



UNIVERSITÉ DE LILLE
UFR3S – DEPARTEMENT ODONTOLOGIE

Année de soutenance : 2026

N°:

THÈSE POUR LE
DIPLÔME D'ÉTAT DE DOCTEUR EN CHIRURGIE DENTAIRE

Présentée et soutenue publiquement le 1^{er} juin 2026

Par Mathilda BENOITS-DESJARDINS

Étude de l'évolution de la croissance crânio-faciale et dentaire
des hominidés actuels et fossiles.

JURY

Président :

Monsieur le Professeur Thomas COLARD

Assesseurs :

Madame le Docteur Faustine GERARD

Monsieur le Docteur Jérôme VANDOMME

Monsieur le Docteur Philippe ROCHER



Président de l'Université :	Pr. R. BORDET
Directrice Générale des Services de l'Université :	A.V. CHIRIS FABRE
Doyen UFR3S :	Pr. D. LACROIX
Directrice des Services d'Appui UFR3S :	A. PACAUD
Vice doyen département facultaire UFR3S-Odontologie :	Pr. C. DELFOSSE
Responsable des Services :	L. KORAÏCHI
Responsable de la Scolarité :	V MAURIAUCOURT

PERSONNEL ENSEIGNANT DE LA FACULTE

PROFESSEURS DES UNIVERSITES

K. AGOSSA	Parodontologie
P. BOITELLE	Prothèses
T. COLARD	Fonction-Dysfonction, Imagerie, Biomatériaux
C. DELFOSSE	Vice doyen du département UFR3S-Odontologie Odontologie Pédiatrique Responsable du département d'Orthopédie dento-faciale
M. DEHURTEVENT	Co-responsable du département de Prothèses
B LOUVET	Chirurgie orale (Professeur des universités associé)
T. MARQUILLIER	Odontologie Pédiatrique
L ROBBERECHT	Responsable du département de Dentisterie Restauratrice Endodontie

MAITRES DE CONFERENCES DES UNIVERSITES

A. BLAIZOT	Prévention, Epidémiologie, Economie de la Santé, Odontologie Légale
F. BOSCHIN	Parodontologie
F CATHALA	Prévention, Epidémiologie, Economie de la Santé, Odontologie Légale (maître de conférences des Universités associé)
C. CATTEAU	Responsable du département de Prévention, Epidémiologie, Economie de la Santé, Odontologie Légale.
X. COUTEL	Biologie Orale
A. de BROUCKER	Fonction-Dysfonction, Imagerie, Biomatériaux
C. DENIS	Co-responsable du département de Prothèses
F. DESCAMP	Prothèses
M. DUBAR	Responsable du département de Parodontologie
A. GAMBIEZ	Dentisterie Restauratrice Endodontie
F. GRAUX	Prothèses
M. LINEZ	Dentisterie Restauratrice Endodontie
G. MAYER	Prothèses
L. NAWROCKI	Responsable du département de Chirurgie Orale Chef du Service d'Odontologie A. Caumartin - CHU Lille
C. OLEJNIK	Responsable du département de Biologie Orale
P OLEKSIK	Dentisterie Restauratrice Endodontie (maître de conférences des Universités associé)
H PERSOON	Dentisterie Restauratrice Endodontie (maître de conférences des Universités associé)
C PRUVOST	Prévention, Epidémiologie, Economie de la Santé, Odontologie Légale (maître de conférences des Universités associé)
P. ROCHER	Fonction-Dysfonction, Imagerie, Biomatériaux

M. SAVIGNAT

**Responsable du département de Fonction
Dysfonction, Imagerie, Biomatériaux**

T. TRENTESAUX

**Responsable du département d'Odontologie
Pédiatrique**

J. VANDOMME

Prothèses

R. WAKAM KOUAM

Prothèses

PRATICIEN HOSPITALIER et UNIVERSITAIRE

M BEDEZ

Biologie Orale

Réglementation de présentation du mémoire de Thèse

Par délibération en date du 29 octobre 1998, le Conseil de la Faculté de Chirurgie Dentaire de l'Université de Lille a décidé que les opinions émises dans le contenu et les dédicaces des mémoires soutenus devant jury doivent être considérées comme propres à leurs auteurs, et qu'ainsi aucune approbation ni improbation ne leur est donnée.

Remerciements,

Aux membres du jury,

Monsieur le Professeur Thomas COLARD

Professeur des Universités – Praticien Hospitalier

Section Réhabilitation Orale

Département Fonction/Dysfonction, Imagerie et Biomatériaux

Docteur en Chirurgie Dentaire (Université de Lille)

Docteur du Muséum National d'Histoire Naturelle en Anthropologie Biologique
(MNHN, Paris)

Habilitation à Diriger des Recherches (Université de Lille)

Master 1 - Biologie-Santé (Université de Lille)

Master 2 - Évolution Humaine (MNHN, Paris)

DIU Orthopédie Dento-Cranio-Maxillo-Faciale (Sorbonne Université, Paris)

Chargé de mission Recherche

Madame le Docteur Faustine GERARD

Chef de Clinique des Universités – Assistant Hospitalier

Section Développement, Croissance et Prévention

Département Prévention, Épidémiologie, Économie de la Santé, Odontologie Légale

Docteur en Chirurgie Dentaire

Master 1 – Biologie santé : Parcours dispositifs médicaux

Master 2 – Biologie santé : Dispositifs médicaux et biomatériaux : Évaluation et conception

Monsieur le Docteur Jérôme VANDOMME

Maître de Conférences des Universités – Praticien Hospitalier

Section de Réhabilitation Orale

Département Prothèses

Docteur en Chirurgie Dentaire

Docteur en Biologie de l'Université de Lille2

Master II Biologie Santé

Master I des Sciences Biologiques et Médicales

Chargé de Mission Nouvelles Technologies

Monsieur le Docteur Philippe ROCHER

Maître de Conférences des Universités – Praticien Hospitalier

Section de Réhabilitation Orale

Département Sciences Anatomiques

Docteur en Chirurgie Dentaire

Docteur en Odontologie de l'Université de Lille2

Maîtrise des Sciences Biologiques et Médicales

Diplôme d'Etudes Approfondies de Génie Biologique et Médicale – option

Biomatériaux

Diplôme Universitaire de Génie Biologique et Médicale

Certificat d'Etudes Supérieures de Biomateriaux

À mes proches,

Table des matières

1. Introduction.....	17
2. Développement ontogénétique et histoire de vie chez les primates.....	19
2.1. Classification et chronologie générales des stades de développement.....	19
2.1.1. Stade prénatal.....	20
2.1.2. Stade néonatal.....	20
2.1.3. Stade infantile.....	20
2.1.4. Stade juvénile.....	21
2.1.5. Stade pubertaire-adolescence.....	21
2.1.6. Stade adulte.....	22
2.2. Caractéristiques des stades de développement chez les humains	22
2.2.1. Stade prénatal.....	24
2.2.2. Stade néonatal.....	24
2.2.3. Stade infantile ou de la petite enfance.....	25
2.2.3.1. Stade infantile précoce.....	26
2.2.3.2. Stade infantile tardif.....	26
2.2.4. Stade de l'enfance.....	27
2.2.5. Stade juvénile.....	28
2.2.6. Stade de la puberté.....	28
2.2.7. Stade de l'adolescence.....	28
2.2.7.1. Période de pré-fertilité.....	29
2.2.7.2. Période de fertilité.....	31
2.2.8. Stade Adulte.....	31
2.2.8.1. La période de pleine maturité ou âge de performance maximale.....	31
2.2.8.2. La période de déclin progressif.....	32
2.2.8.3. La période de transition ou âge de dégénérescence.....	32
2.2.8.4. La période de sénescence.....	32
2.3. Caractéristiques des stades de développement des grands singes.....	33
2.3.1. Généralités.....	33
2.3.1.1. Une durée variable selon les différentes espèces.....	33
2.3.1.2. Une structure séquentielle conservée.....	33
2.3.1.3. Développement dentaire et croissance somatique.....	34
2.3.1.4. Développement cognitif et social.....	34
2.3.2. Caractéristiques des stades de développement chez le Gorille.....	34
2.3.2.1. Période prénatale.....	34
2.3.2.2. Stade néonatal.....	34
2.3.2.3. Stade infantile.....	35
2.3.2.4. Stade juvénile.....	35
2.3.2.5. Stade sub-adulte.....	36
2.3.2.6. Stade adulte.....	37
2.3.2.6.1. Stade adulte chez la femelle.....	37
2.3.2.6.2. Stade adulte chez le mâle.....	37
2.3.3. Caractéristiques des stades de développement chez l'orang-outan.....	38
2.3.3.1. Stade néonatal.....	38
2.3.3.2. Stade infantile.....	39
2.3.3.3. Stade juvénile.....	39
2.3.3.4. Stade pubertaire.....	39
2.3.3.5. Stade adulte.....	40
2.3.4. Caractéristiques des stades de développement chez le chimpanzé.....	40
2.3.4.1. Stade néonatal.....	41
2.3.4.2. Stade infantile.....	42
2.3.4.3. Stade juvénile.....	42

2.3.4.4.	Stade de maturation sexuelle	43
2.3.4.5.	Stade adulte	43
2.3.5.	Caractéristiques des stades de développement chez le bonobo (<i>Pan paniscus</i>).....	44
2.3.5.1.	Stade néonatal.....	44
2.3.5.2.	Stade infantile.....	44
2.3.5.3.	Stade juvénile	44
2.3.5.4.	Stade de l'adolescence	45
2.3.5.5.	Stade adulte	45
2.4.	Comparaison de l'évolution des stades de développement entre les grands singes et les humains.	45
2.4.1.	Stade néonatal.....	45
2.4.2.	Stade infantile.....	46
2.4.3.	Stade juvénile	46
2.4.4.	Stade de l'adolescence	47
2.4.5.	Stade adulte.....	47
2.5.	Pourquoi l'âge adulte est atteint autour de 12 ou 13 ans chez les grands singes et après 18 ans chez les humains ?.....	49
2.5.1.	L'encéphalisation et le développement cognitif sont prolongés chez les humains	49
2.5.2.	Un apprentissage culturel complexe	51
2.5.3.	Une dissociation entre puberté biologique et maturité sociale.....	51
2.5.4.	Des facteurs sociaux et économiques	52
2.5.5.	Un vieillissement plus lent et longévité accrue.....	52
2.5.6.	L'âge du sevrage alimentaire.....	52
3.	Évolution de la croissance dentaire chez les primates	55
3.1.	Formule dentaire chez les humains	55
3.1.1.	Formule de la denture lactéale.....	55
3.1.2.	Formule de la denture permanente	55
3.2.	Séquence d'éruption dentaire chez les humains	55
3.2.1.	Séquence d'éruption des dents temporaires	55
3.2.2.	Séquence d'éruption des dents permanentes.....	56
3.3.	Organisation chronologique des phases de la denture chez les humains	56
3.3.1.	Phase de denture temporaire stable.....	56
3.3.2.	Phase de constitution de la denture mixte	56
3.3.3.	Phase de denture mixte stable	57
3.3.4.	Phase de constitution de la denture adolescente	57
3.3.5.	Phase de denture adolescente stable.....	57
3.3.6.	Phase de constitution de la denture adulte jeune.....	57
3.3.7.	Phase de denture adulte jeune stable.....	57
3.3.8.	Phase de constitution de la denture adulte complète.....	57
3.4.	Formule dentaire chez les grands singes	58
3.4.1.	Formule de la denture temporaire	58
3.4.2.	Formule de la denture permanente	58
3.5.	Séquence d'éruption dentaire chez le chimpanzé	58
3.5.1.	Éruption des dents temporaires au maxillaire	58
3.5.2.	Éruption des dents temporaires à la mandibule	58
3.5.3.	Éruption des dents permanentes au maxillaire	59
3.5.4.	Éruption des dents permanentes à la mandibule	59
3.6.	Séquence d'éruption dentaire chez le Gorille.....	59
3.6.1.	Éruption des dents temporaires au maxillaire	59
3.6.2.	Éruption des dents temporaires à la mandibule	59
3.6.3.	Éruption des dents permanentes au maxillaire	59

3.6.4.	Éruption des dents permanentes à la mandibule	60
3.7.	Séquence d'éruption dentaire chez l'orang-outan	60
3.7.1.	Éruption des dents temporaires au maxillaire	60
3.7.2.	Éruption des dents temporaires à la mandibule	60
3.7.3.	Éruption des dents permanentes au maxillaire	60
3.7.4.	Éruption des dents permanentes à la mandibule	60
3.8.	Séquence d'éruption dentaire chez le bonobo	61
3.8.1.	Éruption des dents temporaires au maxillaire	61
3.8.2.	Éruption des dents temporaires à la mandibule	61
3.8.3.	Éruption des dents permanentes au maxillaire	61
3.8.4.	Éruption des dents permanentes à la mandibule	61
4.	<i>Facteurs influençant l'évolution de la croissance dentaire chez les humains et les grands singes</i>	61
4.1.	Les contraintes anatomiques et les modifications du crâne	61
4.1.1.	Bipédie, bassin et contraintes liées à la naissance	61
4.1.2.	Taille du crâne, croissance cérébrale et séquence dentaire.....	62
4.1.3.	Conséquences sur la face et les arcades dentaires.....	63
4.2.	Alimentation et contraintes mécaniques	63
4.2.1.	Régime alimentaire et morphologie dentaire.....	63
4.2.2.	Transformation des aliments et réduction masticatoire.....	63
4.2.3.	Effets possibles sur la chronologie d'éruption et la durée de formation	64
4.3.	Environnement, plasticité et stress de croissance	64
4.3.1.	Plasticité développementale : nutrition, maladies, stress.....	64
4.3.2.	Traces dentaires du stress : défauts de l'émail.....	65
4.3.3.	Variabilité écologique et adaptations	65
4.4.	Conséquences évolutives et paléanthropologiques	66
4.4.1.	Croissance dentaire et reconstruction de l'histoire de vie	66
4.4.2.	Transition générale des rythmes de vie des grands singes vers le rythme de vie des humains	
5.	<i>Les fossiles juvéniles dans l'étude de l'évolution du développement</i>	67
5.1.	L'adolescent du lac Turkana : le garçon de Nariokotome	67
5.1.1.	Un fossile juvénile devenu central en paléanthropologie	67
5.1.2.	Découverte et contexte géographique	68
5.1.3.	Conservation et reconstitution	69
5.1.4.	Statut biologique de l'individu : sexe et immaturité	71
5.1.5.	La dentition de KNM-WT 15000 : description et interprétations	72
5.1.6.	Maturation squelettique : fusion épiphysaire et âge squelettique.....	73
5.1.7.	Taille, masse et proportions corporelles	74
5.1.8.	Un problème central : discordance entre âge dentaire, âge squelettique, stature et âge réel	
5.1.9.	Estimations de taille adulte et rôle des modèles de croissance	76
5.1.10.	Anatomie postcrânienne détaillée et implications fonctionnelles	77
5.1.11.	Mode de vie, alimentation et implications biologiques	77
5.1.12.	Discussion générale sur la trajectoire de croissance de KNM-WT 15000	78
5.1.13.	Conséquences pour la compréhension de l'histoire de vie	79
5.1.14.	Conclusion	79
5.2.	L'enfant de Taung	80
5.2.1.	Contexte géologique et découverte scientifique.....	80
5.2.1.1.	Cadre stratigraphique et environnement sédimentaire.....	80
5.2.1.2.	La publication de Dart et le contexte intellectuel de 1925.....	81
5.2.2.	Morphologie crânienne : une mosaïque de caractères	81

5.2.2.1.	Morphologie faciale et maxillaire.....	81
5.2.2.2.	Mandibule et symphyse.....	83
5.2.2.3	Base du crâne et posture	83
5.2.3.	Volume endocrânien et proportions cérébrales	84
5.2.4.	Dentition déciduale : caractères morphologiques et fonctionnels.....	84
5.2.4.1.	Usure et alimentation	84
5.2.4.2.	Réduction des canines et absence de système d'aiguisage.....	85
5.2.5.	Premières molaires permanentes et morphologie occlusale	85
5.2.6.	Développement dentaire et âge au décès	85
5.2.7.	Histoire de vie	86
5.2.8.	Conclusion	86
5.3.	L'enfant australopithèque de Dikika	87
5.3.1.	Cadre géographique, contexte de recherche	87
5.3.1.1.	La région de Dikika et les objectifs des recherches	87
5.3.1.2.	Identité du fossile, caractère exceptionnel et enjeux pour l'étude de la croissance	87
5.3.2.	Contexte de découverte, récupération et préparation	87
5.3.2.1.	Découverte	87
5.3.3.	État de conservation du crâne et du squelette associé	88
5.3.3.1.	Intégrité crânienne et accès à l'endocaste naturel	88
5.3.3.2.	Mandibule en articulation et conséquences des micro-déplacements	88
5.3.3.3.	Éléments rares conservés et état de la dentition	88
5.3.4.	Estimation de l'âge au décès et du sexe.....	88
5.3.4.1.	Indicateurs dentaires observés au moment de la mort	88
5.3.4.2.	Indices utilisés pour déterminer le sexe.....	89
5.3.5.	Morphologie crânienne comparative	89
5.3.5.1.	Proportions faciales et prognathisme	89
5.3.5.2.	Volume endocrânien, limites de mesure et estimations alternatives.....	90
5.3.5.3.	Pourcentage de volume adulte atteint et chevauchement des trajectoires.....	90
5.3.6.	Mandibule et caractères comparatifs	91
5.3.6.1.	Ressemblances avec les juvéniles d' <i>Australopithecus afarensis</i>	91
5.3.6.2.	Foramen mentonnier et position le long du corps mandibulaire.....	91
5.3.7.	Dentition déciduale et morphologie détaillée.....	91
5.3.7.1.	Incisives déciduales	91
5.3.7.2.	Canines déciduales.....	91
5.3.7.3.	Première molaire déciduale et contraste avec les grands singes	92
5.3.7.4.	Synthèse crânio-dentaire et attribution à <i>Australopithecus afarensis</i>	92
5.3.8.	Développement des dents permanentes	92
5.3.9.	Locomotion et mosaïque post-crânienne	92
5.3.9.1.	Indices de bipédie	92
5.3.9.2.	Indices d'aptitudes arboricoles.....	92
5.3.10.	Implications pour la croissance cérébrale, la durée de dépendance et l'histoire de vie. 93	
5.3.10.1.	Chevauchement entre trajectoires de grands singes africains et humains modernes	
5.3.10.2.	Hypothèse d'une croissance cérébrale absolue plus lente chez <i>Australopithecus afarensis</i>	
5.3.10.3.	Conséquences possibles sur la dépendance infantile	93
5.3.11.	Conclusion	93
6.	Conclusion	95
7.	Bibliographie	97
8.	Liste des figures.....	101
9.	Liste des tableaux	103

1. Introduction

La croissance et le développement occupent une place centrale dans l'étude de l'évolution des êtres vivants. Ces processus jouent un rôle fondamental dans l'organisation des trajectoires biologiques au cours du cycle de vie.

La croissance correspond à l'ensemble des modifications physiques mesurables qui surviennent au cours du développement d'un organisme. Elle s'organise de manière ordonnée et constante et constitue un processus biologique fondamental permettant à un organisme d'atteindre sa maturité fonctionnelle et reproductive. Ce processus comprend la croissance cellulaire et tissulaire ainsi que l'accroissement de la taille de l'organisme. Les mécanismes en lien avec la croissance varient entre les différentes espèces et dépendent de nombreux facteurs, notamment des facteurs génétiques, environnementaux et psychologiques. L'étude des trajectoires biologiques et du cycle de vie permet de comprendre comment les organismes acquièrent progressivement leurs caractéristiques physiologiques, fonctionnelles et morphologiques. Cette approche permet également de comparer les stratégies de développement entre les différentes espèces ou lignées évolutives au sein d'un groupe phylogénétique.

Chez les primates, et notamment chez les humains, le développement est structuré par une succession de stades biologiques qui s'inscrivent dans un cycle de vie caractérisé par des rythmes et des durées variables selon les espèces. Cependant, le cycle de vie des humains se distingue par plusieurs particularités majeures : une croissance relativement lente, une enfance prolongée et une période juvénile plus longue que chez les autres primates [1].

Afin de comprendre les particularités évolutives des humains, il semble essentiel de s'intéresser aux espèces qui lui sont le plus étroitement apparentées et qui appartiennent à la famille des hominidés, soit les grands singes actuels et fossiles. Les humains modernes s'inscrivent, en effet, dans la lignée évolutive des hominidés. Ce groupe comprend plusieurs lignées apparentées, parmi lesquelles figurent les chimpanzés, les bonobos, les gorilles et les orangs-outans. D'un point de vue taxonomique, les plus proches parents vivants des humains appartiennent au genre *Pan*, représenté par le chimpanzé commun (*Pan troglodytes*) et le bonobo (*Pan paniscus*) [5]. Cette proximité phylogénétique implique l'existence d'un ancêtre commun relativement récent, à partir duquel se sont différenciées des trajectoires évolutives sur les plans morphologique, comportemental et développemental.

