés sur le vivant, ce qui permet donc une meilleure connaissance de leur valeur biologique, situation relativement rare en anthropologie physique. De plus, la dent est l'une des parties les plus résistantes du squelette et représente souvent l'élément le mieux conservé en milieu archéologique. Ces deux points permettent de penser que l'étude des traits non-métriques dentaires peut se

révéler être une approche des plus intéressantes lors de recherches touchant les populations du passé.

L'intérêt pour l'observation des variantes morphologiques dentaires n'est pas récente puisque ces variables étaient déjà décrites comme des curiosités par les anatomistes grecs (Mayhall et al. 1982). De ce fait, il semblait indispensable de présenter un bref historique des recherches. Il n'est en aucun cas exhaustif et relate principalement l'état de la recherche quant à la mise en place des différentes définitions des variables et leur application pour la caractérisation des populations.

L'objectif de cette étude est démontrer que la morphologie dentaire peut être un outil relativement attractif dans les analyses concernant la compréhension des relations entre populations.



Pour savoir si les traits non-métriques dentaires sont de bons estimateurs des distances biologiques, nous aborderons différents aspects :

- D'abord, nous nous attacherons à la valeur biologique de ces variables. Il faut avant tout pouvoir montrer que le développement de la dentition est contrôlé par les gènes. Ensuite nous nous intéresserons à leur mode de transmission. Puis, nous verrons quelles sont les conséquences environnementales sur leur développement. Et finalement, nous tenterons de mesurer le rôle des gènes dans leur expression.
- Ensuite, nous nous intéresserons à la fiabilité du système d'observation, élément qui nous semble le plus important et probablement le plus contestable.
- Enfin, nous vérifierons si, en application sur des populations actuelles, ces variables s'avèrent suffisamment sensibles pour être considérées comme de bons indicateurs des distances biologiques.

## Historique des recherches

L'étude des variantes morphologiques dentaires débute au 19<sup>e</sup> siècle par leur description dans les différentes populations d'alors. A la fin de ce siècle, les principes fondamentaux de l'ontogénie dentaire se mettent en place. En 1920, A. Hrdlicka est le premier à classer le degré d'expression d'un trait morphologique dentaire, les crêtes linguales marginales (variable plus connue sous le terme d'*incisives en pelle*) (fig. 1), en sériant ces variations au sein de plusieurs populations humaines. Par la suite, il étend son travail en étudiant d'autres traits dentaires (Hrdlicka 1921). Cette époque est marquée par l'émergence de travaux portant sur les variations morphologiques dentaires en vue d'études comparatives. C.J. Shaw, en 1927, décrit la morphologie dentaire des populations bantoues et bochimanes. M.S. Goldstein, en 1931, s'intéresse à la morphologie des molaires chez les Eskimos et encore C.T. Nelson, en 1938, décrit les variations dentaires des Indiens Peco. P.M. Butler, en 1939, met en place son concept des gradients rencontrés dans la dentition comme celui de *champs morphogénétiques*. Les travaux de A.A. Dahlberg (1945) concerne les variations des traits dentaires d'Indiens du sud-ouest de l'Amérique. En 1949, P.O. Pedersen étudie la dentition des populations arctiques.

Les années cinquante marquent un pas décisif pour l'anthropologie dentaire. Les recherches se concentrent sur la génétique et la morphogénèse des variations morphologiques de la couronne. B.S. Kraus (1951) explique le mode de transmission du *tubercule de Carabelli* (fig. 2). H. Grüneberg (1952) est le premier à affirmer que les variantes anatomiques sont des variables quasi-continues.

A partir des années soixante, l'anthropologie dentaire devient une discipline à part entière. K. Hanihara, en 1961, met au point des plaques de référence pour les variantes morphologiques des dents déciduales en se basant sur les travaux de A.A. Dahlberg. En 1963, D.R. Brothwell publie un ouvrage sur les différents aspects de l'anthropologie dentaire. En 1965, le premier symposium international sur la morphologie dentaire a lieu au Danemark, sous l'égide de A.A. Dahlberg, P.O. Pedersen et V. Alexandersen réunissant des chercheurs de différents horizons, notamment des anthropologues, des généticiens, des dentistes ou encore des paléontologues. Cette rencontre donne naissance, d'une part, à d'autres symposiums qui ont eu lieu tous les trois ans, et d'autre part, à une grande quantité d'articles sur la morphologie dentaire.

Dans les années soixante-dix, N.E. Morton crée des méthodes statistiques testant les systèmes polygéniques (Morton et al. 1971). C.G. Turner développe, en 1970, des gradations standardisées pour le développement de certains traits de la couronne des molaires. Ce travail aboutit à la création du système d'enregistrement des traits dentaires ASU (Arizona State University). Des études sur la transmission des caractères dentaires (Christian et al. 1974, Berry 1978...) s'intensifient en se basant sur l'étude de jumeaux et de sujets apparentés. En 1978, J.H. Osborn propose un nouveau modèle pour expliquer le développement des classes dentaires et leurs gradients, qu'il nomme *modèle du Clone*.

Dès lors, les études sur les variantes dentaires se multiplient et suivent, en général, trois directions :

- L'établissement de nouveaux critères de classification (Aas et Risnes 1979, Alvesalo et al. 1975, Sciuilli 1977, Turner et al. 1991...).
- La caractérisation des populations actuelles, notamment des études concernant l'Océanie (Smith et al. 1982, Townsend et Brown 1980,

Townsend et al. 1990...), l'Amérique (DeVoto et Perrotto 1971, Sofaer et al. 1972, Escobar et al. 1976, Brewer-Carias et al. 1976, Scott et al. 1983...), l'Afrique (Chagula 1960, Greene 1982, Haeussler et al. 1989...) ou encore l'Asie (Manabe et al. 1992, Higa et al. 2003...) laissant l'Europe faire figure de parent pauvre avec quelques rares études (Brabant 1967, Berry 1976...).

- La compréhension des aspects biologiques des variantes dentaires comme les mécanismes de l'odontogénèse, leur mode de transmission ou encore les influences environnementales sur leur développement (Harris et Bailit 1980, Townsend et Brown 1980, Keene 1982, Saunders et Mayhall 1982, Townsend et al. 1986, Nichol 1989...).

L'emploi des traits non-métriques dentaires en contexte archéologique est relativement récent. Les études concernent principalement la caractérisation, les mouvements de populations et l'histoire du peuplement ancien (Greene 1982, Lukacs 1983, Lukacs et Walimbe 1984, Irish et Turner 1990, Coppa et al. 1997, Irish 1997...). Ces variations anatomiques sont incorporées dans les études des nécropoles depuis une quinzaine d'années seulement (Sjøvold 1977, Alt et Vach 1992, Alt 1997...).

Au sein du Département d'anthropologie et d'écologie de l'Université de Genève, l'étude des traits non-métriques débute par le travail de S. Eades (1997) concernant les similarités phénotypiques de ces variantes dans une population aux relations familiales connues (Spitalfields, Christ Church, Londres). Cette nouvelle discipline se met en place et s'intègre aux recherches entreprises au cours des vingt

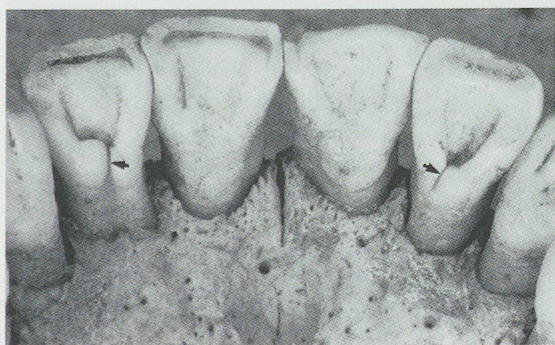


Fig. 1 Le sillon traversant est présent sur les incisives latérales supérieures permanentes. Le sillon sur l'incisive droite est en position médiane, celui sur l'incisive gauche est en position mésiolinguale. Les incisives présentent aussi des crêtes linguales marginales relativement prononcées. D'après Scott et Turner 1997, p. 29.

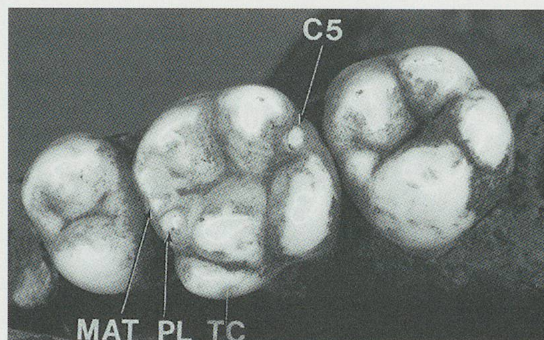


Fig. 2 Différents tubercules sont présents sur la première molaire supérieure permanente : le tubercule distal accessoire (C5), le tubercule mésial accessoire (MAT), le protoconule (PL) et le tubercule de Carabelli (TC). D'après Scott et Turner 1997, p. 44.

dernières années par le laboratoire de Paléanthropologie (Eades et Desideri 2003). Les études suivent principalement deux directions : l'une concerne la compréhension des relations entre les populations du passé, plus particulièrement sur l'histoire du peuplement à la fin du 3<sup>e</sup> millénaire avant notre ère (Desideri 2001, Desideri en cours), tandis que l'autre s'intéresse principalement à la mise en place d'une méthodologie en vue d'études internes des nécropoles (Eades 1997, Eades à paraître).