Les grands singes présentent de nombreuses similitudes morphologiques et biologiques avec les humains, néanmoins ils se distinguent par des modifications considérables dans les rythmes de croissance, la durée des étapes de développement et l'organisation du cycle de vie.

Dans ce contexte, l'analyse du complexe crânio-facial et dentaire constitue un point essentiel, car la dentition représente un indicateur majeur du développement biologique. En effet, les dents enregistrent de manière relativement précise les rythmes de croissance et les processus de maturation, tout en présentant une excellente conservation. Le développement dentaire représente ainsi un outil essentiel pour estimer l'âge au décès des individus immatures et pour reconstruire les trajectoires de croissance des espèces disparues.

Cette approche est particulièrement importante en paléoanthropologie, où les fossiles juvéniles jouent un rôle déterminant pour comprendre l'évolution de l'histoire de vie des hominines (qui regroupent *Homo sapiens* et tous les fossiles de leur lignée). Bien que ces fossiles soient relativement rares, ils fournissent des informations précieuses sur les rythmes de croissance, la maturation squelettique et la durée des différentes étapes du développement. Dans cette perspective, l'étude comparative du développement dentaire chez les humains, les grands singes et les hominines fossiles permet d'éclairer les transformations évolutives ayant conduit à l'émergence du cycle de vie humain moderne.

Ce travail de thèse est donc consacré à l'étude de l'évolution de la croissance des hominidés. Il a deux objectifs principaux :

- Réaliser une synthèse des connaissances actuelles sur les stades de croissance (généraux et dentaires) des hominidés actuels (humains, chimpanzés, gorilles et orang-outans).
- Montrer les avantages et les difficultés d'interprétation du registre fossile, à travers trois spécimens emblématiques en paléoanthropologie : le Turkana Boy, l'enfant de Taung et celui de Dikika.

2. Développement ontogénétique et histoire de vie chez les primates

2.1. Classification et chronologie générales des stades de développement

Chez les primates, comme chez l'ensemble des mammifères, le développement et la croissance postnatale s'articulent selon une séquence ordonnée de stades biologiques, qui sont définis par des critères physiologiques, comportementaux et morphologiques. Ces stades qui commencent dès la gestation et vont jusqu'à l'âge adulte s'inscrivent dans un cadre ontogénique relativement conservé chronologiquement, dont la durée, la dynamique et les fonctions évolutives varient selon les différentes lignées [1].

Cette classification générale permettra de situer les humains modernes dans un cadre évolutif large, en mettant en évidence à la fois les continuités et les divergences. L'identification et la délimitation de ces stades sont essentiels pour toute étude paléoanthropologique ou comparative, afin d'étudier l'évolution des trajectoires de croissance au sein de la lignée humaine.

Le développement d'un individu, de sa conception à sa mort, suit une succession d'étapes biologiques, fonctionnelles et comportementales qui forment ce que l'on appelle des stades de développement. Un stade correspond à une phase relativement cohérente et distincte de l'ontogenèse, caractérisée par un ensemble de transformations physiologiques, morphologiques et cognitives propres à une période donnée du cycle de vie (figure 1).

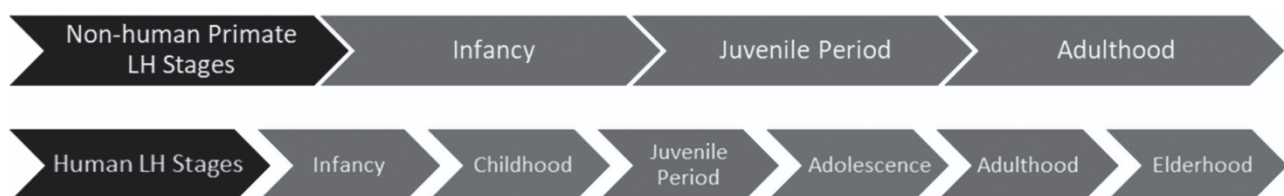


Figure 1: Comparaison des stades de l'histoire de vie chez les primates non humains et chez les humains [38].

Cette succession de stades permet d'ordonner le déroulement du développement individuel en segments significatifs : gestation, dépendance maternelle, autonomie progressive, maturation sexuelle puis vieillissement. La classification en stades offre ainsi un cadre analytique primordial pour comparer les trajectoires de croissance entre espèces, en tenant compte des différences de rythme et d'investissement parental [1].

2.1.1. Stade prénatal

Le stade prénatal des primates est parfois similaire à celui des autres mammifères. Il comprend les stades embryonnaire et fœtal, en résumé il s'étend de la fécondation jusqu'à la naissance. La durée de ce stade varie selon les espèces, mais elle est généralement plus longue chez les grands singes et les humains modernes par rapport aux petits primates.

Ce stade est défini par plusieurs caractéristiques comme la formation des organes, la mise en place du système nerveux accompagnée d'une croissance cérébrale importante et la formation des bourgeons dentaires. Durant cette période la croissance somatique est rapide [1]. Chez les primates, la durée de la gestation est en lien avec la taille du cerveau à la naissance ainsi que la stratégie reproductive.

Ce stade est plus long chez les humains modernes : environ 280 jours contre 230 jours pour les chimpanzés, 255 jours pour les gorilles ou 245 jours pour les orangs-outans. Les nouveau-nés humains sont, malgré cette période plus longue de gestation, à un stade développemental moins avancé que les autres hominidés mais les contraintes liées à l'accouchement (notamment concernant la taille du cerveau et donc de la tête) limitent la prolongation de cette période prénatale.

2.1.2. Stade néonatal

Le stade néonatal suit immédiatement la naissance. Chez les primates, cette période est marquée par une grande dépendance du nouveau-né à sa mère, en particulier pour l'alimentation et la protection. La naissance marque le début de l'indépendance vis-à-vis du développement maternel. Des soins maternels constants sont nécessaires car les capacités motrices du nouveau-né sont souvent peu développées. Le nouveau-né commence son adaptation à la vie extra-utérine [1].

Chez les humains modernes, le nouveau-né présente une très grande immaturité motrice et neurologique, il est donc totalement dépendant. Durant ce stade il n'y a aucune éruption dentaire, mais les follicules dentaires sont en développement. Certains primates comme le chimpanzé possèdent plus de capacités motrices à la naissance. Ce stade peut durer de quelques semaines à quelques mois en fonction de l'espèce.

2.1.3. Stade infantile

Le stade infantile commence après la période néonatale et dure généralement jusqu'à environ 2 à 3 ans, il s'étend généralement jusqu'au sevrage alimentaire. Au cours de cette période le primate commence à se développer rapidement, gagner en autonomie et interagir davantage avec son environnement.

Ce stade est essentiel pour l'acquisition de compétences motrices basiques et pour le développement des interactions sociales initiales avec les membres du groupe [1]. Ce stade est marqué par un allaitement maternel, une croissance corporelle rapide ainsi que par le développement cognitif et moteur et par le début de l'éruption des dents déciduales : la dépendance maternelle persiste selon les espèces.

2.1.4. Stade juvénile

Le stade juvénile commence à la fin du sevrage alimentaire et dure jusqu'au début de la puberté. Il est caractérisé par un ralentissement de la croissance somatique par rapport aux stades précédents, mais les individus continuent à se développer physiquement et à affiner leurs comportements sociaux, notamment par un apprentissage social intensif à travers les jeux ou l'exploration. Il existe une maturation des fonctions cognitives et chez les humains modernes ce stade est prolongé par rapport aux autres primates.

Une des particularités de ce stade est le début de la mise en place de la dentition permanente avec l'éruption de la première molaire permanente. Les jeunes primates commencent à jouer un rôle plus actif dans leur groupe social et à apprendre les règles sociales, comme les comportements de communication et de hiérarchie.

2.1.5. Stade pubertaire-adolescence

Le stade pubertaire marque le début de la maturation sexuelle et de l'apparition des caractères sexuels secondaires. Il s'étend de l'apparition des signes de la puberté avec les changements hormonaux et la maturation du système reproducteur jusqu'à la maturité sexuelle [1]. Durant ce stade, la croissance somatique reprend et accélère et un pic de croissance pubertaire est constaté chez certains primates, c'est une période de modifications hormonales profondes. L'éruption des dents permanentes continue.

Chez les grands singes, ce stade est marqué par un développement physique plus lent comparé à celui des humains, avec une puberté souvent moins marquée. La période post-pubertaire est une phase où les primates continuent à se développer sur le plan physique, bien que la majorité de leur croissance soit terminée. Elle peut durer plusieurs années, selon l'espèce. Chez les humains modernes, l'adolescence est prolongée alors qu'elle est absente ou réduite chez de nombreux primates.

2.1.6. Stade adulte

Le stade adulte commence à partir de la maturité sexuelle complète jusqu'à la sénescence. Pendant ce stade l'individu a atteint sa taille adulte et ses caractéristiques sexuelles sont pleinement développées, il est capable de se reproduire. La maturation psychologique et sociale est avancée et les rôles parentaux se développent. Selon les espèces, certains primates peuvent continuer à se développer à un rythme beaucoup plus lent. Chez certains grands singes, comme le gorille ou l'orang-outan, il peut y avoir une légère croissance post-adulte dans des régions spécifiques du corps, mais généralement, cette phase est marquée par un maintien de la taille et du poids atteints à la fin de la puberté. Il existe plusieurs sous-stades :

- *Jeune adulte* : marque le début de la reproduction.
- *Adulte mature* : stabilisation des fonctions et stabilisation physiologique.
- *Adulte âgé / sénescence* : déclin progressif parfois accompagné d'une phase post-reproductive comme chez la femme qui correspond à la ménopause. La ménopause est un phénomène rare chez les primates non humains.

2.2. Caractéristiques des stades de développement chez les humains

Contrairement au système de trimestres largement utilisé *in utero*, plusieurs méthodes ont été proposées pour diviser la vie après la naissance en stades distincts (figure 2).

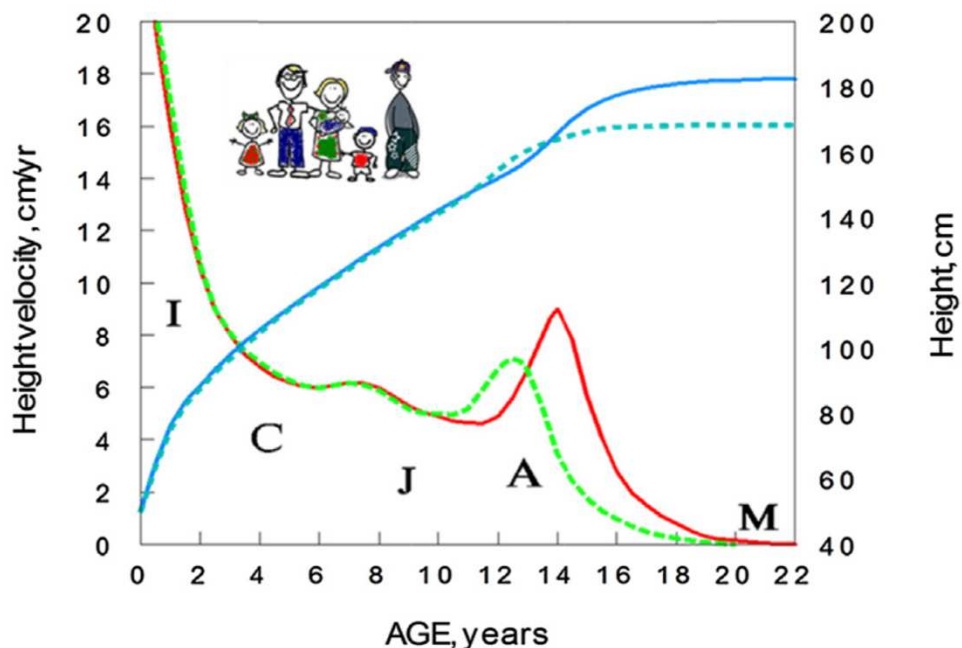


Figure 2: Courbes de distance et de vitesse de croissance staturale au cours du développement humain [37]. Les lignes continues correspondent aux garçons et les lignes pointillées aux filles. Les différents stades du développement postnatal sont représentés par les lettres : I = infancy (petite enfance), C = childhood (enfance), J = juvenility (phase juvénile), A = adolescence et M = mature adult (adulte mature). L'axe des ordonnées de droite représente la taille atteinte en fonction de l'âge, tandis que l'axe de gauche indique la vitesse de croissance.

La figure 2 montre que la croissance staturale est particulièrement rapide durant la petite enfance puis ralentit progressivement au cours de l'enfance et de la phase juvénile, avant de présenter une accélération marquée à l'adolescence correspondant au pic de croissance pubertaire. La croissance staturale diminue ensuite progressivement jusqu'à l'âge adulte.

Chaque étape peut également être définie par l'évolution d'un système biologique donné : la dentition, les changements liés aux méthodes d'alimentation, aux compétences physiques et mentales, ainsi qu'à la maturation du système reproducteur et du comportement sexuel. Quand on observe les courbes de croissance et de développement de ces différents systèmes de l'organisme, ils présentent des trajectoires parfois très différentes (figure 3). Le neurodéveloppement est par exemple beaucoup plus précoce, alors que le développement du système sexuel est, quant à lui, beaucoup plus tardif que la croissance staturale.

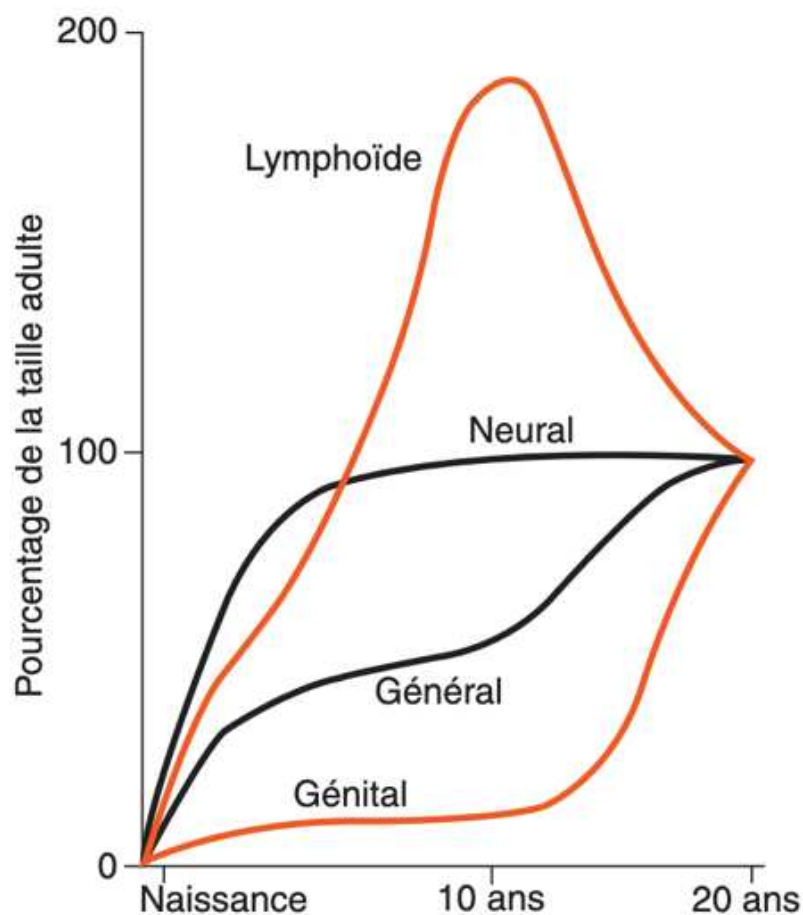


Figure 3: Variations des volumes de différents systèmes biologiques [40].

2.2.1. Stade prénatal

Le stade prénatal commence avec la fécondation. Au cours du premier semestre de la grossesse, la multiplication cellulaire est entamée. Ce premier semestre est consacré à l'organogenèse [1]. À la fin du deuxième trimestre, la différenciation cellulaire en organes et tissus est presque achevée, l'embryon devient alors un fœtus. Lors du troisième trimestre, le poids du fœtus augmente rapidement et la maturation des systèmes physiologiques continue afin de préparer le fœtus à la transition vers la vie extra-utérine.

Les proportions corporelles au cours de la vie fœtale changent rapidement. Lors du deuxième mois de grossesse, la tête représente la moitié de la taille de l'embryon. Ensuite au cinquième mois, la tête représente un tiers de la taille du fœtus et au dernier mois elle correspond à un quart.

2.2.2. Stade néonatal

Chez les humains, le stade néonatal débute à la naissance et se termine au 28^e jour et représente une période de transition critique. Le nouveau-né passe d'un environnement liquide à gazeux. En effet, le nourrisson se retrouve séparé de l'apport en oxygène et des nutriments qui étaient fournis par le sang de sa mère à travers le placenta [1]. Cette période de dépendance maternelle marque l'adaptation extra-utérine des systèmes cardiovasculaire, digestif, excréteur et pulmonaire. Le nouveau-né réagit aux sons humains, en particulier à la voix maternelle. Ce phénomène est lié au lien social et à l'instinct de communication précoce. Le besoin d'attachement est essentiel pour la survie et le développement émotionnel du nourrisson et s'oriente vers la mère ou vers les figures parentales.

Au cours de ce stade, les capacités cognitives du nouveau-né sont limitées mais il commence à enregistrer des informations sensorielles (vocales, tactiles, olfactives), ce qui lui permettra d'apprendre et de reconnaître des stimuli. La majorité des sens sont actifs et fonctionnels, le nourrisson préfère le goût sucré et il est apte à distinguer l'odeur du lait maternel de la mère. Les réflexes orientent l'attention du nouveau-né vers les sons et la lumière, en effet les compétences motrices de ce dernier se caractérisent par des comportements innés automatiques à ce stade.

Le nouveau-né a tendance à suivre les visages humains plus que d'autres objets à de courtes distances car il possède une vision optimale à une distance d'environ 19 centimètres. Il est possible d'illustrer cela en prenant pour exemple la distance entre les visages lors de l'allaitement [1]. À la naissance, la tête représente environ 25% de la longueur totale du corps puis progressivement quand l'enfant grandit, cette proportion diminue. À 5 ans, la tête ne représente plus que 20% de la longueur totale du corps (figure 4).

Le corps d'un nouveau-né humain est relativement grand car il contient un grand réservoir de graisse. Le réservoir de graisse humain permet non seulement de survivre pendant les premiers jours après la naissance, mais aussi de stimuler une croissance rapide du cerveau.

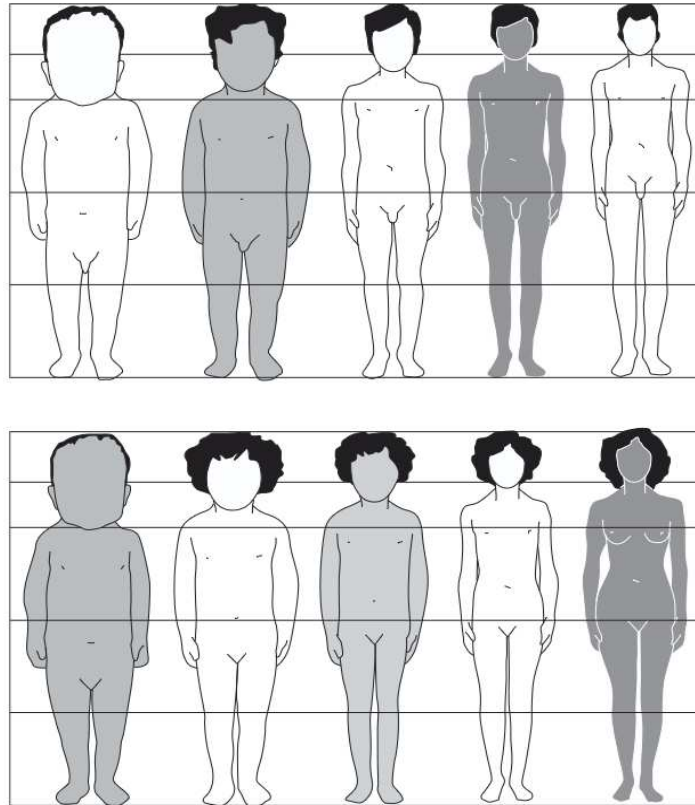


Figure 4 : Évolution des proportions corporelles au cours de la croissance humaine après la naissance, qui illustre bien la différence de trajectoire de croissance entre la tête et le reste du corps. On nomme ce phénomène allométrie de croissance [39].

Trevathan et Rosenberg (2016) caractérisent « l'altricialité » du nouveau-né humain par le fait d'avoir un corps relativement grand par rapport aux autres grands singes, un petit cerveau par rapport à l'adulte humain et une période prolongée d'immaturité motrice extrême par rapport aux nouveau-nés des autres grands singes. Ces trois traits constituent une combinaison inhabituelle pour un nouveau-né de primate. Les chimpanzés, les gorilles et les orangs-outans sont à l'inverse qualifiés de « précoces » car leurs nouveau-nés sont beaucoup plus autonomes à la naissance.

2.2.3. Stade infantile ou de la petite enfance

Le stade infantile chez les humains commence dès le deuxième mois de vie du nouveau-né et se termine à la fin de la période d'allaitement. La durée de l'allaitement varie mais elle dure en moyenne entre 30 et 36 mois.

Lors de ce stade, la croissance ainsi que le développement moteur, sensoriel et le développement cognitif sont relativement rapides avec de nombreuses étapes de développement en physiologie mais une décélération progressive est observée [1]. Ce stade se divise en deux parties : le stade infantile précoce et le stade infantile tardif.

2.2.3.1. Stade infantile précoce

Le stade infantile précoce se déroule du 2^e au 12^e mois et se traduit par l'éruption de certaines dents lactéales. À la fin de cette phase, donc vers 12 mois, l'enfant commence à développer la marche bipède.

L'alimentation se fait essentiellement par allaitement total ou partiel ou avec du lait en poudre, puis progressivement des aliments complémentaires vont être ajoutés entre 6 et 12 mois. Un apprentissage des premières compétences motrices est constaté avec un entraînement des systèmes sensoriels et des relations sociales [1].

2.2.3.2. Stade infantile tardif

Le stade infantile tardif commence vers le 12^e mois et s'achève entre le 30^e et le 36^e mois. Il se termine lorsque l'éruption des dents lactéales est complète et que le sevrage est réalisé. L'éruption de toutes les dents de lait permet à l'enfant de passer de la dépendance à l'allaitement à une alimentation constituée d'aliments solides ou mixés. Les compétences verbales se développent en lien étroit avec le développement social et cognitif qui est plus intense, les nourrissons imitent alors les actions des adultes. Ils commencent à exprimer plus clairement leurs désirs et leurs besoins, par exemple en montrant du doigt un objet ou en utilisant des gestes pour demander de l'aide.

Vers l'âge de 12 mois, le début de la "théorie de l'esprit" se développe, c'est la capacité à comprendre que les autres ont des pensées, des désirs et des intentions qui sont différents des siens. Au fur et à mesure de l'acquisition de cette compétence, les enfants apprennent à ajuster leurs actions et comportements selon les attentes sociales et émotionnelles des autres.

Au cours de cette période, les capacités motrices de l'enfant se traduisent par la capacité de marcher facilement en avant et en arrière. Il commence différents apprentissages comme compter, trier des objets par forme et couleur, il sait prononcer plus de 250 mots, souvent dans des phrases de 5 à 6 mots et raconter des histoires avec des éléments fictifs et imaginaires [1]. Le développement du squelette, des muscles et du système nerveux explique ces avancées motrices et cognitives.

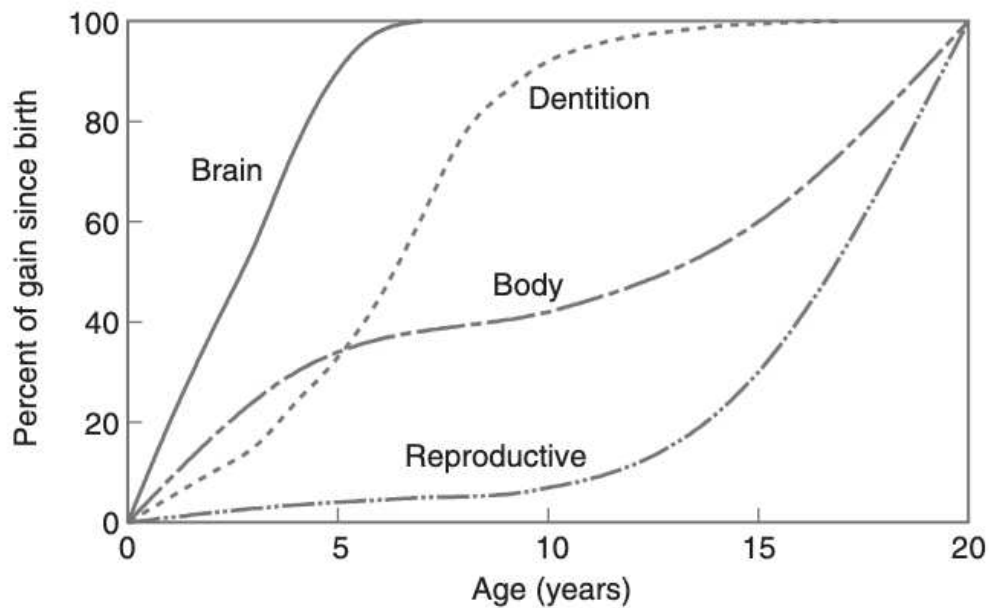


Figure 5 : Évolution des rythmes de croissance des différents tissus au cours du développement humain [39].

Il existe des différences de rythme de croissance entre le cerveau, la dentition, la croissance corporelle générale et les tissus reproducteurs au cours du développement humain. La croissance cérébrale est particulièrement rapide durant les premières années de vie, tandis que la maturation dentaire suit une progression plus prolongée. La croissance des tissus reproducteurs reste faible durant l'enfance avant d'augmenter fortement à la puberté. Le cerveau humain croît plus rapidement durant la petite enfance que presque tous les autres tissus ou organes du corps (figure 5).

2.2.4. Stade de l'enfance

Le stade de l'enfance s'étend de 3 ans à 7 ans. Le taux de croissance global est modéré durant ce stade, cependant le taux de croissance cérébrale et la synaptogenèse sont relativement rapides. En effet, à la fin de cette phase, la croissance du volume cérébral est presque achevée. Il y a une amélioration du langage avec une acquisition de vocabulaire et un allongement de la longueur des phrases. Les contraintes liées à l'immaturité de la dentition et à un système digestif réduit induisent la nécessité d'avoir un régime alimentaire adapté à l'enfant avec des aliments faciles à mâcher et à avaler.

Le cerveau de l'enfant humain est grand et actif, presque deux fois plus grand que celui d'un chimpanzé adulte, cela exige que ce régime soit dense en énergie, en lipides et en protéines [1]. La fin du stade de l'enfance se traduit par l'éruption de la première molaire permanente ainsi que des incisives permanentes. Il y a une plus grande indépendance pour l'alimentation ainsi que pour les soins personnels.

2.2.5. Stade juvénile

Le stade juvénile a lieu de 7 à 9 ans chez les deux sexes. Le taux de croissance est plus lent que précédemment. La marche bipède a la même efficacité énergétique que chez un adulte. L'enfant a acquis assez de capacités pour se nourrir seul. Une transition cognitive est constatée au cours du stade juvénile chez les humains et elle aboutit à l'apprentissage ainsi qu'à la pratique des compétences sociales et économiques notamment grâce à la scolarité.

La croissance pendant la période juvénile est généralement prédictible et stable. À ce stade du développement, l'enfant devient plus capable d'adopter un régime alimentaire de type adulte sur le plan dentaire. De plus, les besoins nutritionnels pour le maintien et la croissance du cerveau et du corps diminuent à moins de 50% des besoins énergétiques totaux [1].

2.2.6. Stade de la puberté

Un changement neuroendocrinien dans le système reproducteur intervient entre 9 et 10 ans, les signes somatiques apparaissent chez les filles à 11 ans et chez les garçons à 11,6 ans. En moyenne, le début de la croissance pubertaire chez la fille se situe entre 10 et 11 ans et entre 11 et 14 ans chez les garçons.

Au cours de la puberté des changements dans le système neuroendocrinien se développent : il y a un événement qui influence la régulation de l'axe hypothalamo-hypophysaire-gonadique, passant du retour négatif au retour positif des hormones stéroïdes sexuelles. Cela entraîne une augmentation massive de la sécrétion des hormones sexuelles [1]. Les premiers signes des caractères sexuels secondaires apparaissent comme l'augmentation de la densité des poils pubiens ou axillaires et le développement du bourgeon mammaire chez les filles. Chez les garçons cela se caractérise par des changements génitaux.

Le taux de croissance du cerveau diminue en termes de volume, cependant l'organisation cognitive continue. Dans les pays post-industriels, la plupart des jeunes sont scolarisés, c'est un lieu qui permet d'intensifier leurs amitiés et activités sociales. Concernant le langage, des améliorations supplémentaires en syntaxe sont observées. Il y a une augmentation de la capacité respiratoire en parlant et de nouvelles améliorations de la fluidité du discours.

2.2.7. Stade de l'adolescence

Le stade de l'adolescence se déroule de 11 à 18 ans chez les filles et de 12 à 22 ans chez les garçons.

Les caractères sexuels secondaires continuent de se développer et durant cette période il y a un pic (« spurt ») de croissance concernant la taille et le poids. Il existe un approfondissement de l'intérêt et de la pratique des activités sportives, sociales, économiques et sexuelles adultes, qui engendrent de nombreux questionnements. Il est admis que certaines utilisations du langage changent et que certains comportements à risque se développent [1]. L'adolescence se divise en deux parties : la première partie est la période de *pré-fertilité* et la seconde se nomme la période de *fécondité*.

2.2.7.1. Période de pré-fertilité

Chez les filles la période de pré-fertilité se produit entre 11 et 13 ans et la fin de cette période est marquée par la « ménarche » (i.e. âge des premières règles). Chez les garçons cette période arrive entre 12 et 13 ans et la fin se caractérise par la « spermarche ».

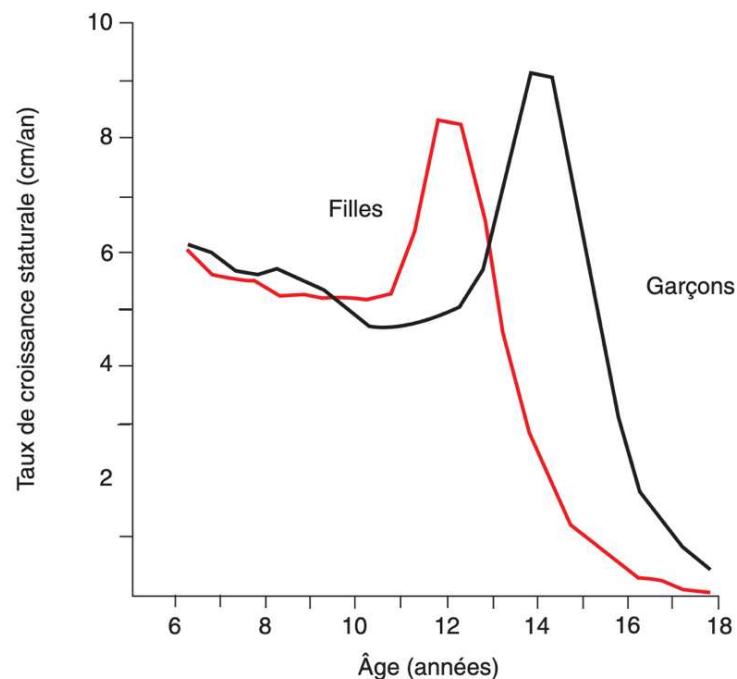


Figure 6 : Comparaison des vitesses de croissance staturale chez les filles et les garçons au cours de l'enfance et de l'adolescence avec le pic pubertaire bien visible [40].

Chez les filles, le pic de croissance pubertaire survient plus précocement, autour de 12 ans, tandis qu'il apparaît plus tardivement chez les garçons, vers 14 ans, avec une intensité plus importante. Après ce pic, le taux de croissance diminue progressivement jusqu'à l'arrêt de la croissance staturale à la fin de l'adolescence. Cette différence traduit le décalage de maturation biologique entre les deux sexes. Une augmentation de la vitesse de croissance staturale et pondérale jusqu'au pic de

vitesse de croissance est observée. Certains comportements juvéniles persistent mais avec des compétences accrues (figure 6).

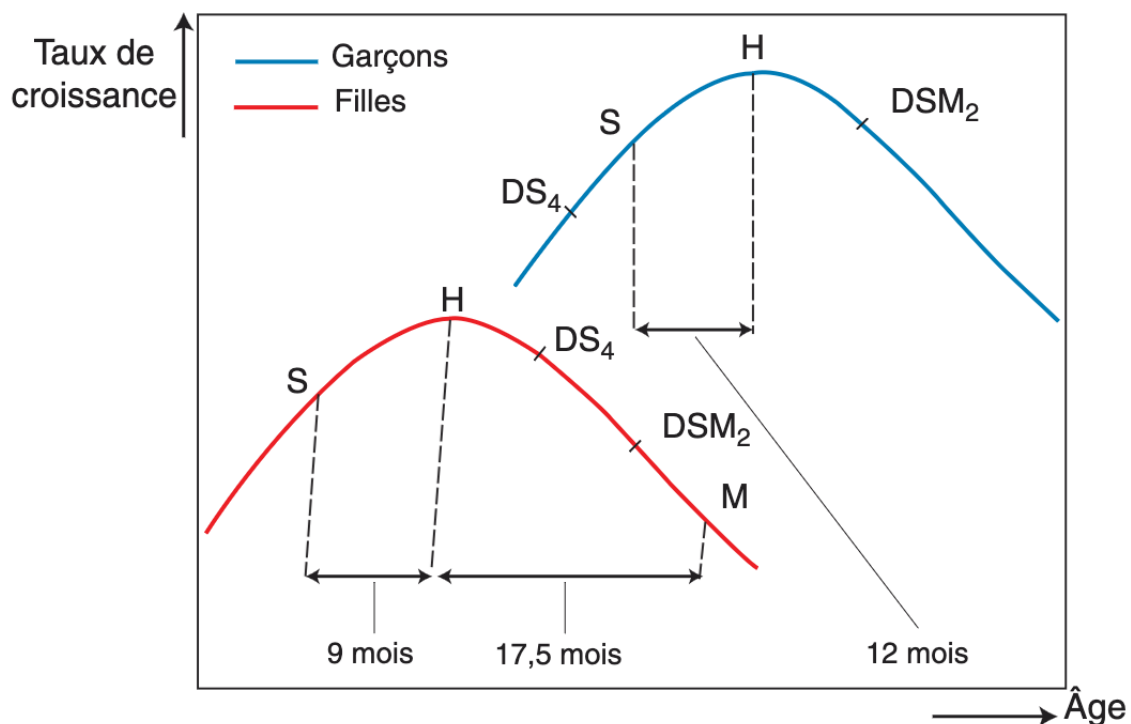


Figure 7: Relations entre le pic de croissance staturale, la maturation pubertaire et l'éruption des dents permanentes chez les filles et les garçons. H : pic de croissance staturale ; M : ménarche ; DS4 : apparition des prémolaires ou d'une canine permanente [40].

L'éruption des prémolaires, des canines et de la deuxième molaire permanente se produit au cours de la période pubertaire en parallèle du pic de croissance staturale et de la maturation somatique. Chez les filles, le pic de croissance survient en moyenne vers 12 ans, tandis qu'il apparaît plus tardivement chez les garçons, autour de 14 ans. L'apparition des prémolaires et des canines permanentes précède généralement ce pic de croissance, alors que l'éruption de la deuxième molaire permanente intervient après celui-ci (figure 7).

Chez les filles, la maturation pubertaire se poursuit encore environ 17,5 mois après le maximum de croissance staturale, alors qu'un décalage d'environ 12 mois est observé chez les garçons. Ces différences chronologiques traduisent une maturation osseuse et hormonale plus précoce chez les filles, tout en soulignant les relations étroites entre développement dentaire, croissance squelettique et maturation biologique au cours de l'adolescence (figure 7).

2.2.7.2. Période de fertilité

La période de fertilité commence à 13 ans chez les filles et à 14 ans chez les garçons, elle se termine à 18 ans pour les filles et 22 ans pour les garçons.

La vitesse de croissance en taille et en poids diminue, cependant la vitesse de prise de poids est variable. Chez les filles, la fertilité semble faible car il existerait environ 1 à 3 années d'ovulations irrégulières, on parle de phase de stérilité adolescente.

Les adolescents deviennent plus dépendants socialement et émotionnellement de leurs pairs. Le vocabulaire devient plus nuancé et des expressions idiomatiques (argot) sont utilisées. L'utilisation de l'humour, de la tromperie, de l'atténuation, de la négociation, de la persuasion et du sarcasme se développe. À la fin de ce stade, l'éruption des dents permanentes se termine avec la troisième molaire vers 18 ans.

2.2.8. Stade Adulte

Le stade adulte se divise en plusieurs parties :

- La période de pleine maturité également appelée l'âge de performance (généralement appelé « fitness ») maximale
- La période de déclin progressif
- La période de transition ou âge de dégénérescence
- La période de sénescence

2.2.8.1. La période de pleine maturité ou âge de performance maximale

Cette période commence vers 18 à 20 ans chez la femme et vers 20 à 23 ans chez l'homme et s'achève vers 30 à 35 ans chez les deux sexes.

Au cours de cette période le potentiel reproductif est optimal et maximal. On parle de performance maximale car les compétences linguistiques, physiques, cognitives, économiques et sociales sont à leur paroxysme. Toutes ces capacités sont pleinement appliquées dans la reproduction, le mariage, les soins aux descendants ainsi qu'au travail.

Les humains montrent alors une certaine résilience en cas de pathologies ou d'accidents.

2.2.8.2. La période de déclin progressif

Le déclin progressif commence vers 35 ans et se traduit par l'apparition des premiers signes de dégénérescence physique et biologique.

Les performances reproductives diminuent graduellement jusqu'à l'arrêt de la fertilité ; pour les hommes il y a une diminution de la quantité du sperme et pour les femmes la ménopause débute alors vers 50 ans.

Entre 35 et 50 ans, les femmes et les hommes restent globalement capables d'assurer des activités exigeant un effort physique et des fonctions cognitives complexes. Bien que l'on observe les premiers signes d'un déclin progressif de certaines capacités physiologiques et cognitives, celui-ci est généralement compensé par la mise en place de stratégies bio-comportementales comme l'optimisation de certains gestes, l'anticipation et une meilleure gestion de l'effort [1].

2.2.8.3. La période de transition ou âge de dégénérescence

Les différentes fonctions sont en déclin et s'accompagnent d'une diminution de la masse musculaire et osseuse ainsi que d'une diminution des fonctions cognitives. Le potentiel de réparation tissulaire et cellulaire devient réduit et le pourcentage de graisse corporelle augmente.

Afin de compenser et d'accepter cette période de transition les hommes et les femmes adoptent des stratégies d'investissements. Chez les femmes, cela peut s'exprimer par un investissement auprès des générations plus jeunes dans le but d'augmenter le succès reproductif indirect et le capital humain : ce phénomène se nomme « l'effet grand-mère ». Chez certains hommes ces stratégies se traduisent par une continuité de reproduction.

2.2.8.4. La période de sénescence

La période de sénescence est aussi appelée vieillissement mais elle n'apparaît pas au même moment chez tous les humains. Sur le plan biologique la diminution de la masse osseuse et musculaire s'accroît et il y a une diminution du pourcentage de graisse corporelle. Comme pour la période précédente, les capacités de réparation tissulaire ralentissent. Sur le plan socio-culturel et cognitif, les capacités physiques et cognitives ainsi que les stratégies compensatoires s'affaiblissent rapidement.

2.3. Caractéristiques des stades de développement des grands singes

2.3.1. Généralités

Chez les grands singes le développement postnatal se déroule selon une séquence de stades comparables à ceux de l'humain moderne cependant leur durée et leur signification évolutive sont différentes.

Comme chez tous les primates, ces stades sont définis par des critères biologiques tels que la croissance corporelle, le développement dentaire, la maturation sexuelle, l'indépendance alimentaire et sociale, ainsi que les changements cognitifs et comportementaux.

2.3.1.1. Une durée variable selon les différentes espèces

La durée des stades varie sensiblement entre les différentes espèces de grands singes, reflétant des stratégies de vie distinctes. Par exemple, les orangs-outans se distinguent par leur sevrage très tardif et une période juvénile exceptionnellement longue, liée à un fort investissement maternel et à une maturité sociale lente [1].

2.3.1.2. Une structure séquentielle conservée

Les grands singes traversent les grandes étapes classiques du développement : période prénatale, stade néonatal, stade infantile, juvénile, pubertaire et adulte. Mais tous les stades ne sont pas retrouvés chez tous les grands singes.

Le stade infantile est marqué par une dépendance étroite à la mère tant pour la locomotion que pour l'alimentation.

Le stade juvénile correspond à une phase d'exploration sociale et cognitive, souvent associée à un ralentissement de la croissance physique mais à un enrichissement comportemental prononcé.

Le stade pubertaire est moins étudié que chez les humains mais il est identifiable par l'activation hormonale et les premiers signes de maturation sexuelle, bien que cela ne soit pas retrouvé chez tous les grands singes.