## Les traits non-métriques dentaires

Les traits non-métriques dentaires sont des variations anatomiques observées sur l'ensemble de la dentition permanente et déciduale. On rencontre dans la littérature une série de termes qui sont employés indifféremment comme trait, caractère, variante, variable, anomalie ou encore figure, auxquels on ajoute un adjectif pour les distinguer des traits métriques tel qu'épigénétique, discret, non-métrique, morphologique, discontinu ou encore à seuil. On se réfère, en général, à des caractères qui peuvent être présent ou absent, ou qui manifestent différents stades de développement. Ils peuvent prendre la forme de structures positives comme la présence de tubercules ou de crêtes accessoires (fig. 2), voire négatives tels des sillons (fig. 1). Ils se manifestent aussi sous la forme de variations dans le nombre, la position ou encore la taille des cuspidés (fig. 3 et 4) et des racines (fig. 5).

La terminologie des traits dentaires est aussi très variable et diffère selon les auteurs. Prenons, par exemple, les différents synonymes que l'on peut rencontrer dans la littérature pour deux de ces traits :



Fig. 3 Réduction de la taille (peg-shaped teeth) des incisives latérales supérieures permanentes. D'après Scott et Turner 1997, p. 31.

- Pour le *tubercule de Carabelli*, les termes équivalents sont *tubercule mésio-lingual*, *protostyle*, *anomalie de Carabelli* ou encore *tuberculus anomalous*.
- Pour l'*entoconulide*, les termes équivalents sont *cuspidé 6*, *tuberculum sextum* ou encore *tuberculum accessorium posteriore internum*.

Cette souplesse dans la dénomination des traits a souvent induit une confusion entre la définition des variables et les termes employés, et a parfois conduit à des erreurs d'observation.

Il existe une centaine de traits dentaires dont un peu moins d'une quarantaine ont fait l'objet d'études plus poussées touchant les aspects purement biologiques de leur développement, leur mode de transmission ou encore leur héritabilité.

### L'ontogénie dentaire

Le développement de la dentition déciduale débute entre la 6<sup>e</sup> et la 7<sup>e</sup> semaine de gestation. Après une phase de croissance simultanée des dentitions temporaires et permanentes, l'odontogénèse se termine entre 18 et 25 ans par la rhizogénèse (formation des racines) (Ruch 2001). Des travaux *in vivo* et *in vitro* sur des tissus embryonnaires dentaires ont permis d'avoir une meilleure compréhension des mécanismes et des processus de l'odontogénèse. La formation de la dentition est sous contrôle d'un certain nombre de gènes qui agissent à divers endroits et qui interviennent à différents moments de sa formation.

Le développement dentaire peut être subdivisé en trois phases : l'initiation, la morphogénèse et l'histogénèse. L'ontogénie dentaire débute pendant les stades initiaux du développement cranio-facial.

Dans des endroits spécifiques des arcs mandibulaire et maxillaire, l'*épithélium oral*<sup>1</sup> donne naissance aux lames dentaires. La localisation des futures dents est déterminée pendant la phase d'initiation par l'apparition de germes le long des lames dentaires. La morphogénèse dentaire dérive de l'interaction de l'*ectoderme* (émail) et du *mésoderme* (dentine pulpe, cément, fibre périodontique)<sup>2</sup>, interaction qui dépend elle-même de gènes distincts rattachés au développement embryonnaire. Pendant cette phase, les lames donnent naissance à leur tour aux bourgeons dentaires. La forme des dents est déterminée par la combinaison de la prolifération des cellules et par les mouvements cellulaires. Finalement, durant l'histogénèse, la différenciation des cellules donnent naissances aux divers tissus constituant la dent (Mitsiadis 2001).

Les mammifères possèdent tous un même ensemble de dents qui se différencie selon le type d'alimentation. La dentition des carnivores est très spécialisée puisqu'elle nécessite des dents coupantes. Les rongeurs, quant à eux, possèdent une paire d'incisives à croissance continue et trois paires de molaires. Au contraire, l'homme, qui a une alimentation omnivore, possède une dentition non spécialisée. Elle est définie comme *diphyodonte* (qui développe deux générations de dents) et *hétérodonte* (qui présente différents types de dents, regroupées sous le terme de classes dentaires ayant chacune une spécialisation).

Dans la dentition humaine, on trouve des gradients de la dentition où chaque dent ressemble à sa voisine. Il n'est pas rare de trouver dans la dentition des

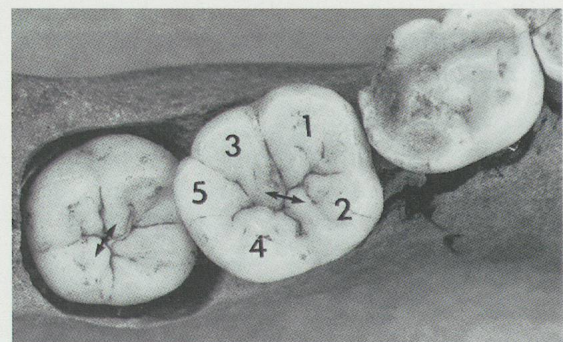


Fig. 4 Le dessin du sillon (position des cuspidés) et le nombre de cuspidés des molaires inférieures sont représentés sur cette image. La première molaire a 5 cuspidés et un dessin du sillon en forme de Y (la zone de contact se fait entre les cuspidés 2 et 3). La seconde molaire a 4 cuspidés et le dessin du sillon en forme de X (la zone de contact se fait entre les cuspidés 1 et 4). D'après Scott et Turner 1997, p. 51.

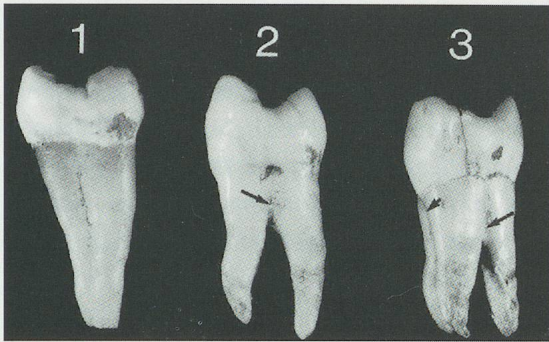


Fig. 5 Variation du nombre de racines des prémolaires supérieures permanentes. De gauche à droite, une prémolaire présentant une racine unique à une prémolaire possédant 3 racines. D'après Scott et Turner 1997, p. 40.

canines inférieures incisiformes, ou encore, des prémolaires caniniformes ou molariformes, montrant ainsi un continuum morphologique entre les différentes classes dentaires (Scott et Turner 1997).

On utilise le terme de gradient de l'expression pour expliquer les variations morphologiques que l'on rencontre dans les classes dentaires. Les chercheurs expliquent ces variations en terme de champs et de clones. Ces concepts sont utiles pour comprendre les variations de la dentition, mais les mécanismes impliqués ne sont pas bien compris.

Le concept de *champs morphogénétiques dentaires* dérive de l'analyse de P.M. Butler (1939) sur la morphodifférenciation des dents des mammifères fossiles du Cénozoïque. Il met au point le concept de gradients de la dentition comme celui de *champs morphogénétiques* (fig. 6). Il postule que les dentitions des mammifères peuvent être différenciées le long de l'axe antéro-postérieur en trois champs morphogénétiques qui correspondent aux groupes des incisives, des canines et des molaires. Chaque groupe est sujet à un champ d'influence génétique distinct qui gouverne la taille et la forme de la dent dans le groupe. De plus, l'intensité de l'influence morphogénétique est meilleure sur une dent particulière dans chaque groupe, et cette dent est la plus stable dans sa taille et sa forme. Les dents les plus mésiales de chaque classe morphologique auront une plus grande concentration en substance et seront celles soumises au plus fort contrôle génétique. Au contraire, les dernières dents qui se développent dans un groupe, sont celles qui montrent les plus grandes composantes environnementales.

A.A. Dalhberg, en 1945, reprend le concept des champs morphogénétiques mis en place par P.M. Butler, en y intégrant un district supplémentaire, celui des prémolaires.

J.H. Osborn, en 1978, développe le *modèle du Clone* pour expliquer le développement des classes dentaires et des gradients d'expression (fig. 7). La situation de départ est identique à celle du modèle des gradients morphogénétiques. La région spécialisée qui se développe se nomme ici *Clone*. Chaque *primordium* (qui correspond à la notion de *champ* de P.M. Butler) développe une structure qui sera clonée par d'autres structures. La première dent développée exprimera toutes les instructions initiales du *primordium*. Les suivantes ne les exprimeront que partiellement, car il y a perte d'informations.