Enfin, l'âge adulte se définit par la capacité à se reproduire mais aussi par la stabilisation des fonctions biologiques et sociales.

2.3.1.3. Développement dentaire et croissance somatique

Le développement dentaire constitue un repère majeur pour la définition des stades, notamment dans les études paléontologiques.

Les dents déciduales apparaissent généralement durant la première année de vie. L'éruption des premières molaires permanentes intervient entre 2 et 4 ans, ce qui coïncide souvent avec la fin du sevrage. Les deuxièmes molaires apparaissent durant la période juvénile. Les dents de sagesse sont corrélées à l'adolescence ou au début de la maturité sexuelle.

La croissance somatique, comprenant la taille et la masse corporelle, suit une courbe allométrique avec un pic de croissance pubertaire qui est plus marqué chez les mâles en particulier chez les gorilles et les orangs-outans où le dimorphisme sexuel est très fort.

2.3.1.4. Développement cognitif et social

Le développement chez les grands singes se traduit également par une progression des capacités sociales, cognitives et affectives notamment au cours du stade juvénile et du stade de l'adolescence. L'apprentissage par l'observation, la résolution de problèmes simples, la manipulation ou les jeux sociaux sont des comportements caractéristiques durant ces stades [2].

2.3.2. Caractéristiques des stades de développement chez le Gorille

2.3.2.1. Période prénatale

Le développement prénatal des gorilles suit le schéma traditionnel des mammifères. La durée de la gestation chez le gorille est d'environ 8,5 mois soit approximativement 255 jours, ce qui est légèrement plus court que pour un humain mais relativement long pour un primate. La période de gestation se termine par la naissance d'un gorille généralement de taille moyenne mais déjà bien formé en termes de développement organique [5].

2.3.2.2. Stade néonatal

Le stade néonatal chez les gorilles dure environ 1 mois. À la naissance, les gorilles sont totalement dépendants de leur mère pour la nutrition, la chaleur, et la protection : ils sont immatures. Les bébés gorilles naissent avec une capacité limitée à se mouvoir ainsi leur dépendance à la mère est totale.

2.3.2.3. Stade infantile

Le stade infantile dure jusqu'à environ 4 ans. Au cours de cette période, le gorille développe des capacités motrices primaires, telles que la capacité à se tenir debout, à se déplacer à quatre pattes ou à attraper des objets.

À partir de 6 mois, les gorilles commencent à explorer activement leur environnement. Ils sont toujours dépendants de leur mère pour l'alimentation qui se fait principalement par l'allaitement. À partir de 6 à 12 mois ils commencent à consommer des aliments solides. Cette période est cruciale pour l'apprentissage des comportements sociaux et des interactions avec les membres du groupe. Les gorilles passent du temps à jouer et à interagir avec leur mère et les autres membres du groupe.

Les nourrissons ont une tête proportionnellement large par rapport au tronc et possèdent un pelage très sombre. L'âge du sevrage du gorille est environ de 4,1 ans [5].

2.3.2.4. Stade juvénile

Le stade juvénile chez les gorilles dure environ de 4 à 7,5 ans. C'est une période marquée par une croissance continue mais moins rapide que pendant les stades précédents.

Les gorilles commencent à se déplacer davantage dans leur environnement et à interagir avec les autres membres du groupe. Ils acquièrent des comportements sociaux importants et commencent à imiter les adultes, en particulier dans la construction de nids et dans la recherche de nourriture [3].

Les jeunes gorilles sont encore dépendants de leur mère pour la protection et la sécurité mais ils commencent à jouer de manière plus indépendante avec leurs pairs.

À ce stade, les gorilles sont sevrés et peuvent survivre à la mort de leur mère car ils se nourrissent principalement par eux-mêmes. Les juvéniles sont parfois vus portés dorsalement sur le dos de leur mère et restent souvent à proximité immédiate d'elle.

Les mâles n'ont pas encore développé leur musculature massive ni la crête sagittale. Les premières molaires sont déjà en place et la dentition permanente est en cours d'éruption.

Le stade juvénile du gorille se caractérise par un jeu social intense qui contribue à l'apprentissage progressif des interactions hiérarchiques au sein du groupe. Sur le plan biologique, les premières molaires sont déjà en place et la dentition permanente est en cours d'éruption.

2.3.2.5. Stade sub-adulte

Le stade subadulte débute vers 7,5 ans et se termine à 10 ans chez les femelles et commence à 7,5 ans et s'achève à 11 ans chez les mâles. Les gorilles ont alors un corps élancé mais restent distinctement plus petits que les adultes. Ils sont désormais indépendants de leur mère.

Les gorilles commencent à exprimer certains caractères sexuels secondaires ainsi que des comportements typiques tels que l'indépendance vis-à-vis du groupe. Chez les mâles il y a une augmentation de l'agressivité et chez les femelles on peut observer de petits gonflements labiaux [12].

La période pubertaire chez les gorilles débute vers 7,5 ans pour les femelles mais commence plus tard chez les mâles soit environ vers 9 ans. Chez les gorilles, la puberté est caractérisée par l'apparition des caractéristiques sexuelles secondaires, en particulier avec l'augmentation de la taille des mâles et le développement de la crête sagittale.

Les femelles commencent à développer des traits sexuels secondaires comme les seins. Les mâles peuvent commencer à produire des sons de gorilles adultes et à se comporter de manière plus dominante, malgré le fait qu'ils ne soient pas encore totalement matures. C'est également une phase de forte croissance physique, la vitesse de croissance est plus lente comparée à celle des humains.

Après la puberté, le développement des gorilles adultes est relativement lent. Les mâles et les femelles peuvent continuer à croître jusqu'à environ 15 ans. Cependant, après l'âge de 10 ans, la croissance devient plus lente et les changements physiques sont moins prononcés. Les mâles gorilles subissent un changement notable avec l'apparition de la crête sagittale et un renforcement de leur structure musculaire et osseuse, ce qui marque leur pic de maturation. Les mâles deviennent plus dominants et commencent à prendre des rôles de meneurs dans leur groupe.

Les femelles atteignent leur maturité sexuelle vers 8 à 10 ans et commencent à avoir leur premier bébé à l'âge de 10 ans [5]. Après ce stade, leur croissance physique se stabilise, bien qu'elles continuent à vivre dans un état de relative stabilité physique tout au long de leur vie.

2.3.2.6. Stade adulte

2.3.2.6.1. Stade adulte chez la femelle

Après avoir atteint leur maturité sexuelle vers 10 ans, les femelles nullipares sont légèrement plus petites que les femelles ayant déjà mis bas et elles peuvent dans certains cas présenter de petits gonflements sexuels.

2.3.2.6.2. Stade adulte chez le mâle

2.3.2.6.2.1. Les mâles Blackbacks

Les mâles « blackbacks » sont des mâles qui sont dans la période subadulte ou jeune adulte, ils sont alors âgés de 11 à 14 ans. À ce stade, ils n'ont pas encore développé la selle argentée caractéristique des mâles dominants, nommée « silverback » [12].

Ils possèdent une morphologie plus robuste que celle des gorilles subadultes qui sont plus jeunes, mais leur taille et leur statut social demeurent inférieurs à ceux des silverbacks.

Les mâles blackbacks sont sexuellement matures et ils ont la capacité de manifester des comportements agressifs ou indépendants mais ils n'occupent traditionnellement pas de rôle dominant dans le groupe.

Un mâle blackback atteint ou dépasse la taille d'une femelle qui a déjà mis bas.

Les caractères sexuels secondaires augmentent : les poils sur les bras sont plus longs, une selle rougeâtre à brunâtre sur le dos, ainsi que des muscles cervicaux puissants apparaissent, mais ces signes ne sont pas encore complètement développés.

2.3.2.6.2.2. Le jeune mâle à dos argenté

Les jeunes mâles à dos argenté sont considérablement plus grands que les femelles ayant déjà mis bas et atteignent la taille corporelle adulte des mâles, ils ont entre 14 et 18 ans.

Les caractères sexuels secondaires ne sont pas encore totalement développés. La selle brunâtre devient grise cependant elle n'est pas encore complètement argentée. Les poils de cette selle sont beaucoup plus courts que chez les femelles adultes.

Leur crête sagittale n'est pas encore pleinement développée et ils ne présentent pas encore de ligne argentée marquée. Ces jeunes mâles déambulent souvent seuls.

2.3.2.6.2.3. Le mâle au dos argenté adulte

Chez le mâle adulte à dos argenté, les caractères sexuels secondaires sont pleinement exprimés. Il présente la majorité du temps une crête sagittale bien marquée et la coloration de sa selle fluctue entre le gris et l'argenté. Une ligne argentée très claire sur le ventre peut apparaître.

Chez les gorilles, le stade adulte est une période où la croissance physique est minimale. Les mâles dominants, ou dos argentés, règnent sur un groupe, et leurs rôles sociaux et reproducteurs sont essentiels à la structure du groupe. Les femelles continuent à se reproduire. Les gorilles adultes peuvent vivre jusqu'à 40-50 ans dans la nature, bien que leur durée de vie en captivité puisse être plus longue en raison des soins humains [3].

2.3.3. Caractéristiques des stades de développement chez l'orang-outan

L'orang-outan, genre *Pongo*, se distingue par la trajectoire de développement la plus lente de tous les primates non humains, surpassant même celle des chimpanzés ou des gorilles. Cette lenteur est associée à une stratégie reproductive très marquée par la néoténie, un investissement maternel exceptionnel ainsi qu'une maturation sociale et sexuelle tardive, en lien avec son mode de vie arboricole et semi-solitaire.

2.3.3.1. Stade néonatal

Le stade néonatal correspond aux premières semaines de vie après la naissance, il s'étend de la naissance jusqu'à environ 2 mois. C'est une période critique car elle est marquée par l'adaptation postnatale, avec une grande dépendance à la mère. Ce stade est caractérisé par des capacités sensorielles et motrices encore immatures et un attachement très fort à la mère pour survivre.

Le nouveau-né pèse entre 1,5 et 2 kilogrammes. Ses muscles sont peu développés mais il possède déjà un réflexe de préhension puissant qui lui permet de s'accrocher au pelage de sa mère pour se mouvoir.

Il est porté en permanence par sa mère, il est accroché à son ventre ou sur son dos, ce qui constitue un mode de locomotion crucial en raison de la fragilité et de la dépendance physique du jeune.

Le bébé est allaité régulièrement sans avoir un rythme fixe, ce qui permet de stimuler sa croissance. La mère prodigue des soins constants et le contact physique est essentiel pour la thermorégulation et le développement sensoriel du bébé.

Les capacités sensorielles comme la vue, l'odorat ou l'audition sont fonctionnelles, mais les interactions sociales sont limitées au contact visuel et à la communication émotionnelle avec la mère [5].

Il n'y a pas d'autres interactions sociales que les interactions maternelles. Les autres orangs-outans sont peu impliqués dans l'élevage du bébé, la structure sociale de l'orang-outan étant principalement solitaire. La mère reste l'unique source d'interaction.

2.3.3.2. Stade infantile

Après la période néonatale, l'orang-outan entre dans le stade infantile qui peut durer jusqu'à environ 6 à 8 ans.

Chez l'orang-outan l'allaitement est prolongé. Le sevrage commence progressivement au cours de cette période mais l'allaitement peut durer jusqu'à 7 à 8 ans. Cela représente un investissement maternel exceptionnel. Le sevrage s'effectue vers 7 ans [5].

Durant ses 2 à 3 premières années, l'orang-outan reste constamment avec sa mère, il est accroché à elle pendant ses déplacements, ce qui lui permet de s'adapter au mode de vie arboricole. Il commence à observer sa mère pour apprendre à manipuler les objets et à créer des abris dans les arbres.

2.3.3.3. Stade juvénile

Le stade juvénile correspond à une période de croissance physique, d'exploration et d'apprentissage chez l'orang-outan. Il commence vers 6 à 8 ans et s'achève vers 10 ans.

Le sevrage a progressé mais l'orang-outan reste encore proche de sa mère pendant plusieurs années. Le jeune commence à se nourrir seul et à explorer son environnement. Il observe et imite le comportement de sa mère et d'autres adultes pour apprendre les comportements alimentaires, sociaux et de construction de nids. La croissance ralentit avec une augmentation modérée de la taille et du poids.

2.3.3.4. Stade pubertaire

La puberté chez l'orang-outan est particulièrement longue et marquée par des différences entre mâles et femelles. Il s'étend de 10 ans à 15 ans.

La maturité sexuelle chez les femelles intervient généralement autour de 10 ans, mais elles commencent à se reproduire bien plus tard.

Durant cette période, il y a les mâles « non flangés » et les mâles « flangés ». Un mâle « non flangé » est un mâle qui a atteint la maturité sexuelle mais n'a pas encore développé les caractères sexuels secondaires ni de disques faciaux ou de vocalisations longues.

Les mâles peuvent rester « non flangés » (sans larges bourrelets jugaux) pendant plusieurs années avant d'atteindre le statut de mâle « flangé ». Cette maturation secondaire peut être socialement modulée.

La puberté s'étend vers l'âge de 15 ans et les mâles adultes développent des flanges et des vocalisations longues, c'est un signe distinctif de la maturité sexuelle.

2.3.3.5. Stade adulte

Le stade adulte chez l'orang-outan est marqué par la maturité sexuelle, mais aussi par une vie largement solitaire et un investissement parental majeur de la part des femelles.

Les femelles commencent à se reproduire vers 15 ans. Les mâles flangés établissent leur territoire et produisent des sons caractéristiques de l'espèce. Les femelles investissent un temps majeur dans l'élevage de leurs jeunes, avec des intervalles de reproduction longs, de 6 à 8 ans, en raison de l'allongement des stades de développement [5].

Le développement de l'orang-outan est exceptionnellement lent, avec un investissement maternel prolongé à travers des périodes infantile et juvénile étendues. Cette stratégie de développement lent est liée à son mode de vie arboricole solitaire, dans lequel la survie et la reproduction sont potentialisées par des périodes d'apprentissage étendues et un fort investissement parental.

Ces caractéristiques, bien que partagées avec certains autres grands singes, se distinguent par leur durée exceptionnelle et leur caractère profondément lié à l'environnement écologique de l'orang-outan.

2.3.4. Caractéristiques des stades de développement chez le chimpanzé

Le chimpanzé commun, *Pan troglodytes*, est l'un des primates non humains les plus proches des humains, tant par son comportement social que par ses capacités cognitives. Son développement postnatal est plus rapide que celui de l'orang-outan, avec des stades de maturation plus courts et une socialisation plus précoce.

Toutefois, comme pour l'orang-outan, chaque phase du développement est marquée par des étapes d'apprentissage et d'interaction avec l'environnement et les autres individus de son groupe social.

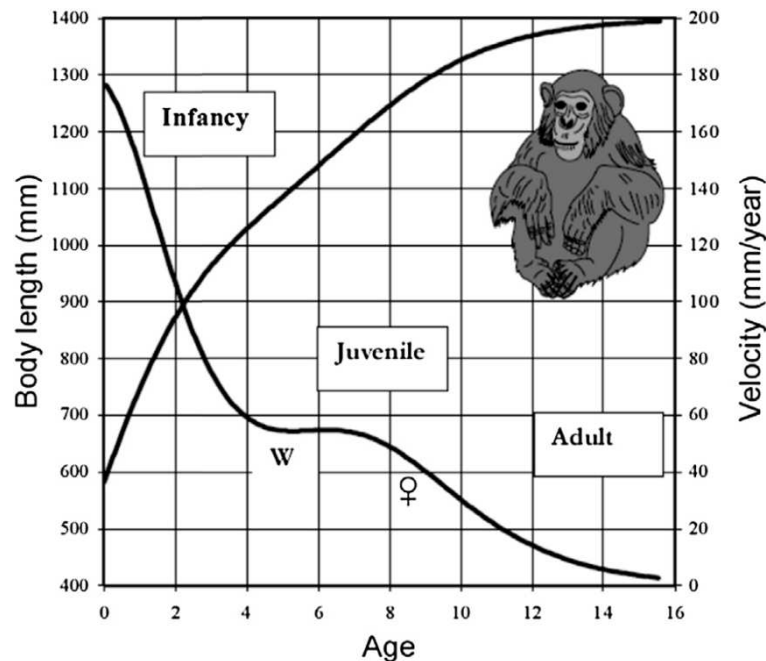


Figure 8: Courbes de distance et de vitesse de croissance corporelle chez le chimpanzé [37]. Cette figure présente les courbes de croissance staturale et de vitesse de croissance chez le chimpanzé. L'axe des ordonnées de gauche correspond à la longueur corporelle atteinte selon l'âge, tandis que l'axe de droite indique la vitesse de croissance. Les différentes phases du développement sont représentées par les stades infancy (petite enfance), juvenile (phase juvénile) et adult (âge adulte). Le sevrage est indiqué par la lettre W (weaning).

La croissance est très rapide durant l'enfance c'est-à-dire de la naissance jusqu'à environ 6 à 7 ans. La pente est alors très forte : la longueur corporelle double en quelques années (figure 8).

Entre 8 et 12 ans, la croissance se poursuit mais à un rythme ralenti. L'augmentation moyenne de la longueur corporelle pendant cette période est d'environ 11,7%. Cela correspond à une croissance résiduelle notable, ce qui montre que les chimpanzés de cet âge ne sont pas encore proches de la maturité squelettique.

Au-delà de 12 à 13 ans, la courbe se stabilise. La croissance se termine progressivement, atteignant un plateau autour de 14 et 15 ans.

2.3.4.1. Stade néonatal

Le stade néonatal chez le chimpanzé est similaire à celui de l'orang-outan, avec une dépendance totale à la mère et une immaturité physique et cognitive. Il s'étend de la naissance jusqu'à environ 2 mois. Le jeune chimpanzé est porté par sa mère et il

est accroché à son ventre ou à son dos, ce qui lui permet de se déplacer dans l'environnement de manière sécurisée.

L'allaitement représente une source importante de nutrition et de lien avec la mère [5].

Les capacités visuelles, auditives et olfactives sont fonctionnelles dès la naissance mais sont limitées. Les interactions se concentrent principalement sur le contact avec la mère.

2.3.4.2. Stade infantile

Le stade infantile chez le chimpanzé dure jusqu'à environ 4 à 5 ans. Il est marqué par des avancées notables dans le développement moteur et social. C'est une période où le chimpanzé apprend activement à interagir avec son environnement [6].

Le sevrage commence tôt mais il n'est complet qu'à partir de 4 ans (figure 2). Durant cette période, le jeune apprend à se nourrir de façon autonome, mais il continue de dépendre de sa mère pour se nourrir, surtout lors des déplacements [5].

Il apprend à marcher seul vers 9 mois mais la maîtrise de la brachiation (déplacement par les bras dans les arbres) prend plus de temps et arrive vers l'âge de 2 à 3 ans. Il commence à imiter les comportements des adultes, à participer à des jeux sociaux et à observer des activités comme la recherche de nourriture et la construction de nids.

Dès le début, le chimpanzé interagit avec d'autres membres du groupe. Ce stade est marqué par un apprentissage des comportements sociaux et des hiérarchies sociales au sein du groupe.

2.3.4.3. Stade juvénile

Le stade juvénile est une période d'affirmation sociale et de développement cognitif plus marqué. Cette phase débute vers 5 ans et s'étend jusqu'à 11 ans mais cela diverge selon les auteurs. Le chimpanzé devient plus indépendant mais il conserve une forte interaction avec sa mère et d'autres membres du groupe [6].

Le sevrage complet se fait généralement autour de 4 à 5 ans, mais le jeune chimpanzé reste dépendant de la mère pour l'enseignement de certaines compétences alimentaires et sociales [5].

Il entreprend la formation des liens sociaux avec d'autres jeunes du groupe. Il commence à jouer de manière plus complexe, engageant des interactions qui l'aident à comprendre les règles sociales et les hiérarchies. Il montre une grande curiosité en

imitant les comportements adultes et en explorant de manière plus active leur environnement.

La croissance physique devient plus rapide. La maturation sexuelle est encore loin mais la taille et la force du chimpanzé juvénile augmentent significativement.

2.3.4.4. Stade de maturation sexuelle

Les femelles commencent leur maturité sexuelle vers 7 à 8 ans mais ne se reproduisent pas immédiatement. Elles peuvent commencer à avoir leurs premières menstruations à cet âge. Elles atteignent la ménarche entre 10 et 12 ans. Les mâles commencent à devenir sexuellement matures vers 8 à 9 ans, mais la compétition sociale et la prise de dominance se développent davantage avec l'âge.

Les femelles peuvent commencer à se reproduire autour de 12 à 14, mais les mâles n'atteignent la maturité sexuelle complète généralement que vers 15 ans. Il y a des luttes de pouvoir entre les mâles, avec des comportements d'affirmation de statut au sein du groupe [5].

2.3.4.5. Stade adulte

Le stade adulte chez le chimpanzé est caractérisé par la maturité physique et sociale, avec des rôles reproductifs définis, ainsi qu'une position hiérarchique dans le groupe.

Les chimpanzés adultes sont pleinement capables de se reproduire. Les femelles ont un cycle menstruel régulier et les mâles commencent à établir des relations de dominance au sein du groupe.

Les mâles dominants adultes jouent un rôle clé dans la structuration sociale du groupe. Les mâles adultes peuvent devenir des meneurs, tandis que les femelles établissent des relations maternelles. L'âge moyen de la première naissance est d'environ 13,3 ans, ce qui est tardif pour un primate [5].

Le développement des chimpanzés, qui est plus rapide que celui des orang-outans, est le reflet d'une stratégie de vie fondée sur une socialisation précoce, des périodes de jeu et d'interaction renforcées, et une puberté plus précoce. Comme chez l'orang-outan, chaque étape du développement est marquée par l'apprentissage social, une forte dépendance à la mère durant l'enfance et une maturation sexuelle progressive, ce qui permet à ces primates de s'adapter à leur environnement complexe et social.

2.3.5. Caractéristiques des stades de développement chez le bonobo (*Pan paniscus*)

2.3.5.1. Stade néonatal

Le stade néonatal commence à la naissance et dure jusqu'à environ 2 mois. Le bonobo naît dans un état de dépendance totale vis-à-vis de sa mère. Il est porté en permanence et allaité. Le jeune bonobo a des réflexes innés, tels que la capacité de s'agripper à la mère. Le bonobo nouveau-né est totalement immobile et dépend entièrement de sa mère pour la nutrition et les soins.

2.3.5.2. Stade infantile

Le bonobo débute l'exploration de son environnement, il reste très dépendant de la mère pour l'alimentation d'abord par l'allaitement, puis avec l'alimentation solide et la protection. Ce stade se situe entre les 2 mois du bonobo et ses 3 ans.

Durant cette période, le bonobo commence à interagir plus activement avec sa mère, les autres membres du groupe et son environnement. Les interactions sociales sont une partie cruciale du développement, avec des jeux et des comportements sociaux qui émergent tôt.

Le sevrage commence généralement vers 3 ans mais la mère continue à prodiguer des soins affectifs et protecteurs jusqu'à ce que le jeune devienne plus autonome.

2.3.5.3. Stade juvénile

Chez le bonobo, le stade juvénile débute vers 3 ans et s'étend jusqu'à 6 ou 7 ans.

Il devient de plus en plus indépendant, apprend à se nourrir seul et à s'intégrer pleinement dans les interactions sociales du groupe. Les bonobos passent beaucoup de temps à jouer avec leurs pairs, ils développent des compétences sociales, notamment en matière de coopération, de partage, et d'interactions ludiques. Ces interactions jouent un rôle clé dans le développement de leur hiérarchie sociale future.

Les comportements sociaux émergent et les jeunes bonobos commencent à comprendre les dynamiques de pouvoir et de hiérarchie au sein du groupe.

2.3.5.4. Stade de l'adolescence

À partir de l'âge de 7 ans jusqu'à 12 ans, les maturations physiques s'opèrent, bien que les femelles puissent atteindre la maturité plus tôt que les mâles.

C'est une période où ils établissent des liens sociaux durables avec les autres membres du groupe, en particulier avec les femelles dominantes.

Le début de la reproduction chez les femelles s'effectue après l'apparition des premières chaleurs qui apparaissent vers 7 à 8 ans.

2.3.5.5. Stade adulte

Le stade adulte chez les bonobos débute vers 12 ans.

Les bonobos adultes ont des comportements sexuels plus fréquents, cela joue un rôle majeur dans la gestion des relations sociales et la réduction des tensions dans le groupe.

Les femelles adultes jouent un rôle central dans les hiérarchies sociales. Les mâles adultes commencent à participer plus activement à la structure sociale, mais la domination reste souvent plus marquée chez les femelles.

Les femelles adultes se reproduisent régulièrement, tandis que les mâles adultes doivent parfois attendre leur maturité sociale complète pour acquérir un statut dominant suffisant. L'âge du premier enfant est d'environ 14,2 ans [5].

2.4. Comparaison de l'évolution des stades de développement entre les grands singes et les humains.

2.4.1. Stade néonatal

Chez les grands singes comme chez les humains, le stade néonatal correspond à une période de dépendance totale vis-à-vis de la mère.

Les grands singes présentent à la naissance une motricité réflexe, ce qui leur permet de s'agripper au pelage maternel.

Le nouveau-né humain, en revanche, est plus immature sur le plan moteur, mais naît avec un cerveau proportionnellement plus développé, amorçant une encéphalisation postnatale intense.

Ce stade dure environ 1 mois chez les humains contre 1 à 2 mois chez les grands singes.

2.4.2. Stade infantile

Ce stade est marqué par l'allaitement, la dépendance maternelle et les premières interactions sociales.

Le sevrage intervient vers 3 à 4 ans chez les gorilles, 4 à 5 ans chez les chimpanzés et bonobos et jusqu'à 7 ans chez les orangs-outans. Chez les humains, l'introduction des aliments solides commence vers 6 mois, mais le sevrage complet varie culturellement : entre 1 et 3 ans en moyenne (figure 9).

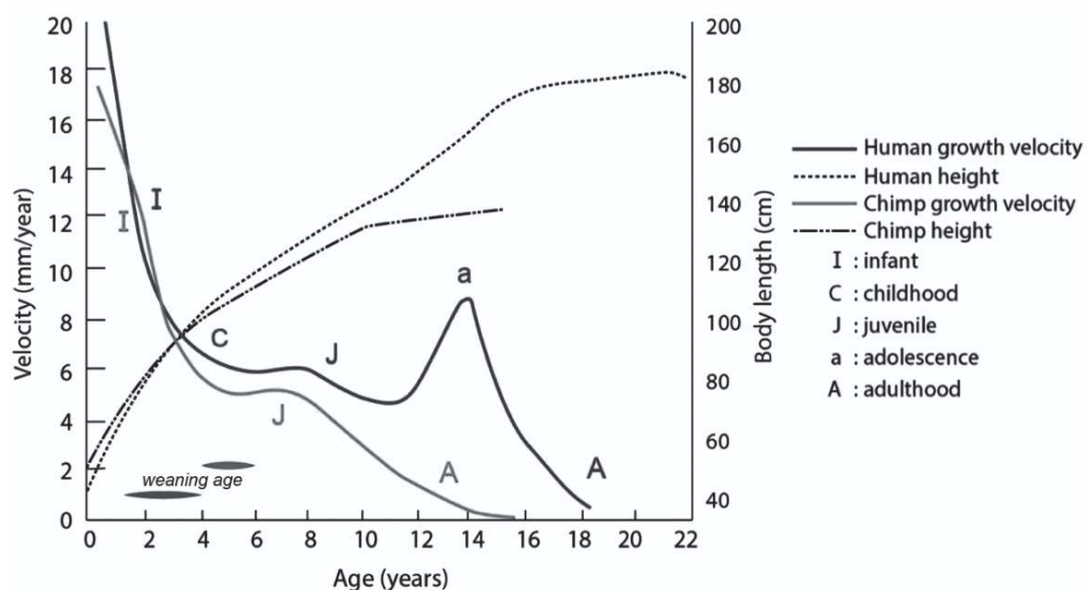


Figure 9 : Comparaison des courbes de croissance staturale et des vitesses de croissance chez les humains et le chimpanzé au cours du développement postnatal [38].

Le développement moteur est rapide chez les grands singes, alors qu'il est plus progressif chez l'enfant humain. Le développement du langage est déjà en cours chez l'humain, tandis qu'il est absent chez les autres grands singes.

2.4.3. Stade juvénile

Cette phase correspond à l'autonomie croissante, au jeu et à l'apprentissage des compétences sociales.

Elle s'étend de la fin du sevrage jusqu'à l'entrée en puberté :

- Environ de 3 ou 4 à 6 ou 7 ans chez les bonobos, de 4 à 7 ans chez les gorilles et jusqu'à 10 ou 12 ans chez les orangs-outans.
- Chez les humains, ce stade va de 3 à environ 10 ou 12 ans.

Les jeunes humains développent des compétences cognitives et langagières complexes pendant cette période. Les grands singes manifestent un jeu social, de l'observation et un début de hiérarchisation, mais sans transmission culturelle structurée.

2.4.4. Stade de l'adolescence

L'adolescence est définie par l'apparition de la puberté mais elle est vécue très différemment selon les espèces.

Chez les grands singes la puberté débute vers 8 à 10 ans selon les espèces, avec une maturité sexuelle atteinte vers 12 à 13 ans (chimpanzés, bonobos, gorilles) et 15 ans (orangs-outans). Chez les humains, la puberté commence vers 11 à 13 ans, mais la maturité sociale et économique est souvent différée bien au-delà.

L'adolescence humaine est particulièrement longue, favorisant l'apprentissage, la transmission culturelle et l'intégration dans des structures sociales complexes.

Chez les orangs-outans mâles, une période intermédiaire (mâle non flangé) illustre aussi une forme d'adolescence prolongée, mais avec des bases biologiques et sociales différentes.

2.4.5. Stade adulte

L'âge adulte est atteint autour de 12 à 13 ans chez les grands singes et autour de 18 ans chez les humains.

Les grands singes commencent leur vie reproductive dès la maturité sexuelle, tandis que les humains connaissent un grand décalage culturel entre puberté et reproduction.

L'âge de la ménarche et celui de la première naissance apparaissent plus tardivement chez les humains que chez les autres hominoïdes. Cette prolongation des étapes de maturation sexuelle et reproductive traduit un ralentissement global du développement humain au cours de l'évolution. Elle est associée à une enfance et une adolescence plus longues, favorisant le développement cérébral, les apprentissages sociaux et l'acquisition progressive des compétences nécessaires à la vie adulte et à la reproduction (figure 10).

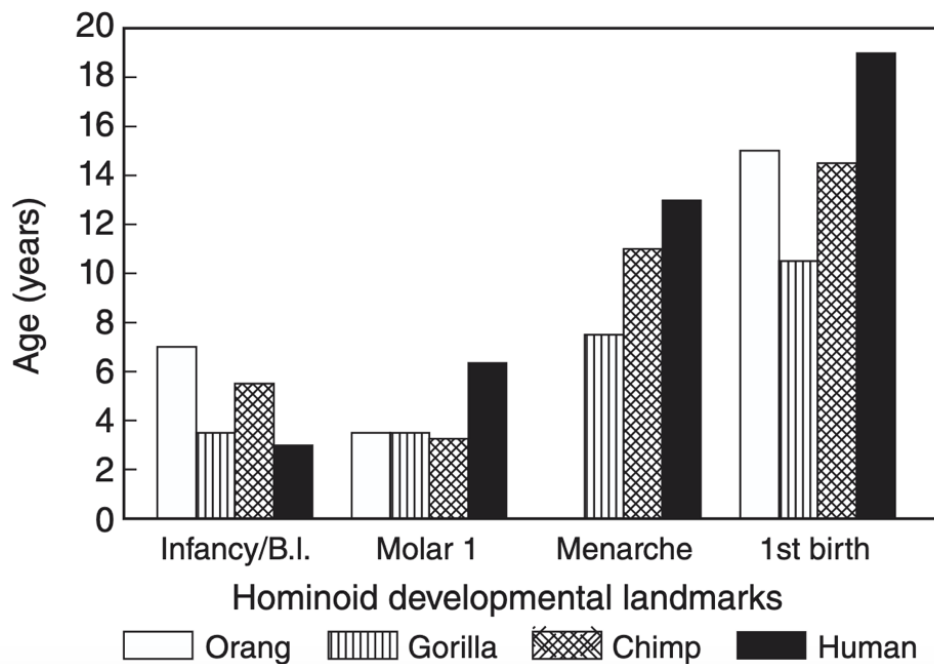


Figure 10: Comparaison des principaux repères du développement chez les hominoïdes [39].

La longévité est en moyenne de 30 à 40 ans chez les grands singes en milieu naturel mais peut atteindre 50 ans ou plus en captivité. Chez les humains modernes, l'espérance de vie dépasse 70 ans, avec une période post-reproductive parfois longue notamment chez les femmes avec la ménopause.

Les humains se distinguent aussi par une période adulte marquée par une intense parentalité, une coopération intergénérationnelle et une spécialisation sociale. Les humains présentent un allongement net de l'enfance et de l'adolescence, favorisant un apprentissage culturel long et complexe.

Une longévité accrue, y compris après la période reproductive, caractérise l'espèce humaine. La transmission culturelle, centrale chez les humains, ne trouve pas d'équivalent chez les autres grands singes malgré quelques formes d'apprentissage social.

2.5. Pourquoi l'âge adulte est atteint autour de 12 ou 13 ans chez les grands singes et après 18 ans chez les humains ?

2.5.1. L'encéphalisation et le développement cognitif sont prolongés chez les humains

L'être humain possède un cerveau plus grand et plus complexe que celui des grands singes. Ce cerveau nécessite plus de temps pour arriver à maturité fonctionnelle, en particulier dans les régions frontales [5].

Tableau 1 : Comparaison des masses cérébrales et corporelles à la naissance et à l'âge adulte chez les grands singes et les humains [39].

Species	Neonatal Weight (g)		Adult Weight (g)	
	Brain	Body	Brain	Body
<i>Pongo</i> (orangutan)	170.3	1728.0	413.3	53,000.0
<i>Pan</i> (chimpanzee)	128.0	1756.0	410.3	36,350.0
<i>Gorilla</i>	227.0	2110.0	505.9	126,500.0
<i>Homo sapiens</i>	384.0	3300.0	1250.0	44,000.0

Les humains ont une croissance cérébrale rapide à la fois avant et après la naissance. Cette différence peut être appréciée en comparant les rapports du poids du cerveau divisé par le poids total du corps en grammes.

À la naissance, ce rapport est en moyenne de 0,09 pour les grands singes et de 0,12 pour les nouveau-nés humains. À l'âge adulte, le rapport est en moyenne de 0,008 pour les grands singes et de 0,028 pour les humains. En d'autres termes, par rapport à la taille du corps, le cerveau des nouveau-nés humains est 1,33 fois plus gros que celui des grands singes, mais à l'âge adulte, la différence est de 3,5 fois (tableau 1).

Ce développement neurologique prolongé retarde l'autonomie sociale, affective et comportementale.

Le fœtus humain a des jambes relativement plus courtes que celles du chimpanzé, de l'orang-outan ou du gibbon. La taille du crâne est plus grande chez le fœtus humain que chez le chimpanzé, l'orang-outan ou le gibbon.

Les différences humaines dans le modèle de développement des proportions corporelles pendant la gestation peuvent être expliquées, en partie, par l'évolution du complexe cérébral humain. Les nouveau-nés humains ont un cerveau plus volumineux que tous les grands singes.

Le développement du cerveau humain nécessite des apports majeurs en énergie, en nutriments et en oxygène, qui sont tous fournis via le placenta et le système circulatoire fœtal.

La différence entre la croissance du cerveau des grands singes et celle des humains n'est pas seulement une question de vitesse ; il s'agit aussi d'une question de stades de l'histoire de vie. La croissance du cerveau, tant chez les grands singes que chez les êtres humains, est presque complète vers l'âge de 7 ans, mais les cerveaux humains sont à la fois plus grands à la naissance, croissent à un rythme beaucoup plus rapide et deviennent environ 3,8 fois plus grands à l'âge de 7 ans.

À la naissance, le cerveau humain pèse environ 350 à 400 grammes, tandis que celui du chimpanzé pèse environ 150 grammes.

Le cerveau humain adulte pèse environ 1 300 à 1 400 grammes, soit plus de 3 fois le poids moyen du cerveau d'un chimpanzé adulte, qui est d'environ 400 grammes.

La croissance cérébrale est particulièrement rapide durant les premières années de vie chez les deux espèces. Cependant, le développement cérébral humain se poursuit plus longtemps et atteint des valeurs nettement supérieures à celles observées chez le chimpanzé, illustrant l'importance de l'encéphalisation au cours de l'évolution humaine (figure 11).

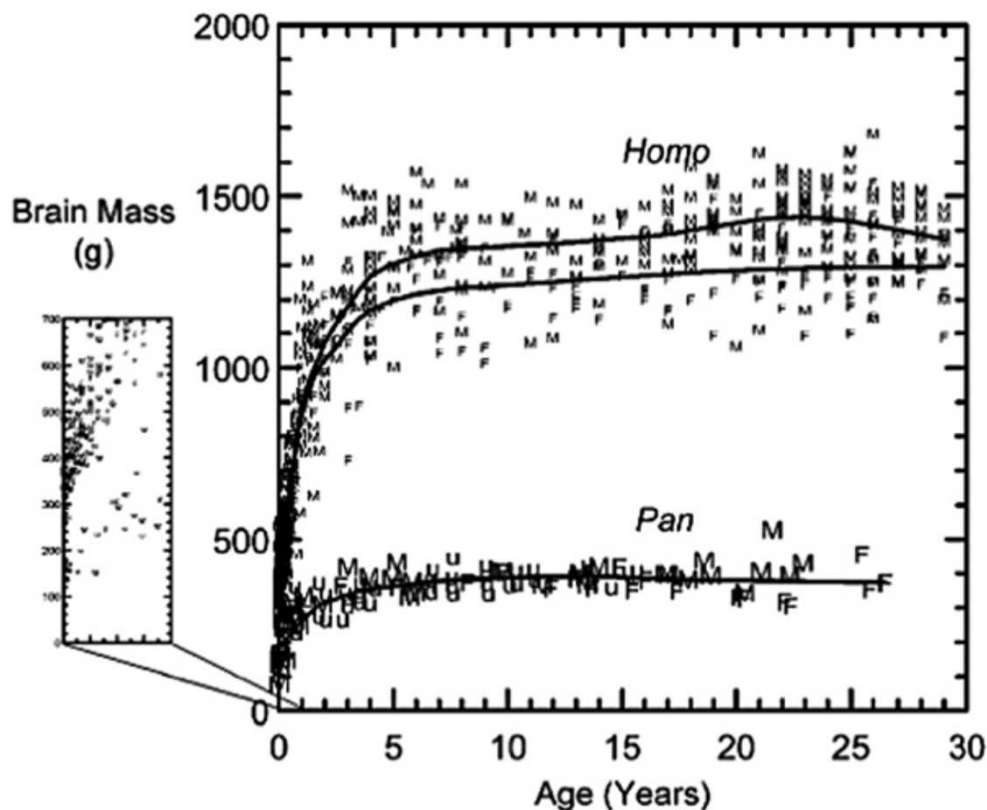


Figure 11: Comparaison de la croissance de la masse cérébrale chez les humains (*Homo sapiens*) et le chimpanzé (*Pan troglodytes*) au cours du développement postnatal [39]. M : mâles ; F : femelles ; U : sexe non identifié [39].

2.5.2. Un apprentissage culturel complexe

Contrairement aux grands singes, les humains vivent dans une société hautement structurée où l'apprentissage d'outils, de normes sociales, de langage et de symboles prend de nombreuses années.

L'allongement de l'enfance et de l'adolescence permet la transmission cumulative des connaissances. L'école, l'éducation et l'apprentissage de rôles sociaux retardent l'entrée dans l'âge adulte "fonctionnel".

2.5.3. Une dissociation entre puberté biologique et maturité sociale

Chez les grands singes, la maturité sexuelle coïncide en général avec l'entrée dans la vie adulte et reproductive.

Chez les humains, la puberté survient tôt, vers 11 à 13 ans, mais la société moderne impose des seuils légaux, économiques et psychologiques pour définir l'âge adulte : environ 18 à 25 ans. Ce phénomène s'appelle la période juvénile étendue ou l'adolescence prolongée.

2.5.4. Des facteurs sociaux et économiques

Dans la plupart des sociétés humaines, un individu n'est considéré comme adulte qu'à partir du moment où il peut subvenir à ses besoins, fonder un foyer, travailler et voter. Ces responsabilités sont institutionnalisées par exemple la majorité légale est fixée à 18 ans en France. Elles n'existent pas dans les sociétés de grands singes, où la maturité est mesurée biologiquement et par l'insertion dans le groupe social.

2.5.5. Un vieillissement plus lent et longévité accrue

Les humains vivent plus longtemps que les autres hominidés. Cette longévité augmente la durée des phases de développement, notamment l'enfance et l'adolescence, sans compromettre la reproduction.

Chez les grands singes, l'âge adulte correspond directement à la capacité de se reproduire car le développement moteur, cognitif et social est plus rapide et moins dépendant de l'apprentissage culturel.

Chez les humains, l'âge adulte dépasse la seule maturité sexuelle : il dépend d'un long processus éducatif, cognitif, social et symbolique, qui culmine vers 18 à 25 ans.