La théorie du *Champ morphogénétique* présuppose l'uniformité initiale des ébauches dentaires et l'apparition graduelle de dents de forme et de taille différentes en fonction d'interactions avec des concentrations en gradient d'un morphogène hypothétique. En revanche, la *théorie du Clone* implique que chaque ébauche dentaire initiale est intrinsèquement différente et sa morphogenèse contrôlée de manière indépendante (Ruch 2001).

De nombreux auteurs ont souligné le fait que ces modèles décrivent, mais n'expliquent pas, les régularités dans un système qui présente des gradients. Malgré cela, les concepts du *Champ* et du *Clone* sont utiles pour comprendre les variations morphologiques que l'on rencontre dans la dentition.

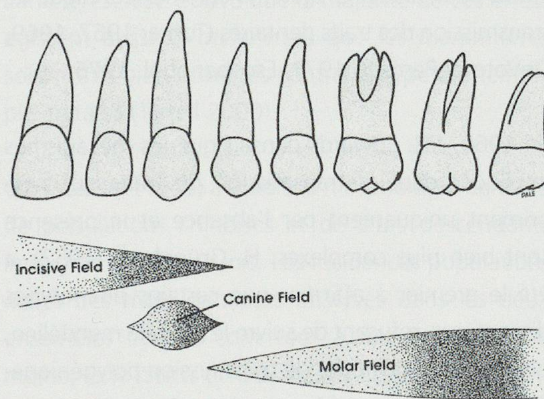


Fig. 6 Schéma représentant le modèle du Champ morphogénétique mis en place par Butler (1939). D'après Ten Cate 1998, p. 91.

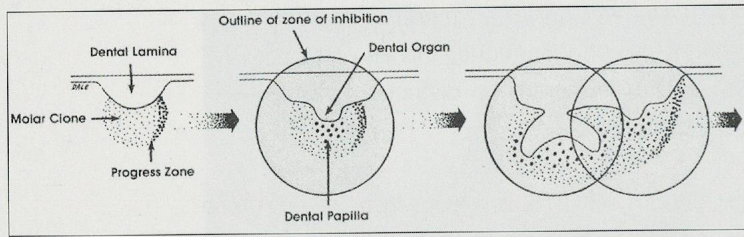


Fig. 7 Schéma reproduisant le modèle du Clone, proposé par Osborn (1978), concernant le développement des dents postérieures (les molaires). D'après Ten Cate 1998, p. 91.

### Le mode de transmission des traits morphologiques dentaires

Plusieurs travaux se sont intéressés au mode de transmission des traits dentaires. Pour affirmer que la fréquence phénotypique est égale à la fréquence génotypique, il faut démontrer que ces caractères suivent un mode de transmission simple par l'action de gènes dominants, récessifs ou codominants (modèle de Mendel). Au départ, les chercheurs ont tenté de valider ce modèle pour tous les traits dentaires, même pour ceux qui présentent des expressions variables.

B.S. Kraus (1951) est le premier à déterminer le mode de transmission du *tubercule de Carabelli* par l'étude de sujets apparentés. Il en conclut que l'expression de cette variable résulte de l'action de gènes codominants, en admettant tout de même que d'autres facteurs génétiques doivent avoir une certaine influence sur sa transmission. Différents auteurs ont essayé tant bien que mal de démontrer que les différents traits étudiés suivent le modèle mendélien, mais ils ont rencontré de grandes difficultés pour valider ce système comme seul mode de transmission des traits dentaires (Turner 1967, 1969, DeVoto et Perrotto 1971, Escobar et al. 1976...).

En 1960, J.H. Edwards pensait que les mécanismes impliqués dans la transmission de traits qui s'expriment uniquement par l'absence et la présence sont bien plus complexes. H. Grüneberg (1952), a été le premier à affirmer que certains phénotypes discontinus, refusant de suivre le modèle mendélien, obéissent à des modes de transmission polygénique. Il a nommé ces variables *quasi continues*.

Le concept de variables *quasi continues* a été introduit en anthropologie par R.J. Berry et A.C. Berry

(1967) et A.C. Berry (1978) pour justifier l'emploi de variables non-métriques dans les études entre populations. Ainsi, différents chercheurs, notamment D.H. Goose et G.T.R. Lee (1971), ont commencé à accepter des modèles de transmission polygénique, selon lesquels un certain nombre de gènes interagissent, chacun avec un effet additif, pour permettre au trait de s'exprimer.

Les traits non-métriques dentaires sont considérés comme des variables *quasi-continues* par opposition à celles dites *discontinues* caractérisées par un mode de transmission simple, et à celles dites *continues* qui possèdent des mécanismes complexes d'hérédité (Grüneberg 1952). Le modèle de la variation quasi-continue développé par D.S. Falconer (1965) permet de comprendre la relation entre le phénotype et le génotype des variables quasi-continues. Ce modèle (fig. 8) présente une distribution des traits qualitatifs morphologiques au sein d'une population. La distribution dérive de la prédisposition de chaque individu à exprimer un trait, combinée à des facteurs environnementaux qui rendent plus ou moins possible cette manifestation (Tyrrell 2000). Tous ces facteurs suivent une courbe normale à l'intérieur d'une même population. Le seuil (*threshold*), qui est le point après lequel tous les individus exprimeront le trait, varie selon les populations. La susceptibilité (*liability*) est la position relative d'un individu sur la distribution en relation avec le seuil.

Des méthodes statistiques, les analyses complexes de ségrégation, ont été développées pour tester l'effet de gènes majeurs dans des systèmes polygéniques (Morton et al. 1971). Plusieurs

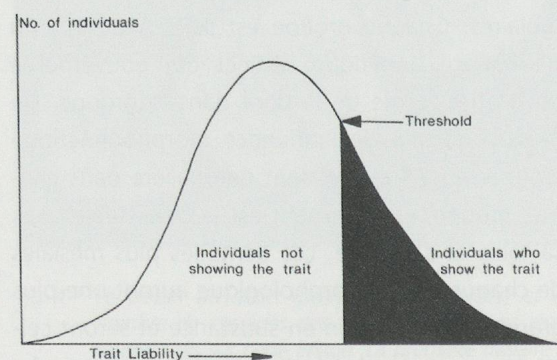


Fig. 8 Adaptation du modèle des variables à seuil de Falconer (1965) pour un trait non-métrique hypothétique. D'après Tyrrell 2000, p. 291.

anthropologues, notamment D. Kolakowski et al. (1980) et C.R. Nichol (1989), ont appliqué ces méthodes aux traits dentaires. Les résultats montrent que le mode de transmission de ces caractères est de type polygénique, il est cependant bien moins complexe que celui présent pour les variables continues. Certains traits semblent être sous l'influence d'un gène majeur, d'autres, en revanche, sont sous le contrôle de gènes agissant chacun avec un effet additif à divers endroits et à différents moments du développement de la dent.

### Les effets de l'environnement

Aujourd'hui, il n'est plus à démontrer que le développement de la dentition est contrôlé par l'action des gènes, cependant on suppose que l'environnement doit avoir une certaine influence sur la morphologie dentaire. D'une part, des expériences *in vivo* et *in vitro*, généralement sur des rongeurs, ont permis de mieux cerner les éléments ou les facteurs environnementaux agissant sur le développement de la dentition. D'autre part, des études portant sur des populations humaines migrantes ou sur des ensembles comprenant diverses générations ont fourni des indications intéressantes.

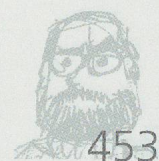
En effet, des expériences ont établi que le régime alimentaire de la génitrice enceinte ou qui allaite peut avoir une certaine influence sur la taille des dents de sa progéniture. A.G. Searle (1954) a démontré d'après des expériences sur des souris qu'une progéniture dont la mère enceinte a suivi un régime alimentaire pauvre en protéines aura des troisièmes molaires de dimensions réduites. Le travail de R.S. Bader (1965) a lui aussi indiqué que le milieu maternel joue un rôle essentiel dans la détermination de la taille des dents, voir de leur absence congénitale. En effet, il a mis en évidence qu'une déficience en vitamine A réduit la taille de la dentition de façon significative.

B.J. Krueger (1962, 1966) a testé l'influence du boron, de la fluorine et du molybdène sur la morphologie dentaire en formation des rongeurs. Le premier élément ne semble pas avoir d'effet sur le développement de la dentition, les autres éléments produisent des traumatismes du calcium au niveau de la matrice de l'émail. Toutefois les effets se limitent souvent à des atteintes post-natales et sont moindres *in utero* (Tenzcar et Bader 1966, Larson et Bader 1976).