Ainsi, l'histoire de vie humaine caractérisée par une ontogenèse prolongée et une longévité accrue, présente trois grands corrélats :

- Elle exige un investissement parental accru, à la fois prénatal et postnatal
- Elle favorise l'apprentissage et la vie sociale
- Elle est fondamentalement liée à l'encéphalisation par voie physiologique

2.5.6. L'âge du sevrage alimentaire

Les grands singes suivent, en général, la règle du sevrage lors de l'éruption de la première molaire permanente, c'est le cas pour les gibbons et les gorilles, et constituent des exceptions importantes à la règle pour les chimpanzés, les orangs-outans et les humains.

Les chimpanzés et les orangs-outans sont sevrés jusqu'à 2 à 3 ans après l'éruption de la première molaire permanente et les humains sont sevrés environ 3 ans avant l'éruption de la première molaire permanente. Une raison probable du sevrage plus tardif chez les chimpanzés et les orangs-outans est que les jeunes même avec l'éruption des premières molaires permanentes, ne peuvent pas acquérir et traiter suffisamment de nourriture par leur propre recherche alimentaire pour satisfaire leurs besoins nutritionnels.

Des études soulignent l'immaturité des compétences locomotrices comme raison principale de la dépendance alimentaire des jeunes orangs-outans ou chimpanzés. Les jeunes humains, à 5 ou 6 ans, présentent une éruption de la première molaire permanente mais ne peuvent pas acquérir et traiter suffisamment de nourriture pour survivre pour la même raison d'immaturité motrice ainsi que d'immaturité dentaire, et un enfant de 3 ans est encore plus immature.

Les espèces ayant une histoire de vie lente présentent généralement un âge de sevrage plus tardif et des intervalles entre naissances plus longs. Cependant, bien que les humains modernes aient, dans de nombreux domaines, l'histoire de vie la plus lente, ils sèvrant leurs nourrissons relativement tôt. Une des hypothèses est que l'éruption de la première molaire permanente permettrait de préparer l'animal et les humains au sevrage et à la mastication.

Une des raisons pour lesquelles les enfants ont besoin d'un régime alimentaire spécial et riche en énergie est la croissance rapide de leur cerveau par rapport au corps. En effet, la croissance du corps est limitée à une augmentation régulière de 5 à 6 centimètres par an entre environ 3 et 7 ans, ce qui constitue un compromis énergétique pour allouer davantage de ressources au cerveau.

Des études ont estimé qu'en raison de la croissance rapide du cerveau, un enfant humain de moins de 5 ans utilise de 40% à 85% de son métabolisme de repos pour maintenir son cerveau. Ces grands cerveaux, très actifs sur le plan métabolique, exigent un pourcentage d'énergie plus élevé que celui de tout autre primate.

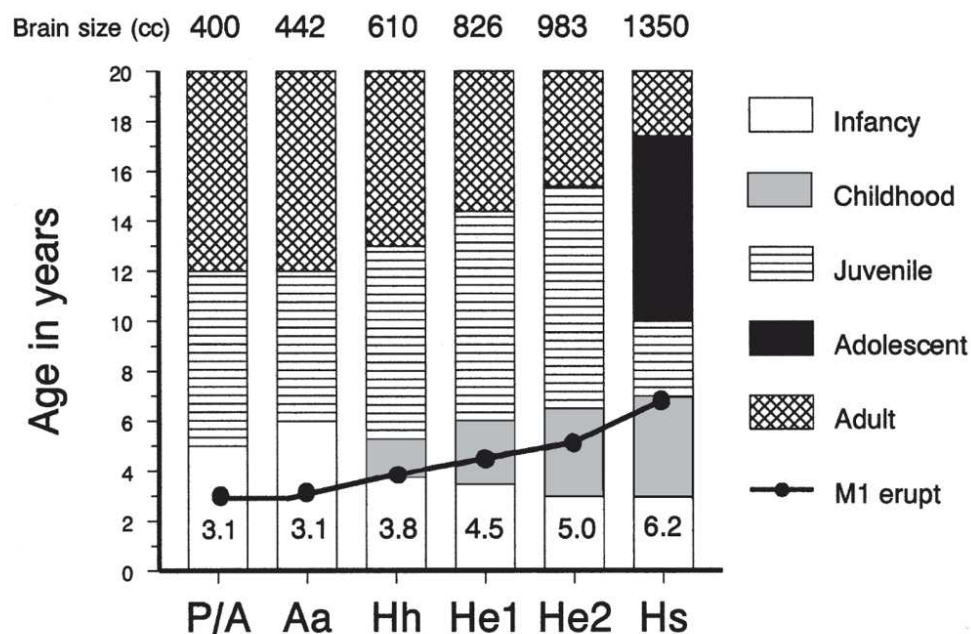


Figure 12 : Corrélation entre la taille cérébrale, les stades du développement et l'âge d'éruption de la première molaire (M1) chez les hominines. P/A, *Pan*, *Australopithecus afarensis*; Aa, *Australopithecus africanus*; Hh, *Homo habilis*; He1, *early Homo erectus*; He2, *late Homo erectus*; Hs, *Homo sapiens* [39].

La première molaire permanente du chimpanzé fait son éruption vers 3,1 ans mais les chimpanzés restent dans le stade infantile jusqu'à environ 5 ans (figure 12). Jusqu'à cet âge, le jeune chimpanzé dépend de sa mère et a peu de chances de survivre si la mère meurt ou est dans l'incapacité de fournir soins et alimentation. Après l'éruption de la première molaire permanente, le jeune chimpanzé peut être capable de manger des aliments plus durs mais il est encore en train d'apprendre comment trouver et traiter les aliments.

Apprendre à ouvrir avec succès des fruits protégés par des coquilles dures et à extraire des insectes de nids nécessite plus d'une année d'observation et d'imitation par le nourrisson de sa mère. Pour ces raisons, les chimpanzés prolongent le stade infantile.

3. Évolution de la croissance dentaire chez les primates

3.1. Formule dentaire chez les humains

3.1.1. Formule de la denture lactéale

Les dents temporaires, également appelées dents déciduales ou dents lactéales, ont une durée de vie limitée à la période de l'enfance, sauf exception, ce qui explique leur appellation de dents temporaires. Elles seront remplacées par les dents permanentes après avoir été soumises aux phénomènes de rhizalyse. Les dents lactéales assurent de nombreuses fonctions. Elles maintiennent l'espace nécessaire pour les dents permanentes garantissant un alignement correct et un espacement adapté, une bonne occlusion des dents permanentes.

Elles permettent une mastication efficace et soutiennent les joues et les lèvres et participent ainsi à un visage et à un sourire harmonieux. Elles sont indispensables à l'apprentissage de la phonation et de l'élocution.

Les incisives temporaires chez les humains sont au nombre de 8, soit 2 par hémi-arcade : une incisive centrale et une incisive latérale. Les canines temporaires sont au nombre de 4 : une par hémi-arcade. Les molaires temporaires sont au nombre de 8 : une première molaire et une deuxième molaire temporaire par hémi-arcade [8].

3.1.2. Formule de la denture permanente

Les incisives permanentes chez les humains sont au nombre de 8, soit 2 par hémi-arcade : une incisive centrale et une incisive latérale. Les canines permanentes sont au nombre de 4 : une par hémi-arcade. Les prémolaires permanentes sont au nombre de 8 : une première prémolaire et une deuxième prémolaire par hémi-arcade. Les molaires permanentes sont au nombre de 12 : une première molaire, une deuxième molaire et une troisième molaire par hémi-arcade [8].

3.2. Séquence d'éruption dentaire chez les humains

3.2.1. Séquence d'éruption des dents temporaires

Selon la chronologie de Logan et Kronfeld (1935) modifiée par Schour (1960), les âges moyens d'éruption des dents temporaires sont les suivants.

Au maxillaire, l'incisive centrale temporaire fait éruption vers 7,5 mois. L'incisive latérale temporaire émerge vers 8 mois. La première molaire temporaire apparaît entre

12 et 16 mois. La canine temporaire fait éruption entre 16 et 20 mois. Enfin, la deuxième molaire temporaire apparaît entre 20 et 30 mois [8].

À la mandibule, l'incisive centrale temporaire est la première dent à faire éruption, vers 6,5 mois. L'incisive latérale temporaire émerge autour de 7 mois. La première molaire temporaire apparaît entre 12 et 16 mois. La canine temporaire fait éruption entre 16 et 20 mois. La deuxième molaire temporaire apparaît également entre 20 et 30 mois [8].

3.2.2. Séquence d'éruption des dents permanentes

Selon la chronologie de Logan et Kronfeld (1935) modifiée par Schour (1960), les âges moyens d'éruption des dents permanentes sont les suivants :

Au maxillaire, la première molaire permanente fait éruption entre 6 et 7 ans. L'incisive centrale permanente apparaît entre 7 et 8 ans, suivie de l'incisive latérale entre 8 et 9 ans. La première prémolaire permanente émerge entre 10 et 11 ans, tandis que la deuxième prémolaire apparaît entre 10 et 12 ans. La canine permanente fait éruption entre 11 et 12 ans. La deuxième molaire permanente apparaît entre 12 et 13 ans. Enfin, la troisième molaire permanente fait éruption entre 17 et 21 ans [8].

À la mandibule, la première molaire permanente apparaît entre 6 et 7 ans. L'incisive centrale permanente fait éruption entre 6 et 7 ans, suivie de l'incisive latérale entre 7 et 8 ans. La canine permanente émerge entre 9 et 10 ans. La première prémolaire permanente apparaît entre 10 et 12 ans et la deuxième prémolaire entre 11 et 12 ans. La deuxième molaire permanente fait éruption entre 11 et 13 ans. Enfin, la troisième molaire permanente apparaît entre 17 et 21 ans [8].

3.3. Organisation chronologique des phases de la denture chez les humains

3.3.1. Phase de denture temporaire stable

Cette phase accompagne l'enfant de 3 à 6 ans. La phase de denture temporaire stable prend fin avec l'émergence de la première molaire permanente ou avec la perte d'une incisive centrale temporaire [8].

3.3.2. Phase de constitution de la denture mixte

Le remplacement des incisives temporaires par les incisives permanentes et l'apparition de la première molaire permanente transforment les arcades temporaires en arcades mixtes, où cohabitent les dents des deux générations. Cette phase se déroule approximativement entre 6 et 8 ans.

3.3.3. Phase de denture mixte stable

Cette phase dure 2 à 3 ans. Elle commence avec la mise en place des incisives et des premières molaires permanentes et se termine avec la chute des canines et des molaires temporaires.

3.3.4. Phase de constitution de la denture adolescente

Cette phase au cours de laquelle les canines et molaires temporaires vont être remplacées par les canines permanentes et les prémolaires est la plus complexe car la séquence des éruptions est très variée et différente chez les garçons et les filles [8]. Les éruptions de ces 12 dents permanentes se déroulent sur une période de 3 ans.

3.3.5. Phase de denture adolescente stable

Si la deuxième molaire permanente effectue son éruption avant que toutes les canines et les molaires temporaires n'aient été remplacées, cette étape n'existe pas. Elle est alors incluse dans la phase de constitution de la denture adulte jeune. Cette phase prend fin avec l'éruption de la deuxième molaire permanente [8].

3.3.6. Phase de constitution de la denture adulte jeune

Cette phase débute avec l'émergence de la deuxième molaire permanente. Elle se caractérise par un allongement de l'arcade dentaire permanente.

3.3.7. Phase de denture adulte jeune stable

Cette phase débute avec la mise en occlusion des deuxièmes molaires et prend fin avec l'éruption des troisièmes molaires. L'âge d'éruption de ces dernières étant très variable, cette phase a une durée moyenne de 6 ans mais peut durer beaucoup plus longtemps.

3.3.8. Phase de constitution de la denture adulte complète

Cette phase débute à un âge très variable avec l'éruption des troisièmes molaires et s'achève avec leur mise en occlusion. C'est la dernière phase dynamique de la morphogenèse des arcades dentaires, elle s'accompagne d'un allongement distal qui conduit les arcades à leur taille définitive. Il n'est pas rare que cette phase soit absente en raison de l'agénésie des troisièmes molaires, de leur enclavement ou de leur inclusion.

3.4. Formule dentaire chez les grands singes

3.4.1. Formule de la denture temporaire

Chez les grands singes actuels comme les orang-outans, chimpanzés, gorilles et bonobos, la formule dentaire pour les dents temporaires est identique. Les incisives temporaires sont au nombre de 8, soit 2 par hémi-arcade : une incisive centrale et une incisive latérale. Les canines temporaires sont au nombre de 4, avec une canine par hémi-arcade. Les molaires temporaires sont au nombre de 8, comprenant une première molaire temporaire et une deuxième molaire temporaire par hémi-arcade. Les prémolaires sont absentes dans la denture temporaire.

Ainsi, la formule dentaire déciduale des grands singes correspond à 2.1.0.2 / 2.1.0.2 et totalise 20 dents [14].

3.4.2. Formule de la denture permanente

Chez les grands singes la denture permanente présente une formule dentaire identique à celle des humains actuels. Les incisives permanentes sont au nombre de 8, soit 2 par hémi-arcade : une incisive centrale et une incisive latérale. Les canines permanentes sont au nombre de 4, avec une canine par hémi-arcade. Les prémolaires permanentes sont au nombre de 8, comprenant une première prémolaire et une deuxième prémolaire par hémi-arcade. Les molaires permanentes sont au nombre de 12, avec une première, une deuxième et une troisième molaire par hémi-arcade [14].

3.5. Séquence d'éruption dentaire chez le chimpanzé

3.5.1. Éruption des dents temporaires au maxillaire

Au maxillaire, chez le chimpanzé l'incisive centrale déciduale apparaît en moyenne vers 3 mois, suivie de l'incisive latérale vers 4 mois. La première molaire temporaire émerge aux alentours de 5 mois. La deuxième molaire temporaire apparaît plus tard vers 9 à 10 mois. La canine déciduale est la dernière à faire son éruption, généralement autour de 12 mois [14].

3.5.2. Éruption des dents temporaires à la mandibule

À la mandibule, la séquence d'éruption est comparable. L'incisive centrale mandibulaire émerge vers 3 mois et l'incisive latérale vers 4 mois. La première molaire temporaire apparaît vers 5 mois, suivie de la deuxième molaire temporaire autour de 9 mois. La canine déciduale mandibulaire arrive plus tardivement vers 13 mois [14].

3.5.3. Éruption des dents permanentes au maxillaire

La première molaire permanente est la première dent définitive à émerger aux alentours de 3 ans. Les incisives suivent plusieurs années plus tard : l'incisive centrale apparaît vers 5 à 6 ans, puis l'incisive latérale entre 6 et 7 ans. La deuxième molaire se met en place vers 7 ans. La canine permanente est plus tardive et son éruption se situe généralement autour de 9 ans. Enfin, la troisième molaire apparaît en dernier, en moyenne entre 10 et 11 ans [14].

3.5.4. Éruption des dents permanentes à la mandibule

À la mandibule, l'ordre d'éruption reste proche mais les âges peuvent être légèrement plus précoces. La première molaire définitive émerge vers 3 ans. L'incisive centrale apparaît ensuite vers 5 à 6 ans puis de l'incisive latérale autour de 6 ans. La deuxième molaire se met en place entre 6 et 7 ans. La canine permanente apparaît vers 9 ans et la troisième molaire entre 10 et 11 ans [14].

3.6. Séquence d'éruption dentaire chez le Gorille

3.6.1. Éruption des dents temporaires au maxillaire

Chez le gorille, l'incisive centrale déciduale apparaît en moyenne vers 2 mois et l'incisive latérale autour de 2 à 3 mois. La première molaire temporaire émerge vers 5 mois. La canine déciduale apparaît vers 10 mois et la deuxième molaire temporaire est généralement la dernière à émerger autour de 12 mois [14].

3.6.2. Éruption des dents temporaires à la mandibule

À la mandibule, l'incisive centrale apparaît très tôt, vers 1 à 2 mois, suivie de l'incisive latérale vers 3 mois. La première molaire temporaire fait son éruption vers 5 mois. La canine déciduale inférieure apparaît vers 9 à 10 mois et la deuxième molaire temporaire autour de 9 mois [14].

3.6.3. Éruption des dents permanentes au maxillaire

La première molaire permanente apparaît vers 3,5 ans et inaugure la mise en place de la dentition définitive. Les incisives suivent quelques années plus tard : l'incisive centrale se met en place autour de 6 ans, puis l'incisive latérale peu après. La deuxième molaire émerge aux environs de 6 à 7 ans. Les prémolaires se mettent en place dans le même intervalle chronologique. La canine permanente apparaît ensuite entre 8 et 9 ans. L'éruption de la troisième molaire est située autour de 11 ans [14].

3.6.4. Éruption des dents permanentes à la mandibule

À la mandibule, la séquence générale reste similaire. La première molaire définitive apparaît également vers 3,5 ans. L'incisive centrale se met en place vers 5 à 6 ans, puis l'incisive latérale. La deuxième molaire émerge autour de 6 à 7 ans. Les prémolaires apparaissent dans cette même période. La canine permanente se met en place vers 8 ans. Enfin, la troisième molaire apparaît entre 10 et 11 ans [14].

3.7. Séquence d'éruption dentaire chez l'orang-outan

3.7.1. Éruption des dents temporaires au maxillaire

Chez l'orang-outan, les dents temporaires au maxillaire apparaissent au cours de la première année de vie. L'incisive centrale apparaît sur l'arcade vers 5 mois et l'incisive latérale autour de 8 mois. La première molaire temporaire se met en place en bouche vers 7 à 8 mois. La canine apparaît vers 12 mois et la deuxième molaire temporaire complète l'arcade vers 11 mois [14].

3.7.2. Éruption des dents temporaires à la mandibule

À la mandibule, les incisives sont visibles un peu plus tôt. L'incisive centrale apparaît vers 4 mois et l'incisive latérale autour de 6 mois. La première molaire temporaire fait son éruption vers 7 mois. La canine est présente vers 12 mois et la deuxième molaire temporaire se met en place vers 10 mois.

3.7.3. Éruption des dents permanentes au maxillaire

Pour la dentition permanente maxillaire, la première molaire est la première dent définitive qui apparaît vers 3,5 ans. La deuxième molaire suit vers 5 ans. Les incisives et les prémolaires se mettent en place entre 6 et 8 ans. La canine fait son éruption entre 8 et 10 ans. La troisième molaire arrive en bouche autour de 10 ans.

3.7.4. Éruption des dents permanentes à la mandibule

À la mandibule, la première molaire apparaît vers 3,5 ans, puis la deuxième molaire vers 5 ans. Les incisives et les prémolaires se mettent en place entre 6 et 8 ans. La canine définitive apparaît entre 8 et 10 ans. La troisième molaire termine la séquence vers 10 ans [14].

3.8. Séquence d'éruption dentaire chez le bonobo

3.8.1. Éruption des dents temporaires au maxillaire

Chez le bonobo, les incisives centrale et latérale temporaires apparaissent avant 3 mois. La première molaire temporaire se met en place vers 10 mois. La deuxième molaire temporaire ainsi que la canine temporaire émergent après 10 mois.

3.8.2. Éruption des dents temporaires à la mandibule

À la mandibule, le schéma est similaire. Les incisives centrales et latérales temporaires sont visibles en bouche avant 3 mois. La première molaire temporaire apparaît vers 10 mois, tandis que la deuxième molaire et la canine temporaires se mettent en place après 10 mois.

3.8.3. Éruption des dents permanentes au maxillaire

Pour la dentition permanente maxillaire, la première molaire et la deuxième molaire sont déjà en place avant 7 ans. Les incisives et les prémolaires apparaissent autour de 7 ans. La canine se met en place dans la même période. La troisième molaire est plus tardive et apparaît vers 9 ans.

3.8.4. Éruption des dents permanentes à la mandibule

À la mandibule, la majorité des dents permanentes sont également en place avant ou autour de 7 ans, à l'exception de la troisième molaire, qui apparaît vers 8 ans.

4. Facteurs influençant l'évolution de la croissance dentaire chez les humains et les grands singes

4.1. Les contraintes anatomiques et les modifications du crâne

4.1.1. Bipédie, bassin et contraintes liées à la naissance

L'apparition de la bipédie a entraîné une transformation importante du bassin chez les hominines. Le bassin doit assurer la stabilité en position verticale, ce qui modifie sa forme. En parallèle, la taille du crâne augmente progressivement au cours de l'évolution humaine [18].

Cette combinaison crée une contrainte à la naissance. Le canal obstétrical est relativement étroit alors que la tête du nouveau-né est volumineuse. Cela participe à

une naissance dans un état d'imaturité motrice et neurologique plus marqué que chez les autres grands singes [17].

Chez les grands singes, les nouveau-nés sont capables de s'agripper au pelage maternel immédiatement. Chez l'humain, la dépendance est plus forte. Cette immaturité implique que le développement postnatal est prolongé.

Ce décalage concerne l'ensemble de la croissance : cerveau, locomotion, maturation sociale, mais aussi croissance dentaire. La chronologie d'éruption et la durée de formation des dents s'inscrivent dans ce rythme global plus lent.