Différentes études sur des populations humaines ont aussi confirmé que la taille des dents peut être influencée par des facteurs environnementaux. H.L. Bailit et B. Sung (1968) ont tenté de savoir si le milieu maternel influence le développement de la dentition permanente sur un ensemble comprenant une centaine de familles vivant à Boston. Ils ont constaté que le poids à la naissance du sujet ou encore l'âge de la mère peuvent avoir des effets sur la taille de la dentition. C.F. Ebeling et al. (1973) ont travaillé sur les changements séculaires de la taille des dents parmi des populations suédoises. Ils ont remarqué une augmentation de la taille à travers le temps qui est probablement due, selon les auteurs, à des interactions génético-environnementales.

Tous ces travaux ont montré que la taille des dents, dont le taux de plasticité est comparable à celui de la stature, peut être influencée par divers facteurs environnementaux. Il reste tout de même une grande interrogation concernant le rôle de l'environnement dans l'expression des traits non-métriques dentaires. Une seule étude s'est penchée sur l'effet d'un élément sur l'expression d'un trait dentaire. Il s'agit du travail de G.J. Cox et al. (1961) sur les effets liés à l'ingestion de fluor, pendant le développement dentaire, sur la taille du *tubercule de Carabelli*. Ils n'observent aucune influence directe du fluor sur l'expression de cette variable. Certains chercheurs se sont intéressés à d'autres éléments qui pourraient éventuellement influencer le développement des traits dentaires. Il semble, selon G.R. Scott et C.J. Turner (1997), que la moyenne annuelle de la température, l'humidité, les radiations ultraviolettes ou encore l'altitude n'aient aucun impact sur le développement de ces caractères. Il se trouve que la majorité de ces effets agissent aussi *in utero* mais que les mammifères soient très bien protégés contre ce type d'atteintes pré-natales (Tyrrell 2000).

G.W. Lasker (1945) a étudié la morphologie dentaire de populations chinoises et de leurs descendants immigrés aux Etats-Unis. Les incidences populationnelles des traits dentaires observés dans les deux ensembles étudiés sont tout à fait similaires. De même, G.R. Scott et C.J. Turner (1997) constatent que les morphologies dentaires des descendants des colonisateurs européens sont identiques à celles de leurs ancêtres et demeurent très différentes de celles des populations indigènes.





Actuellement, le problème est de savoir quels sont les éléments qui ont un effet sur les traits dentaires et surtout quelles en sont leurs conséquences ? On sait que les traits dentaires ne sont probablement pas totalement protégés des influences environnementales, néanmoins leur effet semble mineur et leur impact n'est pas significatif sur les fréquences populationnelles (Scott et Turner 1997).

### Le déterminisme génétique des traits non-métriques dentaires

Le phénotype est l'ensemble des caractéristiques observables chez un individu. Il est déterminé en partie par les gènes et en partie par l'environnement. La part du déterminisme génétique dans l'expression des traits dentaires a suscité un grand intérêt chez les anthropologues, cependant ils ont souvent mal interprété ce que le calcul de l'héritabilité pouvait, en réalité, apporter comme résultat.

En effet, il ne faut pas confondre l'héritabilité au sens étroit du terme, qui correspond au rapport entre la variance génétique additive et la variance phénotypique (soit la mesure du déterminisme génétique d'un caractère), de l'héritabilité au sens large du terme. Cette dernière correspond à la part de la variabilité causée par les effets génétiques, dans la variabilité totale observée pour un caractère dans une population. Il s'agit d'une proportion dans une population et n'a aucun sens pour un individu. L'héritabilité mesure le degré de transmission de ce caractère d'un parent à ses descendants. Ainsi, son calcul n'est pas un indice du déterminisme génétique, mais *exprime la confiance à accorder au phénotype des individus en tant qu'appréciation de leur valeur génétique additive* (Falconer 1974, p.128). Pour les traits dentaires, lorsqu'on parle d'héritabilité, on se réfère généralement à cette définition.

Pour calculer l'héritabilité d'un caractère, il faut tenir compte de différents éléments. D'une part, la transmission de la variable doit être de type polygénique, c'est-à-dire que chaque gène agit avec un effet additif pour permettre au trait de s'exprimer. De l'autre, l'héritabilité est spécifique à la population et à l'environnement où elle a été calculée (Falconer 1974).

La ressemblance entre apparentés a été un moyen pour estimer l'héritabilité des traits dentaires. À l'aide du calcul de coefficient de corrélation entre

parents et enfants, des analyses ont pu évaluer l'héritabilité de certains traits dentaires. Les deux caractères les plus étudiés ont été le *tubercule de Carabelli* et les *incisives en pelle*. Leur héritabilité a été estimée à travers plusieurs études basées sur différentes populations vivant dans des environnements distincts (Scott et Turner 1997). En dépit de cela, une héritabilité similaire pour chacun des traits a été constatée dans les différents ensembles étudiés. Selon G.R. Scott et C.J. Turner (1997), les variables non-métriques dentaires montrent un haut degré d'héritabilité, se situant entre 0,4 et 0,8.

Une estimation du déterminisme génétique peut être effectuée d'après des analyses de concordance des traits dentaires chez les jumeaux. Si l'on part de l'hypothèse que les gènes définissent l'expression de ces variables, on suppose que pour des jumeaux parfaits, ou monozygotes, toutes différences d'expression devraient être attribuées à l'environnement. De plus, les concordances entre les expressions des faux jumeaux, ou jumeaux dizygotes, devraient être moins élevées. Ainsi, des études portant sur les analyses de concordance entre jumeaux (Berry 1978, Townsend et al. 1986, 1990) ont permis de confirmer cette supposition.

Finalement, les différentes études ont permis de conforter l'idée que la plupart des caractères non-métriques dentaires semble disposer d'une grande composante héréditaire.

### La fiabilité du système d'observation

La fiabilité du système d'observation est un élément fondamental, voire crucial, dans chaque étude, quelle que soit l'approche utilisée. Il faut pouvoir garantir une normalisation des modes d'observation car il s'agit de la fiabilité des données. Sans cette dernière, les résultats ne peuvent être crédibles. On a souvent remis en doute l'objectivité de l'enregistrement des traits non-métriques dentaires qui sont avant tout des variables qualitatives et qui peuvent être enregistrés de diverses manières :

- *La dichotomie* ( $A=0/P=1$ ) : elle se limite à l'alternative présence ou absence d'un trait.
- *La gradation* ( $A=0/P=1,2\dots$ ) : on attribue à la présence d'un trait divers stades de développement.

Les traits non-métriques dentaires sont-ils de bons indicateurs des distances biologiques entre populations ?

- La mesure ( $A=O/P=10,20\dots\text{mm}$ ) : les expressions qualitatives des variables sont transformées en données quantitatives.

La dichotomie a été la première approche adoptée par les chercheurs dans les études morphologiques dentaires datant de la fin du 19<sup>e</sup> siècle et au début du 20<sup>e</sup> siècle. Certains traits s'observent uniquement par leur absence ou leur présence, mais d'autres présentent différents degrés d'expression. Avec des données dichotomisées pour des variables qui présentent des gradations, les chercheurs sont limités dans leurs moyens d'analyse car ils perdent des informations essentielles comme la variabilité de l'expression des traits morphologiques. Si la dichotomie n'est pas le meilleur moyen d'enregistrement pour ce genre de données, la quantification ne l'est pas non plus, même si idéalement elle représente l'approche la moins discutable. En effet, la majorité des traits dentaires ne sont pas adaptés à la mesure, car ils montrent des variations tant dans la taille que dans la forme, ils manquent également d'éléments afin de standardiser les mesures et présentent parfois des niveaux d'expression si fins qu'ils sont impossibles à quantifier (Scott et Turner 1997).

La meilleure méthode d'enregistrement se limite, à l'heure actuelle, aux différentes gradations qui peuvent être observées<sup>3</sup>. Ces échelles contiennent les caractéristiques quantitatives et qualitatives de la morphologie dentaire. A. Hrdlicka, en 1920, a été le premier à montrer l'avantage de la subdivision de



Fig. 9 Exemple de plaques de référence du système ASU (Arizona State University) reproduisant les différents stades que l'on peut observer dans l'expression des incisives en pelle. En haut, moulage présentant les différentes variations rencontrées pour l'incisive centrale supérieure permanente ; en bas, moulage pour l'incisive latérale supérieure permanente. D'après Hillson 1996, p. 87.

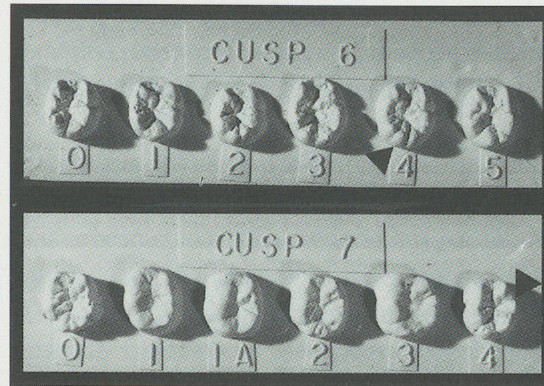


Fig. 10 Exemple de plaques de référence du système ASU (Arizona State University) reproduisant les différents stades que l'on peut observer dans l'expression de certaines cuspidés supplémentaires sur les molaires inférieures permanentes. En haut, moulage exposant les variations rencontrées pour l'entoconulide (ou 6<sup>e</sup> cuspidé) ; en bas, moulage indiquant les variations du métaconulide (ou 7<sup>e</sup> cuspidé). D'après Hillson 1996, p. 87.

l'expression des traits dentaires. Ce type de données prend en compte l'expressivité variable qui peut être observée sur une grande partie de ces caractères.