La bipédie devient possible grâce à la croissance différentielle des jambes et du bassin par opposition aux bras et à la ceinture scapulaire. Notre comportement reproductif inhabituel résulte en partie d'une physiologie neuroendocrinienne spécifique à l'espèce, qui inclut une enfance prolongée et une adolescence prononcée. Ces phases supplémentaires du cycle de vie humain retardent la maturation sexuelle, tout en établissant les bases de la culture humaine et de la reproduction [18].

Pendant l'enfance, lorsque l'enfant dépend de la mère pour les soins et l'alimentation, la croissance des jambes et la maturation des cellules nerveuses correspondantes dans le cortex moteur-sensoriel du cerveau sont lentes par rapport à la croissance de la tête, des bras et des cellules nerveuses qui contrôlent les mouvements de la moitié supérieure du corps.

Vers l'âge de 2 ans, il y a une accélération de la croissance des jambes et de la maturation de la région du cortex moteur-sensoriel dédiée aux jambes. Au moment où l'enfant est sevré, l'indépendance locomotrice prend plus d'importance pour l'enfant, et le taux de croissance des jambes devient plus rapide que celui des bras.

4.1.2. Taille du crâne, croissance cérébrale et séquence dentaire

L'augmentation du volume cérébral est un élément central de l'évolution humaine. Chez les grands singes, le rapport poids du cerveau / poids corporel est en moyenne de 0,09 à la naissance et de 0,008 à l'âge adulte. Chez l'humain il est de 0,12 à la naissance et de 0,028 à l'âge adulte.

Le cerveau humain adulte pèse environ 1 300 à 1 400 grammes, contre environ 400 grammes chez un chimpanzé adulte. À la naissance, le cerveau humain pèse environ 350 à 400 grammes, contre environ 150 grammes chez le chimpanzé.

La croissance cérébrale est très rapide durant les premières années. Vers 7 ans, elle est presque complète en volume, mais elle a nécessité une allocation énergétique majeure durant l'enfance.

Cette croissance prolongée s'accompagne d'un ralentissement général du développement. Or, la dentition suit le rythme biologique global. Les comparaisons inter-espèces montrent que l'âge d'éruption de la première molaire permanente est fortement corrélé aux paramètres de l'histoire de vie.

4.1.3. Conséquences sur la face et les arcades dentaires

L'augmentation de la taille cérébrale s'accompagne d'une réorganisation du crâne. La face devient plus orthognathe et la base du crâne se modifie. Ces transformations modifient la position des maxillaires et la configuration des arcades dentaires. La réduction progressive de la robustesse mandibulaire et de la taille des molaires chez *Homo* contraste avec les morphologies plus massives observées chez certains australopithèques.

La modification de la croissance crânio-faciale peut influencer l'espace disponible pour les dents, la position des troisièmes molaires et la dynamique de mise en place de la dentition permanente.

Ainsi, les changements anatomiques du crâne ne sont pas indépendants de la séquence d'éruption dentaire. Ils participent à un ensemble cohérent de transformations développementales.

4.2. Alimentation et contraintes mécaniques

4.2.1. Régime alimentaire et morphologie dentaire

Chez les grands singes, la morphologie dentaire est adaptée au régime alimentaire. Les gorilles consomment une grande quantité de végétaux fibreux et possèdent une dentition robuste. Les chimpanzés ont un régime plus frugivore et une dentition adaptée à une alimentation variée.

Avec le genre *Homo*, on observe une diminution progressive de la taille des molaires et des prémolaires, ainsi qu'une réduction de la robustesse mandibulaire. Cette transformation correspond à un changement des contraintes masticatoires.

Chez les australopithèques, les molaires sont larges et l'émail est épais. Cela suggère une consommation d'aliments durs ou abrasifs.

4.2.2. Transformation des aliments et réduction masticatoire

L'utilisation d'outils et la cuisson des aliments modifient profondément la texture et la digestibilité des ressources alimentaires. Les aliments deviennent plus tendres et

plus faciles à mâcher. Cela entraîne une diminution des contraintes mécaniques exercées sur le système masticaire.

Par ailleurs, un régime plus énergétique permet de soutenir un cerveau plus volumineux. Les modèles énergétiques indiquent que la croissance rapide du cerveau humain exige une part importante du métabolisme de repos.

Chez l'enfant humain de moins de 5 ans, 40% à 85% du métabolisme de repos peut être consacré au maintien du cerveau. Entre 3 et 7 ans la croissance corporelle est limitée à environ 5 à 6 centimètres par an, ce qui représente un compromis énergétique en faveur du cerveau.

Ainsi, l'alimentation ne modifie pas seulement la forme des dents, mais aussi le rythme global du développement.

4.2.3. Effets possibles sur la chronologie d'éruption et la durée de formation

La première molaire permanente est souvent utilisée comme repère biologique. Chez le chimpanzé, elle fait son éruption vers 3,1 ans. Pourtant, le sevrage est complet vers 4 à 5 ans. Chez l'orang-outan, le sevrage peut avoir lieu plusieurs années après l'éruption de la première molaire.

Chez l'humain, le sevrage intervient bien avant l'éruption de la première molaire permanente. Cela montre que l'éruption de la première molaire reste liée à la capacité de mastication et à l'autonomie alimentaire.

Chez les espèces à histoire de vie lente, le sevrage est généralement tardif et les intervalles inter-naissances sont longs.

L'humain constitue un cas particulier : malgré une histoire de vie très lente, le sevrage est relativement précoce, ce qui implique une forte coopération sociale et un partage alimentaire.

Ces éléments influencent indirectement la séquence dentaire car la dentition doit être fonctionnelle dans un contexte écologique et social donné.

4.3. Environnement, plasticité et stress de croissance

4.3.1. Plasticité développementale : nutrition, maladies, stress

La croissance dentaire est sensible aux conditions environnementales. La nutrition, les maladies infectieuses et les épisodes de stress physiologique peuvent affecter la formation de l'émail puis l'éruption des dents [1].

Les études sur les populations humaines contemporaines montrent que la malnutrition, les carences minérales ou les maladies infectieuses peuvent retarder ou altérer la formation de l'émail et la séquence d'éruption.

Les dents enregistrent ces perturbations parce qu'elles se forment progressivement au cours de la croissance. La croissance ne dépend pas uniquement du patrimoine génétique. Elle est également influencée par les conditions environnementales, ce qui traduit une certaine plasticité développementale.

4.3.2. Traces dentaires du stress : défauts de l'émail

Les hypoplasies de l'émail correspondent à des défauts visibles liés à une perturbation durant la formation dentaire. Ces marques peuvent permettre d'identifier des épisodes de stress durant l'enfance. Elles constituent un outil important pour comprendre les conditions de vie des populations passées.

4.3.3. Variabilité écologique et adaptations

Les hominines ont évolué dans des environnements variables au cours du temps. Les changements climatiques ont modifié les ressources disponibles.

Cette variabilité peut influencer la nutrition, la croissance corporelle et la maturation dentaire. Les dents permettent ainsi d'évaluer indirectement l'impact des conditions écologiques sur le développement.

Le développement dentaire s'inscrit dans le cadre plus large des stratégies de vie, c'est-à-dire l'ensemble des compromis évolutifs entre survie, reproduction et croissance. Chez les primates, les espèces soumises à une forte mortalité infantile tendent à croître plus vite et à atteindre la maturité plus précocement, tandis que celles vivant dans des environnements plus stables adoptent une croissance plus lente et un développement prolongé.

Les populations d'hominines vivant dans des environnements ouverts, plus arides, ont développé des dents postérieures plus robustes et des rythmes de croissance rapides, adaptés à un sevrage précoce et à des cycles de vie plus courts. À l'inverse, les populations vivant dans des milieux plus stables ont présenté une croissance plus lente et une maturité différée.

4.4. Conséquences évolutives et paléanthropologiques

4.4.1. Croissance dentaire et reconstruction de l'histoire de vie

Les dents sont essentielles en paléanthropologie parce qu'elles se conservent bien au cours du temps et qu'elles permettent d'estimer l'âge au décès chez les individus immatures. La durée de formation de l'émail, l'âge d'éruption des molaires et la microstructure dentaire fournissent des indices sur le rythme de développement [1].

4.4.2. Transition générale des rythmes de vie des grands singes vers le rythme de vie des humains

L'évolution humaine ne correspond pas à une rupture soudaine, mais à un changement progressif du tempo biologique. Au cours de l'évolution, la croissance s'allonge, l'enfance se prolonge, l'éruption dentaire se décale et la maturation est plus tardive.

Les dents constituent un marqueur fiable de cette transition. Elles permettent de suivre le passage d'un développement rapide, comparable à celui des grands singes, vers un développement plus lent et prolongé, caractéristique du genre *Homo*.

5. Les fossiles juvéniles dans l'étude de l'évolution du développement

5.1. L'adolescent du lac Turkana : le garçon de Nariokotome

5.1.1. Un fossile juvénile devenu central en paléanthropologie

L'adolescent du lac Turkana occupe une place particulière dans l'étude de l'évolution humaine. Il est connu sous le surnom de Turkana Boy et il est souvent appelé le garçon du Turkana ou le garçon de Nariokotome. Il correspond à un individu juvénile du genre *Homo* découvert au Kenya, dans une région qui a livré de nombreux fossiles importants. Sa conservation est exceptionnelle pour une période aussi ancienne [21].

Ce spécimen est souvent présenté comme le squelette d'hominine ancien le plus complet disponible pour cet intervalle chronologique. Cela explique pourquoi il est devenu une référence pour discuter la taille du corps, la forme corporelle, la locomotion bipède, la croissance et la maturation, ainsi que les relations entre le développement dentaire et le développement squelettique.

Ce fossile est daté autour de 1,5 à 1,6 million d'années. Selon les publications et les cadres stratigraphiques utilisés, on rencontre plusieurs valeurs proches, comme 1,47 million d'années, 1,53 million d'années, ou environ 1,6 million d'années. Ces différences ne changent pas le point principal : ce fossile se situe dans le Pléistocène ancien, à un moment clé de l'évolution du genre *Homo* [21].

L'attribution taxonomique varie selon les auteurs et les traditions de nomenclature. Dans certaines sources, il est attribué à l'*Homo erectus* et dans d'autres à l'*Homo ergaster*, terme souvent employé pour les formes africaines anciennes proches d'*erectus*.

L'intérêt du spécimen tient aussi au fait qu'il associe, dans un seul individu, des informations crâniennes, mandibulaires, dentaires et post-crâniennes (i.e. le squelette appendiculaire plus le rachis). Pour les périodes anciennes, il est rare de pouvoir aborder à la fois le cerveau, le squelette, la dentition et leur synchronisation. Cette situation permet d'aborder des questions larges, comme la vitesse de croissance, la durée de l'enfance, l'existence d'une adolescence au sens humain moderne, et la place d'*Homo erectus* dans la transition générale entre des rythmes de croissance proches des grands singes et les rythmes propres à l'*Homo sapiens*.

5.1.2. Découverte et contexte géographique

Le fossile a été découvert en 1984 par Kamoya Kimeu, dans le Turkana occidental au Kenya. La découverte s'est faite sur le site de Nariokotome, sur les rives de la rivière Nariokotome, à proximité du lac Turkana (figure 13). Le site est connu sous le nom de Nariokotome III. Des coordonnées approximatives sont parfois données, autour de 4°08' N et 35°54' E. [21]

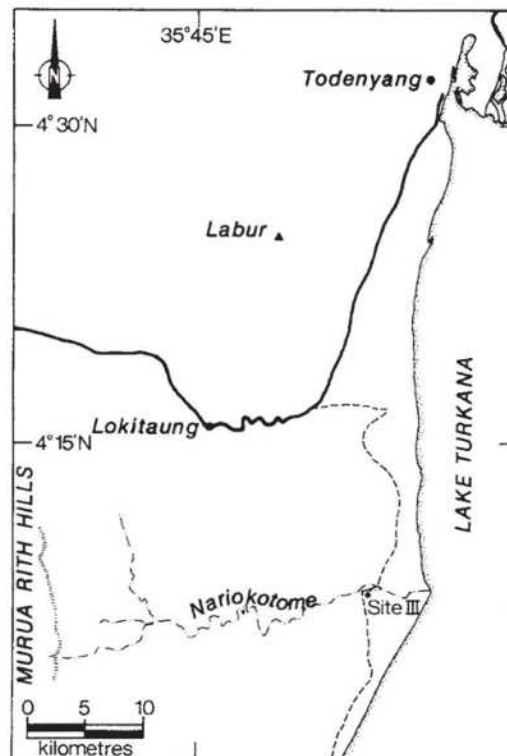


Figure 13: Localisation géographique du site de Nariokotome III dans le nord du Kenya, à proximité du lac Turkana [21].

Les premières observations indiquent qu'un fragment crânien affleurerait au sol dans une zone de graviers et de sable. La fouille progressive a ensuite permis de reconnaître l'ampleur de la découverte, puis de dégager une grande partie du squelette.

Le cadre régional est important. Le bassin du lac Turkana se situe dans la grande vallée du Rift. Cette région a connu une activité volcanique intense. Pour la paléanthropologie, cette activité représente un avantage, car les cendres volcaniques peuvent être datées et utilisées comme repères stratigraphiques. Le fossile a été trouvé dans une séquence sédimentaire associée à des niveaux de tufs et de cendres.

Des descriptions indiquent que le spécimen se trouvait dans une couche située entre deux niveaux volcaniques distants dans le temps. L'ensemble des recherches place l'individu dans une fenêtre chronologique cohérente, proche de 1,6 million d'années.

Le paysage du Turkana est aussi décrit à travers l'évolution environnementale. Aujourd'hui, le climat est chaud et sec, en partie parce que les hauts plateaux voisins limitent l'apport d'humidité, créant une ombre pluviométrique. Des rivières saisonnières entaillent le terrain et exposent de nombreuses couches anciennes, ce qui favorise la découverte de fossiles. Il est aussi rappelé que le lac actuel est récent à l'échelle géologique, alors que, durant la période où vivait Turkana Boy, la région aurait été plus humide.

Un paléolac plus vaste occupait approximativement la zone du lac actuel. Le paysage aurait comporté des prairies plus épaisses et des arbres dispersés. Ce cadre environnemental sert de contexte général pour discuter du mode de vie et des contraintes énergétiques des hominines.

5.1.3. Conservation et reconstitution

La conservation de KNM-WT 15000 est exceptionnelle, mais elle reste fragmentaire. Une estimation fréquente indique que le squelette est conservé à environ 40 %. Cette estimation s'appuie sur l'idée que, même si certains os manquent, on peut reconstruire une partie de l'anatomie en utilisant la symétrie du corps, car l'os manquant d'un côté correspond souvent à l'os présent de l'autre côté. Dans les faits, le fossile comprend 108 os reconstitués. Cette valeur est souvent mise en contraste avec le nombre d'os chez un humain adulte (206), ce qui souligne à la fois la richesse du spécimen et ses absences.

Le crâne a été reconstitué à partir d'environ 70 fragments. Plusieurs parties du crâne manquent encore, comme certains os de la région nasale, des éléments internes, des portions des arcades sus-orbitaires, des parties du sphénoïde et quelques fragments de la voûte crânienne (figure 14). Les sutures crâniennes ne sont pas fusionnées, ce qui est cohérent avec le fait que le garçon de Nariokotome soit un individu juvénile.

Il est également signalé que la voûte présente une déformation plastique légère, avec un déplacement vers la gauche. La reconstruction a donc nécessité des choix techniques et cela explique que des projets de reconstruction virtuelle aient été développés pour corriger certaines asymétries et estimer au mieux la forme originale [24].

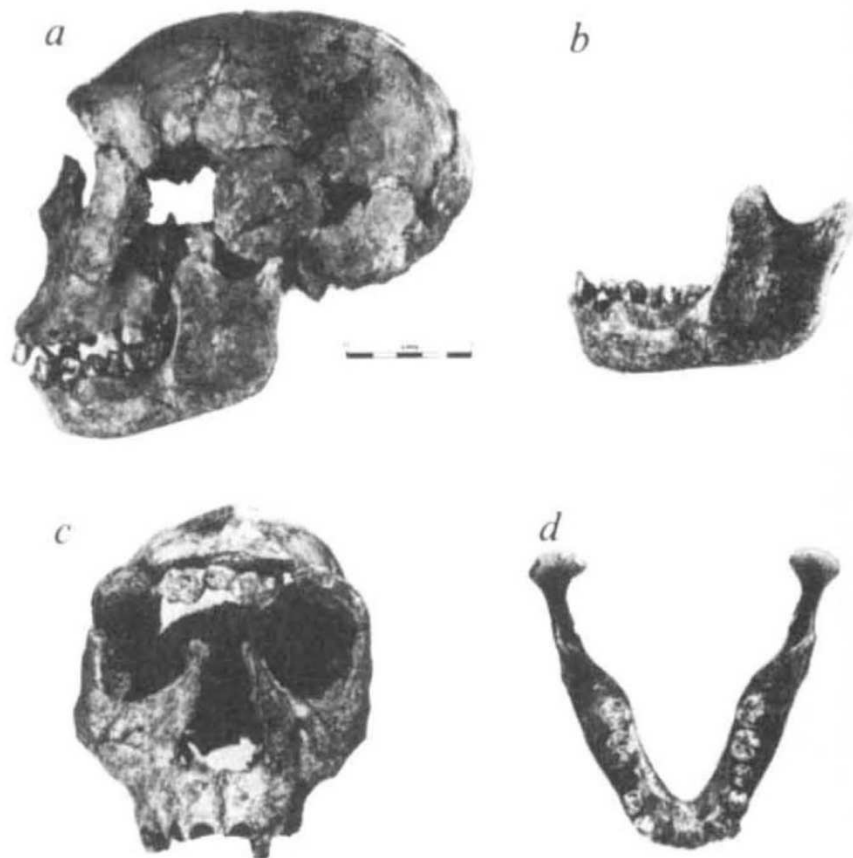


Figure 14: Différentes vues du crâne et de la mandibule du spécimen KNM-WT 15000 (« Turkana Boy »). a : vue latérale du crâne ; b : vue latérale de la mandibule ; c : vue antérieure du crâne ; d : vue supérieure de la mandibule [21].

Les reconstitutions virtuelles ont donné des estimations de volume endocrânien. Une valeur de 853 millilitres a été associée à la reconstruction physique et une valeur de 831 millilitres a été associée à une reconstruction virtuelle. Ces chiffres illustrent le fait que la mesure dépend des reconstructions et des corrections appliquées.

Une autre approche, plus simple, consiste à donner une capacité crânienne mesurée ou estimée au moment de la mort et une projection hypothétique vers l'âge adulte. Une valeur de 880 cm³ au décès a été citée, avec une estimation d'environ 909 cm³ à l'âge adulte. Ces chiffres sont souvent utilisés pour situer l'individu dans la variation d'*Homo erectus* et pour relier croissance cérébrale et maturation dentaire.

Le squelette postcrânien a été retrouvé de façon remarquable, mais il manque les mains et les pieds. Certaines parties des os sont écrasées, surtout dans les zones riches en tissu spongieux. Il est aussi indiqué qu'il n'y a pas de traces d'attaque de carnivores ou de charognards.

Une légère résorption alvéolaire est observée au niveau mandibulaire droit, avant la chute d'une molaire déciduale. Ce type de détail est utile, car il montre que le fossile porte des indices de biologie individuelle, même si la plupart des informations concernent la croissance et la maturation.

5.1.4. Statut biologique de l'individu : sexe et immaturité

Le sexe du fossile de KNM-WT 15000 est souvent décrit comme masculin. Plusieurs arguments sont avancés. La morphologie de l'incisure sciatique du bassin est utilisée comme critère. La robustesse du crâne est aussi citée. La grande taille générale du squelette est également évoquée. Certaines présentations simplifiées disent que le bassin indique qu'il s'agissait d'un garçon. Certaines caractéristiques sexuelles secondaires ne sont pas disponibles et l'interprétation repose surtout sur l'os coxal et sur des tendances de robustesse.

L'immaturité est confirmée par plusieurs indices. Les épiphyses des os longs ne sont pas fusionnées. Les principaux éléments du bassin ne sont pas soudés et le cartilage triradié (qui réunit pubis, ilion et ischion) est encore ouvert. Certaines descriptions précisent qu'une fusion partielle est observée au niveau de l'épiphyse distale de l'humérus droit. Cette combinaison situe l'individu dans une phase avancée du développement, mais avant l'achèvement de la croissance.

La dentition confirme aussi ce statut juvénile. Les deuxièmes molaires permanentes sont sur l'arcade. Les troisièmes molaires n'ont pas fait éruption. Les canines maxillaires déciduales sont encore présentes et la canine maxillaire gauche est décrite comme étant en cours d'éruption. La présence de dents temporaires au maxillaire, associée à l'état des molaires, indique un individu subadulte.