Cependant, certains chercheurs insistent sur la subjectivité dans l'évaluation de l'expression des caractères morphologiques dentaires. Ils estiment que la présence d'un trait ne peut se subdiviser car l'utilisation de gradations amplifie les erreurs d'observation (Sofaer et al. 1972). En effet, pendant longtemps l'absence de standardisation des définitions des variables et l'incapacité d'observer les différentes variations des traits dentaires ont été un réel problème pour les chercheurs. Ils ont été obligés de constater la difficulté de comparer des données provenant de différents observateurs.

En 1950, A.A. Dalhberg a tenté d'alléger ce problème en créant une série de moulages montrant la variabilité de plusieurs traits dentaires. Il a été suivi par K. Hanihara dans les années soixante, qui a développé des plaques de référence pour les variantes non-métriques des dents déciduales (Hanihara 1961). Ses moulages ne sont pas disponibles, il en existe uniquement une série de photographies, publiées en 1963 dans son article *Crown characters of the deciduous dentition of the Japanese-American hybrids*. Par la suite, C.J. Turner, en collaboration avec l'Université de l'Etat de l'Arizona, a créé un ensemble de plaques de référence (fig. 9 et 10) regroupant une vingtaine de traits sur les dents permanentes (système ASU) (Turner et al. 1991). L'utilisation des moulages est

incontournable, car elle réduit les différences d'appréciation entre observateurs ou par un même chercheur à différents moments de la recherche.

G.R. Scott (1975), dans une étude sur les variations dentaires de groupes d'Indiens du sud-ouest de l'Amérique, a mesuré les erreurs intra-observateurs en enregistrant un même corpus à deux reprises. Il s'est intéressé au pourcentage d'erreurs dans la détermination de présence ou d'absence d'un trait et au pourcentage d'erreurs d'attribution des expressions phénotypiques. Il trouve des pourcentages variant entre 85,7% et 100% avec une moyenne de 95,2% pour les problèmes de détermination. En ce qui concerne les gradations, il trouve une moyenne de 84,3% pour l'assignation d'un même stade. Ceci montre la difficulté d'évaluer la manifestation d'une chose à un endroit précis et de savoir si cette chose est ou n'est pas le trait à observer.

C.J. Turner et K. Hanihara (1977) ont étudié 85 moulages de dentitions Ainu en s'intéressant aux problèmes interobservateurs. L'un des points intéressants dans ce travail est la détermination du *tubercule de Carabelli*, cuspide mésiolinguale des molaires supérieures. Selon les résultats de K. Hanihara, les Ainu se révèlent très similaires aux Asiatiques tandis que les données de C.J. Turner indiquent le contraire, aucune affinité n'étant constatée. Ces différences seraient dues, d'après les auteurs, à la difficulté de l'un des deux chercheurs à estimer correctement les expressions faibles du trait. Cette étude montre que les différences entre les observateurs peuvent parfois aboutir à des interprétations contradictoires.

C.R. Nichol et C.J. Turner (1986) ont publié l'étude la plus détaillée sur les erreurs intra- et interobservateurs. C.R. Nichol a observé à trois reprises un corpus et C.J. Turner une seule fois. Ils ont enregistré 45 traits dentaires dont 37 possèdent des plaques de référence et huit sont observés uniquement sur leur présence et leur absence. Ils ont à leur disposition quatre séries d'observations qu'ils vont comparer les unes aux autres. Ils observent les points suivants :

- L'enregistrement d'un trait pendant une session d'observation qui n'est pas enregistré pendant une session différente. Cette situation se retrouve à 7% lors d'une comparaison intraobservateur et à 13% entre deux observateurs.

- Les différences d'attribution d'expression. C.R. Nichol et C.J. Turner vont examiner différents points : une différence d'attribution de quelque grandeur, une différence de plus d'un grade, les différences d'appréciation de la présence ou de l'absence d'un trait. Pour les différents types d'enregistrement les erreurs interobservateurs varient entre 25% et 30%. En ce qui concerne les erreurs intra-observateurs, on obtient environ 30% pour le premier cas et environ 10% pour les deux autres.

Le problème ne se résume donc pas seulement à l'estimation du degré d'expression, mais aussi à l'évaluation de la présence ou non d'un trait. Les plaques de référence ont été mises en place par souci d'objectivité. De plus, elles permettent d'identifier les expressions les plus faibles des traits, qui est le problème le plus souvent cité dans la littérature.

L'objectif à atteindre, durant la phase d'enregistrement, est une systématisation des modes d'observation afin d'assurer la répliquabilité des résultats. Idéalement, deux séries d'observations effectuées par deux chercheurs différents devraient donner sensiblement les mêmes résultats avec un minimum d'erreurs intra- et interobservateurs. Il semble impossible d'obtenir 100% de concordance dans des échantillons qui sont observés à plusieurs reprises. Les plaques de référence développées par A.A. Dahlberg, K. Hanihara ou encore C.J. Turner permettent tout de même d'attribuer des stades avec plus de précision. Finalement, lors d'une étude, mis à part l'utilisation des plaques de référence et de définitions précises, il est indispensable de pouvoir valider ses données en testant avant tout sa propre répliquabilité et, dans la mesure du possible, sa concordance avec d'autres chercheurs.

## Le potentiel des traits non-métriques dentaires dans les études concernant les populations actuelles

Le dernier élément à vérifier est de savoir si les traits non-métriques dentaires sont de bons indicateurs des distances biologiques entre populations. Pour le faire il faut pouvoir appliquer ces variables dans des études portant sur des ensembles actuels et ceci à différents niveaux de différenciation, c'est-à-dire de l'étude locale à celle intercontinentale.

Plusieurs études ont permis de mettre en évidence le potentiel de la morphologie dentaire en tant que discriminant des distances biologiques à l'échelle continentale (Shaw 1927, Goldstein 1931, Nelson 1938, Pedersen 1949, Moorrees 1951...). En effet, les fréquences de certains traits dentaires varient fortement parmi les cinq principales régions géographiques. Pour ne citer que quelques exemples, le *tubercule de Carabelli* est une variable courante chez les Européens, les *incisives en pelle* sont très fréquentes chez les Asiatiques, la *cinquième cuspidé* des molaires supérieures et la *sixième cuspidé* des molaires inférieures sont des traits habituels chez les Aborigènes ou encore la *septième cuspidé* que l'on rencontre presque exclusivement chez les populations africaines.

Certains auteurs ont même employé la fréquence des traits morphologiques dentaires pour définir des complexes comprenant entre cinq et sept traits permettant de distinguer les populations à un niveau intercontinental. K. Hanihara a défini en 1967 un complexe asiatique ou *Mongoloid dental complex*<sup>4</sup>, d'après les incidences très élevées de certains traits présents sur la dentition déciduale des populations asiatiques et amérindiennes. Ce complexe a par la suite été étendu sur la dentition permanente et finalement subdivisé par C.J. Turner (1987) en deux groupes distincts : les *Synodontes* (comprenant les populations du nord-est de l'Asie et les populations amérindiennes) et les *Sundadontes* (caractérisant les populations du sud-est asiatique, de la Polynésie et de la Micronésie). J.T. Mayhall et al. (1982) ont, quant à eux, mis en évidence un complexe caucasoïde ou *Caucasoid dental complex*<sup>5</sup> comprenant un set de traits dentaires habituellement observés dans les populations d'origine européenne. Enfin, G.C. Townsend et al. (1990) ont défini un ensemble de variables fréquemment présentes chez les Aborigènes qu'ils ont nommé le complexe australien ou *Australian dental complex*<sup>5</sup>.

Cependant, si les traits non-métriques dentaires sont de bons indicateurs lorsque l'échelle de différenciation est grande, on a souvent remis en doute leur pouvoir discriminant dans le cas contraire.

Pour tenter de savoir si les données non-métriques dentaires peuvent être un bon indicateur des distances biologiques à une échelle plus fine, les

chercheurs les ont comparées à d'autres estimateurs comme la métrique, la linguistique, la répartition géographique ou encore les données génétiques.

C.J. Turner (1969) a été l'un des premiers chercheurs à avoir effectué une telle analyse. Il a comparé les fréquences des données dentaires aux fréquences des estimateurs sanguins d'Indiens d'Amérique du sud-ouest. Les résultats ont montré que les concordances entre ces deux types de données ne sont pas parfaites. Néanmoins, elles sont largement comparables.

J.A. Sofaer et al. (1972) ont confronté des distances obtenues d'après les données dentaires de diverses tribus d'Indiens d'Amérique avec des distances géographiques et des estimateurs génétiques. Dans un premier temps, les correspondances entre les données dentaires et les différents indicateurs se sont révélées relativement mauvaises. En effet, les auteurs se sont heurtés à différents problèmes méthodologiques, notamment en rencontrant des difficultés dans la réplique de leurs observations, qui est l'un des éléments de base pour la validation des données. Ils ont donc décidé d'éliminer les variables posant de sérieux problèmes de standardisation et ont réalisé une nouvelle analyse. Celle-ci s'est révélée bien plus fructueuse avec de très bonnes corrélations entre les différents estimateurs.

L'analyse de C.A. Brewer-Carias et al. (1976) a tenté de déterminer la concordance d'une matrice de distances, calculée d'après des données non-métriques dentaires, avec des matrices de distances basées sur des marqueurs génétiques pour évaluer le degré de microdifférenciation au niveau local (entre différents villages d'Indiens Yanomama). Ils ont trouvé de très bonnes correspondances entre les distances dentaires, les distances génétiques et la proximité géographique des différents ensembles étudiés.

Dans le même esprit, l'étude de H.R. Palomino et al. (1977) a tenté de saisir la valeur des données non-métriques dentaires à travers l'étude de diverses populations et ceci à divers niveaux de différenciation. Le corpus étudié résulte d'une compilation de données récoltées dans la littérature et les résultats qui en découlent sont mitigés. Il semble que les données dentaires soient de bons discriminants entre populations lorsque l'échelle de différenciation est grande, en revanche, dans le cas contraire, elles semblent

bien moins efficaces. Cela étant dit, G.R. Scott et A.A. Dahlberg (1982) estiment qu'il faut considérer comme contestable les résultats de cette étude, l'analyse ayant été effectuée avec des données provenant de la littérature et où il est donc impossible de contrôler la standardisation des observations. Ce qui induit un affaiblissement de la fiabilité des données et rend les résultats peu crédibles.

A.C. Berry (1976) a étudié la morphologie dentaire de diverses populations européennes, notamment du sud-ouest et nord-ouest de l'Angleterre, des îles Shetland et de l'Allemagne. Il a calculé des mesures de divergence entre les différents ensembles. Les distances obtenues ont montré une bonne similarité avec la proximité géographique des différents groupes.

P. Kirveskari (1978) s'est intéressé à la morphologie dentaire de la communauté lapone Skolt indiquant une origine européenne plutôt qu'asiatique, ce qui a été suggéré également par les analyses sérologiques.

G.R. Scott et A.A. Dahlberg (1982) ont étudié la morphologie dentaire de différentes tribus d'Indiens du sud-ouest américain qui se regroupent en 4 familles linguistiques. Leurs résultats montrent un fort parallélisme entre les données dentaires et la linguistique. Une autre étude a confirmé la similitude entre les données de la morphologie dentaire et la linguistique. Il s'agit du travail de G.R. Scott et al. (1983) par l'analyse d'un important échantillon d'Indiens Pima dont les relations familiales étaient connues.

L'étude de A.J. Perzigian (1984) a comparé les résultats de données dentaires morphologiques et métriques. Il a étudié 42 échantillons comprenant une fourchette chronologique très large (de la préhistoire à aujourd'hui). Selon lui, l'emploi de la morphologie pour distinguer les distances biologiques entre les populations est préférable à l'utilisation de la métrique. En effet, ses résultats montrent que les différences constatées pour la métrique dentaire peuvent être expliquées par des changements techno-culturels ou alimentaires, en revanche les données morphologiques dentaires permettent de regrouper les populations selon leur répartition géographique.

T. Higa et al. (2003) ont observé les variations morphologiques dentaires de différents ensembles asiatiques, plus particulièrement en s'intéressant aux populations

de l'île Ryukyu. Ils ont effectué des analyses intra- et interpopulationnelles en obtenant des résultats comparables aux données fournies par la génétique.

Différentes études ont exposé l'utilité des traits non-métriques dentaires en tant qu'indicateurs des distances biologiques entre populations. Les comparaisons entre les différents indicateurs ont permis d'asseoir la valeur de la morphologie dentaire dans les études interpopulationnelles quelle que soit son échelle de différenciation. Les correspondances entre les distances dentaires et celles génétiques sont généralement plus que satisfaisantes, même si elles ne sont pas toujours parfaites. Les concordances entre la morphologie dentaire et la proximité géographique ainsi que la linguistique sont aussi très positives, les différentes analyses ayant démontré de grandes analogies entre ces différents types de données.

De plus, les études ayant porté sur des comparaisons entre les données métriques et non-métriques ont montré que ces dernières ont un meilleur pouvoir discriminant et semblent davantage refléter le déterminisme génétique tant recherché dans les études entre populations.

Lorsque les résultats ne sont pas bons, cela est toujours expliqué par des problèmes méthodologiques qui se résument, la plupart du temps, par des problèmes d'observation et de réplicabilité des données.

## Conclusion

Au terme de cette étude, nous avons vu que les traits dentaires peuvent être un outil intéressant pour appréhender les relations entre populations. D'une part, la dentition est un des éléments les plus résistants du squelette, donc souvent le mieux conservé, de l'autre, les traits non-métriques dentaires peuvent être observés sur le vivant, ainsi, la recherche sur leur déterminisme génétique est facilitée puisqu'on peut directement étudier des sujets apparentés ou des jumeaux. Les progrès de la science ont aussi contribué à améliorer la compréhension des mécanismes et des processus impliqués dans l'odontogénie.

- D'abord, les recherches ont pu établir que le développement dentaire, et en particulier de la morphologie dentaire, est soumis à un fort contrôle génétique. Différents travaux ont pu

montrer que le développement de la dentition est sous l'influence d'un certain nombre de gènes qui agissent à divers endroits et interviennent à différents moments de sa formation. Si aucun trait ne suit un mode de transmission simple, ils ne sont pas aussi complexes que ceux suivant des modèles de transmission polygénique pour lesquels interviennent une multitude de gènes. De plus, si on ne peut nier une influence probable de facteurs environnementaux, on ne peut pas non plus contester le fait que leurs effets sont moindres. Finalement, les études basées sur le déterminisme génétique ont montré que la plupart de ces caractères semblent détenir une grande composante héréditaire.

- Ensuite, nous avons vu que la fiabilité du système d'observation est un élément essentiel dans la validation des données. En effet, l'absence de standardisation des données peut parfois conduire à des résultats totalement différents. La subjectivité de l'observation a souvent été un élément déterminant dans la critique de l'étude des traits dentaires. Mais à l'heure actuelle, il est possible de contourner cet obstacle, d'une

part, en utilisant les plaques de référence et des définitions précises des différentes variables, et de l'autre, en éliminant les traits qui poseraient d'éventuels problèmes de standardisation en testant non seulement sa propre concordance, mais aussi celle entre différents observateurs.

- Enfin, les études portant sur la valeur des traits non-métriques dentaires en application dans des populations actuelles sont pleinement rassurantes. La comparaison des résultats de la morphologie dentaire avec différents estimateurs comme la proximité géographique, la linguistique ou encore des données provenant de la génétique, ont permis de conforter l'idée que ces variables sont de bons indicateurs des distances biologiques entre populations.

Aujourd'hui la recherche sur les traits dentaires non-métriques se poursuit. Elle mène à une meilleure compréhension de ces variables. Même si certains aspects ne sont pas encore totalement maîtrisés, le déterminisme génétique qui sous-tend l'expression des traits dentaires permet de les utiliser lors d'études comparatives entre populations.

## Remerciements

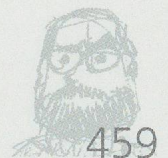
Nous tenons à remercier le Fonds national suisse de la recherche scientifique (FNS) pour le financement du projet *L'Europe du 3e millénaire avant notre ère : des faits archéologiques à l'interprétation du peuplement* (sous la direction de Marie Besse) dans lequel s'inscrit notre thèse de doctorat (Desideri en cours) (Subside FNS 101412 - 100599).

## Notes

- 1 Quatre tissus primaires s'enchevêtrent pour former la trame du corps humain : les tissus épithélial, conjonctif, musculaire et nerveux. L'épithélium est un tissu de revêtement de surface de l'organisme ou interne d'une cavité. Il constitue en réalité une barrière entre des milieux différents (Marieb 1999).
- 2 L'embryon humain est constitué de trois couches de cellules distinctes : l'endoderme, la couche la plus interne, donne naissance aux viscères, poumons, foie ; le mésoderme, couche intermédiaire, qui donne naissance aux os et aux muscles et l'ectoderme, la plus externe donne naissance au système nerveux et à l'épiderme.
- 3 Pour établir une échelle, les chercheurs se basent sur une détermination de l'expression de la plus faible à

la plus forte. Il faut fixer, dès le départ, les expressions minimum et maximum, puis délimiter les expressions intermédiaires. En général, la présence est subdivisée en gradations de léger à fortement prononcé.

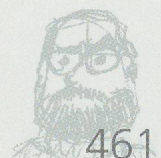
- 4 Le complexe se compose des variables suivantes : les incisives en pelle, le pli mésiolingual, le protostylide, la septième cuspidé et le métaconule.
- 5 Le complexe comprend des fréquences élevées de la rotation des incisives et du tubercule de Carabelli et de l'absence ou de fréquences relativement basses des incisives en pelle, du protostylide et des cuspidés 6 et 7.
- 6 Le complexe a été défini d'après la fréquence très élevée de la 6<sup>e</sup> cuspidé ainsi que par la présence du métaconule et du tubercule de Carabelli et de fréquences très basses pour le protostylide et la 7<sup>e</sup> cuspidé.



Bibliographie

- Aas (I.H.M.), Risnes (S.). 1979. The depth of the lingual fossa in the permanent incisors of Norwegians, 1 : Method of measurement, statistical distribution and sex dimorphism. *Am. J. of physical anthrop.*, 50, 335-340.
- Alt (K.W.). 1997. Odontologische Verwandtschaft analyse : individuelle Charakteristika der Zähne in ihrer Bedeutung für Anthropologie, Archäologie und Rechtsmedizin. Stuttgart : G. Fischer.
- Alt (K.W.), Vach (W.). 1992. Non-spatial analysis of « genetic kinship » in skeletal remains. In : Schader (M.), ed. *Analyzing and modelling data and knowledge organisation*. Berlin : Springer, 247-256.
- Alvesalo (L.), Nuutila (M.), Portin (P.). 1975. The cusp of Carabelli occurrence in the first upper molars and evaluation of its heritability. *Acta Odontologica Scandinavica*, 33, 191-197.
- Bader (R.S.). 1965. Heritability of dental characters in the House Mouse. *Evolution : int. J. of organic evolution*, 19, 3, 378-384.
- Bailit (H.L.), Sung (B.). 1968. Maternal effects on the developing dentition. *Archs of oral biol.*, 13, 155-161.
- Berry (A.C.). 1976. Anthropological value of minor variants of the dental crown. *Am. J. of physical anthrop.*, 45, 257-268.
- Berry (A.C.). 1978. Anthropological and family studies on minor variants of the dental crown. In : Butler (P.M.), Joysey (K.A.), ed. *Development, function and evolution of teeth*. New-York : Academic Press, 81-98.
- Berry (A.C.), Berry (R.J.). 1967. Epigenetic variation in the human cranium. *J. of anatomy*, 101, 2, 361-379.
- Brabant (H.). 1967. Comparison of the characteristics and anomalies of the deciduous and permanent dentition. *J. of dental res.*, 46, 897-902.
- Brewer-Carias (C.A.), Le Blanc (S.), Neel (J.V.). 1976. Genetic structure of a tribal population : the Yanomama Indians, 12 : Dental microdifferentiation. *Am. J. of physical anthrop.*, 44, 5-14.
- Brothwell (D.R.), ed. 1963. *Dental anthropology*. New York : Pergamon Press.
- Butler (P.M.). 1939. Studies of mammalian dentition : differentiation of the post-canine dentition. *Proc. of the Royal Soc. of London : ser. B*, 109, 1-36.
- Chagula (W.K.). 1960. The cusps on the mandibular molars of East Africans. *Am. J. of physical anthrop.*, 18, 83-90.
- Christian (J.C.), Kang (K.W.), Norton (J.A.). 1974. Choice of an estimate of genetic variance from twin data. *Am. J. of human genet.*, 26, 154-161.
- Coppa (A.), Cucina (A.), Mancinelli (D.), Vargiu (R.), Calcagno (J.M.). 1997. Dental anthropology of Central-Southern, Iron Age Italy : the evidence of metric versus nonmetric traits. *Am. J. of physical anthrop.*, 107, 371-386.
- Cox (G.J.), Finn (S.B.), Ast (D.B.). 1961. Effect of fluoride ingestion on the size of the cusp of Carabelli during tooth formation. *J. of dental res.*, 40, 393-395.
- Dahlberg (A.A.). 1945. The paramolar tubercle (Bolk). *Am. J. of physical anthrop.*, 3, 97-103.
- Dahlberg (A.A.). 1950. The evolutionary significance of the protostylid. *Am. J. of physical anthrop.*, 8, 15-25.
- Desideri (J.). 2001. Etude des traits épigénétiques dentaires des populations du Néolithique moyen au Bronze ancien en Suisse occidentale. Vol. 1 : texte. Vol. 2 : annexes et tables. Genève : Dép. d'anthrop. et d'écologie de l'Univ. (Trav. de diplôme).
- Desideri (J.). (en cours). L'Europe du Ile millénaire avant notre ère et la question campaniforme : Histoire du peuplement par l'étude des traits non-métriques dentaires. Genève : Dép. d'anthrop. et d'écologie de l'Univ. (Thèse de doctorat : Fac. des sci. de l'Univ. de Genève).
- DeVoto (F.C.H.), Perrotto (B.M.). 1971. Phenotypes and genotypes of Carabelli's complex in isolated populations of Argentina highlands. *J. of dental res.*, 50, 1152-1153.
- Eades (S.). 1997. The dental non-metric traits of the Spitalfields sample (Christ Church, London) : an investigation of phenotypic similarities in a population of known family relationships (2 vol.). Bradford : Dep. of Archaeological Sciences of Univ. (Diss. for the degree of Master by advanced study in osteology-paleopathology-funerary archaeol.).
- Eades (S.). A paraître. Etude du déterminisme familial des traits non-métriques dentaires afin d'identifier des groupes d'individus apparentés en contexte funéraire archéologique : application aux ensembles archéologiques de Kerma (Soudan), d'En Sency à Vufflens-la-Ville (Vaud, Suisse) et de Chamblandes à Pully (Vaud, Suisse). Genève : Dép. d'anthrop. et d'écologie de l'Univ. (Thèse de doctorat : Fac. des sci. de l'Univ. de Genève).
- Eades (S.), Desideri (J.). 2003. Dental anthropology at the University of Geneva. *Dental anthrop.*, 16, 2, 52-59.
- Ebeling (C.F.), Ingervall (B.), Hegerård (B.), Lewin (T.). 1973. Secular changes in tooth in Swedish men. *Acta Odontologica Scandinavica*, 31, 140-147.
- Edwards (J.H.). 1960. The simulation of Mendelism. *Acta Genetica*, 10, 63-70.
- Escobar (V.), Melnick (M.), Conneally (P.M.). 1976. The inheritance of bilateral rotation of central incisors. *Am. J. of physical anthrop.*, 45, 109-115.
- Falconer (D.S.). 1965. The inheritance of liability to certain diseases, estimated from the incidence among relatives. *Ann. of human genet.*, 29, 51-76.
- Falconer (D.S.). 1974. *Introduction à la génétique quantitative*, Paris : Masson.
- Goldstein (M.S.). 1931. The cusp in the mandibular teeth of the Eskimo. *Am. J. of physical anthrop.*, 15, 215-235.
- Goose (D.H.), Lee (G.T.R.). 1971. The mode of inheritance of Carabelli's trait. *Human genet.*, 43, 64-69.
- Greene (D.L.). 1982. Discrete and dental variations and biological distances of Nubian populations. *Am. J. of physical anthrop.*, 58, 75-79.
- Grüneberg (H.). 1952. Genetical studies on the skeleton of the mouse, 4 : Quasi-continuous variations. *J. of genet.*, 51, 95-114.
- Haeussler (A.M.), Irish (J.D.), Morris (D.H.), Turner (C.G.). 1989. Morphological and metrical comparison of San and Central Sotho dentitions from southern Africa. *Am. J. of physical anthrop.*, 78, 115-122.
- Hanihara (K.). 1961. Criteria for classification of crown characters of the human deciduous dentition. *J. of the Anthrop. Soc. of Nippon*, 69, 27-45.
- Hanihara (K.). 1963. Crown characters of the deciduous dentition of the Japanese-American hybrids. In : Brothwell (D.R.), ed. *Dental anthropology*. New York : Pergamon Press, 105-124.
- Hanihara (K.). 1967. Racial characteristics in the dentition. *J. of dental res.*, 46, 923-926.
- Harris (E.F.), Bailit (H.L.). 1980. The metaconule : a morphologic and familial analysis of a molar cusp in humans. *Am. J. of physical anthrop.*, 53, 349-358.
- Higa (T.), Hanihara (T.), Sunakawa (H.), Ishida (H.). 2003. Dental variation of Ryukyu Islanders : a comparative study among Ryukyu, Ainu and other Asian populations. *Am. J. of human biol.*, 15, 127-143.

- Hillson (S.). 1996. Dental anthropology. Cambridge : Univ. Press.
- Hrdlicka (A.). 1920. Shovel-shaped teeth. *Am. J. of physical anthrop.*, 3, 429-465.
- Hrdlicka (A.). 1921. Further studies of tooth morphology. *Am. J. of physical anthrop.*, 4, 141-176.
- Irish (J.D.). 1997. Characteristic high- and low-frequency dental traits in Sub-Saharan African populations. *Am. J. of physical anthrop.*, 102, 455-467.
- Irish (J.D.), Turner (C.G.). 1990. West African dental affinities of Late Pleistocene Nubians peopling the Eurafrikan-South Asian triangle, 2. *Homo*, 41, 42-53.
- Keene (H.J.). 1982. The morphogenetic triangle : a new conceptual tool for application to problems in dental morphogenesis. *Am. J. of physical anthrop.*, 59, 281-287.
- Kirveskari (P.). 1978. Racial traits in the dentition of living Skolt Lapp. In : Butler (P.M.), Joysey (K.A.), ed. *Development, function and evolution of teeth*. London : Academic Press, 59-68.
- Kolakowski (D.), Harris (E.F.), Bailit (H.L.). 1980. Complex segregation analysis of Carabelli's trait in a Melanesian population. *Am. J. of physical anthrop.*, 53, 301-308.
- Kraus (B.S.). 1951. Carabelli's anomaly of the maxillary molar teeth : observations on Mexican and Papago Indians and an interpretation of the inheritance. *Am. J. of human genet.*, 3, 348-355.
- Krueger (B.J.). 1962. Influence of boron, fluorine, and molybdenum on dental morphology of the rat molar. *J. of dental res.*, 41, p. 215.
- Krueger (B.J.). 1966. Interaction of fluoride and molybdenum on dental morphology in the rat. *J. of dental res.*, 45, 714-725.
- Larson (M.A.). 1978. Dental morphology of the Gran Quivira Indians. Tempe : Arizona State Univ. (Thesis).
- Lasker (G.W.). 1945. Observations on the teeth of Chinese born and reared in China and America. *Am. J. of physical anthrop.*, 3, 129-150.
- Lukacs (J.R.). 1983. Human dental remains from Early Neolithic levels at Mehrgarh, Baluchistan. *Current anthrop.*, 24,3, 390-392.
- Lukacs (J.R.), Walimbe (S.R.). 1984. Deciduous dental morphology and the biological affinities of a Late Chalcolithic skeletal series from Western India. *Am. J. of physical anthrop.*, 65, 23-30.
- Manabe (Y.), Rokatunda (A.), Kitagawa (Y.). 1992. Nonmetric tooth crown traits in the Ami tribe, Taiwan aborigines : comparisons with other East Asian populations. *Human biol.*, 64, 717-726.
- Marieb (E.N.). 1999, 4e ed. *Anatomie et physiologie humaines*. Bruxelles : De Boeck Univ.
- Mayhall (J.T.), Saunders (S.R.), Belier (P.L.). 1982. The dental morphology of North American whites : a reappraisal. In : Kurtén (B.), ed. *Teeth : form, function, and evolution*. New York : Columbia University Press, 245-258.
- Mitsiadis (E.A.). 2001. Bases moléculaires du développement dentaire. In : Piette (E.), Goldberg (M.), ed. *La dent normale et pathologique*. Bruxelles : De Boeck Univ, 19-38.
- Moorrees (C.F.A.). 1951. The dentition as a criterion of race with special reference to the Aleut. *J. of dental res.*, 30, 815-821.
- Morton (N.E.), Yee (S.), Lew (R.). 1971. Complex segregation analysis. *Am. J. of human genet.*, 23, 602-611.
- Nelson (C.T.). 1938. The teeth of the Indians of Pecos Pueblo. *Am. J. of physical anthrop.*, 23, 261-293.
- Nichol (C.R.). 1989. Complex segregation analysis of dental morphologic variants. *Am. J. of physical anthrop.*, 78, 37-59.
- Nichol (C.R.), Turner (C.G.). 1986. Intra- and interobserver concordance in classifying dental morphology. *Am. J. of physical anthrop.*, 69, 299-315.
- Osborn (J.W.). 1978. Morphogenetic gradients : field versus clones. In : Butler (P.M.), Joysey (K.A.), ed. *Development, function and evolution of teeth*. New-York : Academic Press, 171-201.
- Palomino (H.), Chakraborty (R.), Rothhammer (F.). 1977. Dental morphology and population diversity. *Human biol.*, 49, 61-70.
- Pedersen (P.O.). 1949. The East Greenland Eskimo dentition. *Meddelelser om Gronland*, 142, 1-256.
- Perzigian (A.J.). 1984. Human odontometric variation : an evolutionary and taxonomic perspective. *Anthrop. : int. J. of the sci. of man (Brno)*, 22, 193-198.
- Ruch (J.V.). 2001. Développement dentaire normal. In : Piette (E.), Goldberg (M.), ed. *La dent normale et pathologique*. Bruxelles : De Boeck Univ, 5-18.
- Saunders (S.R.), Mayhall (J.T.). 1982. Developmental patterns of human dental morphological traits. *Archs of oral biol.*, 27, 45-49.
- Sciulli (P.W.). 1977. A descriptive and comparative study of the deciduous dentition of Prehistoric Ohio Valley Amerindians. *Am. J. of physical anthrop.*, 47, 71-80.
- Scott (G.R.). 1975. Association between nonmetrical tooth crown characteristics. *Am. J. of physical anthrop.*, 42, 328.
- Scott (G.R.), Dahlberg (A.A.). 1982. Microdifferentiation in tooth crown morphology among Indians of the Southwest. In : Kurtén (B.), ed. *Teeth : form, function, and evolution*. New York : Columbia Univ. Press, 259-291.
- Scott (G.R.), Potter (R.H.Y.), Noss (J.F.), Dahlberg (A.A.), Dahlberg (T.). 1983. The dental morphology of Pima Indians. *Am. J. of physical anthrop.*, 61, 13-31.
- Scott (G.R.), Turner (C.G.). 1997. The anthropology of modern human teeth : dental morphology and its variation in recent human populations. Cambridge : Cambridge Univ. Press.
- Searle (A.G.). 1954. Genetical studies on the skeleton of the mouse, 11 : the influence of diet on variation within pure lines. *J. of genet.*, 52, 413-424.
- Shaw (J.C.). 1927. Cusp development on second lower molar. *Am. J. of physical anthrop.*, 11, 97-190.
- Sjøvold (T.). 1977. Non-metrical divergence between skeletal populations. *OSSA : int. J. of skeletal res.*, 4, suppl., 1, 1-133.
- Smith (B.H.), Garn (S.M.), Cole (P.E.). 1982. Problems of sampling and inference in the study of fluctuating asymmetry. *Am. J. of physical anthrop.*, 58, 281-289.
- Sofaer (J.A.), Niswander (J.D.), MacLean (C.J.). 1972. Population studies on Southwest Indian tribes, 5 : tooth morphology as an indicator of biological distance. *Am. J. of physical anthrop.*, 37, 357-366.
- Ten Cate (R.). 1998, 5e ed. *Oral histology : development, structure, and function*. St. Louis, etc : Mosby.
- Tenzcar (P.), Bader (R.S.). 1966. Maternal effect in dental traits of the house mouse. *Science*, 152, 1398-1400.
- Townsend (G.C.), Brown (T.). 1980. Dental asymmetry in Australian Aborigines. *Human biol.*, 52, 661-673.
- Townsend (G.C.), Yamada (H.), Smith (P.). 1986. The metaconule in Australian aborigines : an accessory tubercle on maxillary molar teeth. *Human biol.*, 58, 851-862.
- Townsend (G.C.), Yamada (H.), Smith (P.). 1990. Expression of entoconulid (sixth cusp) on mandibular molar teeth of an Australian Aboriginal population. *Am. J. of physical anthrop.*, 82, 267-274.
- Turner (C.G.). 1967. Dental genetics and microevolution in prehistoric and living Koniag Eskimo. *J. of dental res.*, 46, 911-917.





- Turner (C.G.). 1969. Microevolutionary interpretation from the dentition. *Am. J. of physical anthrop.*, 30, 421-426.
- Turner (C.G.). 1970. New classifications of non-metrical dental variation : cusps 6 and 7. Annual meeting of the Am. Assoc. of Physical Anthrop. (39 ; Washington, D.C.). Washington : Am. Assoc. of Phys. Anthropologists.
- Turner (C.G.). 1987. Late Pleistocene and Holocene population history of East Asia based on dental variation. *Am. J. of physical anthrop.*, 73, 305-321.
- Turner (C.G.), Hanihara (K.). 1977. Additional features of the Ainu dentition, 5 : peopling of Pacific. *Am. J. of physical anthrop.*, 46, 13-24.
- Turner (C.G.), Nichol (C.R.), Scott (G.R.). 1991. Scoring procedures for key morphological traits of the permanent dentition : the Arizona State University Dental Anthropology System. In : Kelley (M.A.), Larsen (C.S.), ed. *Advances in dental anthropology*. New York : Wiley Liss, 13-31.
- Tyrrell (A.J.). 2000. Skeletal non-metric traits and the assesment of intra-et inter-population diversity : past problems and future potential. In : Cox (M.), May (S.), ed. *Human osteology in archeology and forensic science*. London : Greenwich Medical Media, 289-306.