5.1.5. La dentition de KNM-WT 15000 : description et interprétations

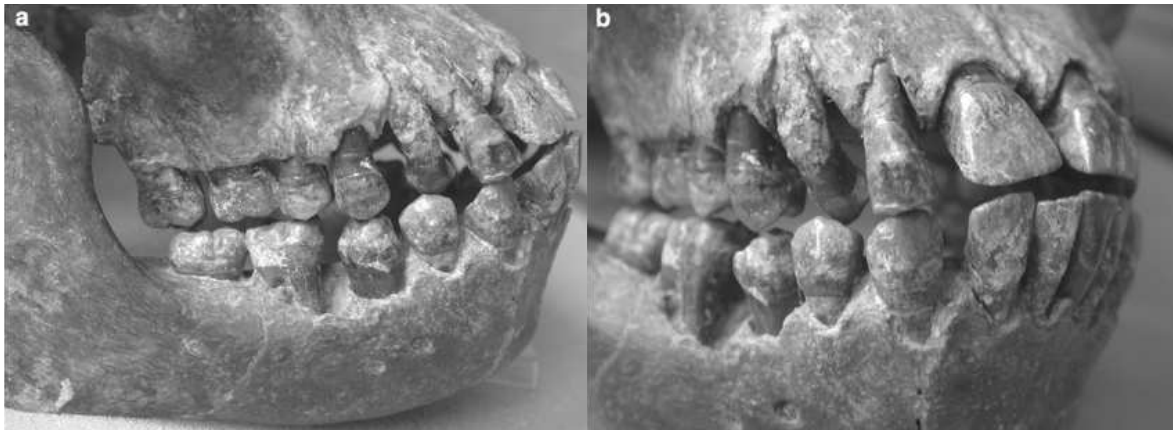


Figure 15 : Clichés latéraux de la dentition mandibulaire du spécimen KNM-WT 15000 [24].

La dentition est l'un des points centraux de l'analyse, parce qu'elle fournit des informations sur l'âge, sur la croissance et sur l'histoire de vie. L'état d'éruption est décrit avec précision dans plusieurs sources [24].

Les secondes molaires permanentes sont présentes et montrent une légère usure. Cette usure suggère qu'elles étaient en occlusion fonctionnelle depuis peu de temps. Les troisièmes molaires sont absentes et ne sont pas présentes sur l'arcade (figure 15). Les radiographies disponibles ne montrent aucun signe des troisièmes molaires mandibulaires, ce qui conduit à dire qu'elles n'avaient apparemment pas commencé à se former.

Le maxillaire conserve des canines déciduales, tandis que la canine permanente est présente sur l'arcade mandibule. L'idée générale est que l'usure dentaire montre une entrée récente en fonction de la deuxième molaire et que les canines mandibulaires ont probablement été parmi les dernières dents à émerger avant sa mort.

Plusieurs dents ont été trouvées séparément, puis replacées dans leurs alvéoles. Les alvéoles des canines déciduales supérieures restent visibles. Il semblerait que les canines aient émergé après les deuxièmes molaires, ce qui est présenté comme une variation humaine connue, bien que peu courante.

L'évaluation de l'âge à partir de la dentition donne des résultats variables selon les méthodes et les références. Dans un cadre fondé sur des standards humains modernes, plusieurs estimations convergent vers un âge dentaire autour de 10 à 11 ans, avec des valeurs comme 10 ans et 11,3 ans. D'autres calculs donnent une moyenne d'âge dentaire proche de 10,3 ans.

La description du développement dentaire peut aussi être exprimée par des stades de formation radiculaire. Le système de Demirjian est souvent utilisé, avec des stades de A à H. Dans cette classification, certaines dents de KNM-WT 15000 peuvent être placées à des stades intermédiaires. Les incisives et la première molaire sont considérées comme arrivées à un stade final, alors que la canine, les prémolaires et la seconde molaire présentent des racines encore incomplètes. La seconde molaire est décrite à une limite entre des stades intermédiaires, ce qui peut conduire à retenir, par prudence, un stade antérieur en cas de doute, selon les règles de certaines méthodes.

L'un des points décisifs est la microstructure dentaire. Les dents conservent des marques de croissance quotidienne et périodique. Ces marques permettent d'estimer un âge chronologique au décès sans dépendre uniquement des standards humains modernes. Plusieurs travaux fondés sur ces microstructures proposent que l'âge réel de KNM-WT 15000 au décès serait compris entre 7,6 et 8,8 ans, avec une valeur souvent résumée autour de 8 ans. Cette estimation change profondément l'interprétation de l'individu, car elle implique qu'un individu mort vers 8 ans présente déjà une taille et une maturation squelettique qui semblent très avancées si on les compare à celles d'un enfant humain moderne.

5.1.6. Maturation squelettique : fusion épiphysaire et âge squelettique

L'étude du squelette donne une autre image de l'âge. L'état des épiphyses est central, parce qu'il reflète la progression vers la maturité osseuse. Chez KNM-WT 15000, la plupart des épiphyses des os longs sont non fusionnées. Les principaux éléments des os coxaux ne sont pas soudés. Le cartilage triradié est ouvert. Cette situation indique que la croissance n'est pas terminée.

Un indice plus avancé apparaît au niveau du coude. Il est mentionné que l'épiphyse distale de l'humérus montre une fusion partielle, au moins sur l'humérus droit. L'état du coude place l'individu dans un intervalle situé entre un peu plus de 12,5 ans et moins de 15 ans, avec une estimation proche de 13 à 13,5 ans sur une échelle humaine [24].

Ce résultat peut être confronté aux données comparatives des grands singes. À un stade de maturité similaire, il est indiqué que des chimpanzés et des gorilles présentent encore, en moyenne, plusieurs années de croissance résiduelle avant la fusion complète de toutes les principales épiphyses. Ce point est important, parce qu'il montre que, même si certains auteurs ont proposé que l'individu était proche de la maturité, l'ensemble du squelette ne va pas dans ce sens.

La maturation est avancée dans certaines régions, mais la plupart des indicateurs montrent une croissance encore loin d'être achevée.

5.1.7. Taille, masse et proportions corporelles

La stature au décès a été estimée de différentes façons. Une valeur fréquente est autour d'1,60 mètre. D'autres estimations proposent 1,78 mètre ou 1,54 mètre selon les équations utilisées (figure 16). Les estimations varient aussi selon les méthodes utilisées pour transformer des longueurs d'os longs en stature et selon les référentiels de comparaison modernes [24].

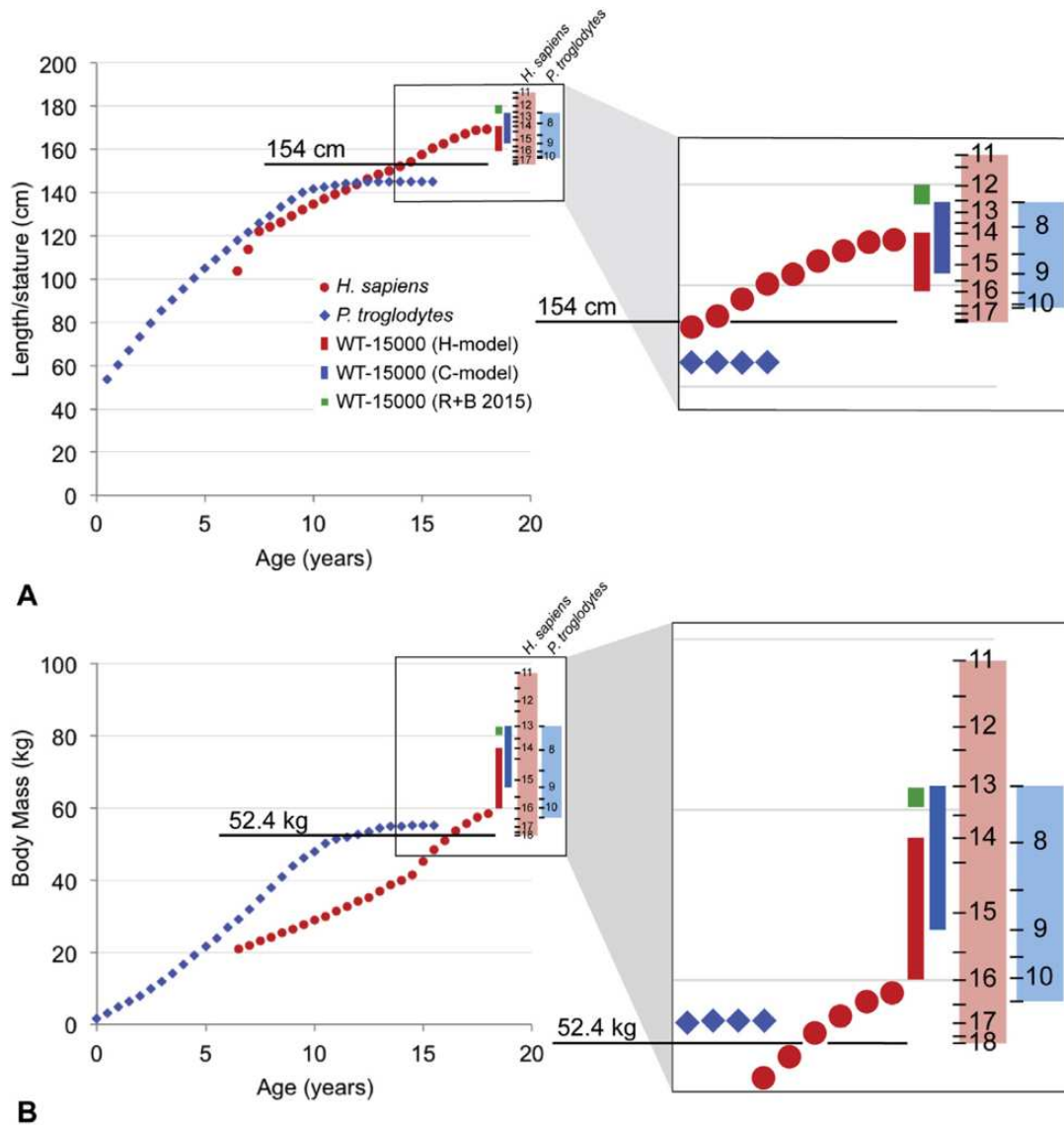


Figure 16 : Estimations de la stature et de la masse corporelle adultes de KNM-WT 15000 selon différents modèles de croissance. Les courbes rouges correspondent au modèle de croissance humaine moderne, tandis que les courbes bleues représentent le modèle chimpanzé. La ligne noire horizontale indique la stature (154 cm) et la masse corporelle (52,4 kg) estimées pour KNM-WT 15000 au moment du décès [27].

La masse corporelle au décès est, elle aussi, variable. Une estimation classique propose 48 kilogrammes au décès, mais d'autres évaluations donnent des valeurs autour de 50 à 52 kilogrammes (figure 16). Les estimations de la stature et de la masse corporelle adultes de KNM-WT 15000 varient selon le modèle de croissance utilisé, qu'il soit fondé sur le développement humain moderne ou celui du chimpanzé.

Au-delà des chiffres, la question des proportions corporelles est essentielle. L'individu présente des membres longs, avec des segments distaux particulièrement allongés. Il a souvent été comparé à des populations actuelles d'Afrique de l'Est vivant dans des environnements chauds et secs, car de longues extrémités sont cohérentes avec des adaptations thermiques. L'ensemble du corps est décrit comme longiligne. Certaines descriptions évoquent aussi un thorax en forme de tonneau. Le fossile marque ainsi une étape importante dans l'apparition de proportions corporelles proches de celles des humains récents.

5.1.8. Un problème central : discordance entre âge dentaire, âge squelettique, stature et âge réel

KNM-WT 15000 est devenu un fossile emblématique parce qu'il présente une discordance entre plusieurs indicateurs de maturité. Les méthodes fondées sur des standards humains modernes donnent un âge dentaire autour de 10 à 11 ans. Les critères squelettiques, surtout l'état du coude et certains aspects de la ceinture scapulaire, donnent un âge squelettique équivalent humain proche de 13 ans. La stature et la masse corporelle paraissent élevées et peuvent évoquer un adolescent humain plus âgé si l'on raisonne uniquement par analogie avec des courbes modernes. Enfin, la microstructure dentaire propose un âge chronologique réel beaucoup plus jeune, autour de 8 ans.

Ce décalage a produit des interprétations différentes. Une première interprétation insiste sur un schéma de croissance différent de celui de l'humain moderne. Dans ce cadre, l'adolescent aurait eu une ontogenèse plus rapide, plus proche des grands singes, même si elle n'était pas identique à celle d'un chimpanzé. L'argument principal est que, si l'âge réel est proche de 8 ans, il devient difficile d'expliquer la grande taille et certains indices squelettiques avancés sans supposer une croissance plus rapide et une maturation plus condensée.

Une deuxième interprétation propose que ce type de discordance puisse exister dans la variabilité humaine moderne. Dans ce cadre, la discordance ne suffirait pas à conclure à un modèle de croissance fondamentalement différent. Des études comparatives sur des collections modernes d'âge connu ont été mobilisées pour tester cette hypothèse. Les résultats sont discutés parce que les indicateurs de maturité ne sont pas toujours cohérents entre eux chez les humains modernes, et parce que, chez certains individus, l'âge dentaire et l'âge squelettique peuvent diverger.

Cependant, une critique importante souligne que certains échantillons mobilisés pour relativiser la discordance comprennent des individus trop âgés pour être bien comparables, car à ces âges la plupart des dents sont déjà matures, ce qui rend l'âge dentaire moins informatif. Une autre critique souligne aussi que des erreurs de notation des stades dentaires peuvent artificiellement élargir les écarts.

Ce débat ne se résume donc pas à une opposition simple. Il existe une position intermédiaire, qui reconnaît que KNM-WT 15000 ne correspond pas parfaitement aux courbes humaines modernes, mais qui évite aussi de le réduire à un modèle strictement chimpanzé. Dans ce cadre, KNM-WT 15000 aurait suivi une trajectoire propre, située entre grands singes et humains modernes, avec une combinaison particulière de croissance corporelle rapide et de changements progressifs vers une maturation dentaire plus "humaine" au cours de l'évolution du genre *Homo*.

5.1.9. Estimations de taille adulte et rôle des modèles de croissance

Les estimations de taille adulte de KNM-WT 15000 ont fortement varié au cours du temps. Les premières tentatives utilisaient des modèles de croissance humaine moderne. Dans ce cadre, si l'individu était mort vers 11 à 12 ans et s'il avait connu un pic de croissance adolescent comparable à celui des humains modernes, la stature adulte pouvait être projetée autour d'1,95 mètre et la masse autour de 68 kilogrammes. Ces résultats ont marqué durablement l'image du Turkana Boy comme celle d'un individu très grand.

Des études ultérieures, en intégrant des arguments dentaires et microstructuraux qui rajeunissaient l'âge au décès, ont proposé des scénarios différents. Dans un modèle où l'individu serait mort vers 8 ans et où il ne connaîtrait pas un pic adolescent aussi marqué que chez l'humain moderne, la croissance restante serait beaucoup plus faible. Dans ce cadre, une estimation de stature adulte autour d'1,63 mètre a été proposée, ce qui implique une augmentation très limitée par rapport à la stature au décès.

Une autre approche a donc consisté à éviter de raisonner en âge chronologique et à se fonder sur un stade de maturité dentaire, en particulier l'éruption de la deuxième molaire permanente sans éruption de la troisième molaire permanente. Dans cette approche, des séries ontogénétiques de grands singes africains sont utilisées pour estimer la croissance restante entre le stade de la deuxième molaire permanente et l'état adulte défini par la fusion complète des épiphyses. Les pourcentages de croissance observés dans les longueurs fémorales et tibiales chez le chimpanzé et le gorille sont ensuite appliqués au fossile. Dans ce cadre, des estimations de stature adulte autour de 176 à 180 centimètres et de masse corporelle autour de 80 à 83 kilogrammes ont été obtenues.

Une autre stratégie consiste à encadrer la croissance restante en utilisant deux extrêmes, un modèle de chimpanzé et un modèle d'humain moderne, puis à projeter la stature et la masse adultes à partir de la stature et de la masse au décès. Dans ce cadre, des résultats donnent une stature adulte entre environ 160 et 177 centimètres et une masse adulte entre environ 60 et 82,7 kilogrammes, selon les choix de modèles et les âges physiologiques retenus [24].

Ces différences montrent que la réponse dépend surtout de deux paramètres. Le premier paramètre est l'âge réel au décès, qui varie selon qu'on suit les standards humains classiques ou la microstructure dentaire. Le second paramètre est la forme supposée de la courbe de croissance. La question cruciale est de savoir si KNM-WT 15000 possédait un ralentissement de croissance prolongé pendant l'enfance tardive, suivi d'un pic adolescent marqué ou si la croissance était plus continue et plus rapide, avec une adolescence au sens humain moderne moins développée.

5.1.10. Anatomie postcrânienne détaillée et implications fonctionnelles

L'analyse du squelette postcrânien de KNM-WT 15000 apporte des informations essentielles sur la locomotion, la croissance et l'organisation corporelle du garçon de Nariokotome. La conservation relativement complète du tronc et des membres permet une étude approfondie des proportions et de la morphologie fonctionnelle [24].

Le bassin présente une morphologie clairement adaptée à la bipédie. Il est plus étroit que celui des australopithèques, mais il diffère encore légèrement de celui d'*Homo sapiens*. L'architecture pelvienne suggère une locomotion terrestre efficace et stable. La largeur relative du bassin reste compatible avec une marche prolongée et une bonne dissipation thermique, ce qui correspond aux environnements ouverts d'Afrique de l'Est.

5.1.11. Mode de vie, alimentation et implications biologiques

L'étude de KNM-WT 15000 ne se limite pas à la description anatomique. Elle s'inscrit aussi dans une réflexion plus large sur le mode de vie du fossile KNM-WT 15000 en Afrique de l'Est au Pléistocène inférieur. Comprendre l'environnement et les ressources disponibles permet d'interpréter les contraintes énergétiques et mécaniques qui ont pu influencer la croissance.

La région du Turkana, au moment où vivait cet individu, était probablement plus humide qu'aujourd'hui. Les données géologiques indiquent la présence d'un paléolac plus étendu que le lac actuel. Les paysages comprenaient des zones ouvertes, des prairies et des secteurs arborés dispersés. Ce type d'environnement favorise la mobilité et impose des déplacements sur de longues distances. Les proportions

corporelles longues et graciles observées chez KNM-WT 15000 sont cohérentes avec ce contexte écologique.

L'alimentation d'*Homo erectus* est souvent décrite comme plus riche et plus diversifiée que celle des hominines antérieurs. Il est proposé qu'elle incluait une part significative de viande, associée à des ressources végétales de haute qualité comme des tubercules, des bulbes, des graines, des fruits et peut-être du miel. Une alimentation plus énergétique peut soutenir à la fois une augmentation de la masse corporelle et une croissance cérébrale plus importante. Cette hypothèse s'inscrit dans les modèles liant disponibilité énergétique et évolution du cerveau.

La transformation des aliments joue aussi un rôle. L'usage d'outils en pierre est bien attesté pour cette période. La découpe de carcasses, la fragmentation d'os ou la préparation de végétaux modifient les contraintes masticatoires. Une réduction relative des forces nécessaires à la mastication peut influencer, à long terme, la morphologie faciale et dentaire. L'idée d'un contrôle du feu et de la cuisson est parfois évoquée pour cette époque. La cuisson rend les aliments plus digestes et augmente l'apport énergétique disponible, ce qui pourrait favoriser une croissance somatique soutenue.

L'ensemble de ces éléments relie environnement, alimentation et croissance. Une énergie plus abondante permet un investissement important dans le développement corporel et cérébral. La croissance dentaire, qui dépend aussi du métabolisme général, s'inscrit dans ce cadre.

5.1.12. Discussion générale sur la trajectoire de croissance de KNM-WT 15000

KNM-WT 15000 constitue un point d'appui majeur pour discuter la trajectoire de croissance d'*Homo erectus*. Le problème central réside dans la discordance entre les différents indicateurs d'âge et de maturation. Les estimations fondées sur des standards humains modernes situent l'âge dentaire autour de 10 à 11 ans. Les critères squelettiques, notamment l'état du coude, suggèrent un âge équivalent humain autour de 13 ans. La stature et la masse corporelle semblent élevées pour un enfant humain moderne de 10 ans. En revanche, la microstructure dentaire indique un âge chronologique réel proche de 8 ans.

Cette discordance a des conséquences importantes. Si l'âge réel est proche de 8 ans, alors la croissance corporelle a été rapide. Une grande partie de la taille adulte aurait été atteinte avant l'équivalent de l'adolescence humaine moderne. Cela suggère un rythme de développement plus court et plus condensé que chez *Homo sapiens*. Dans ce modèle, KNM-WT 15000 n'aurait pas connu une enfance prolongée comparable à la nôtre.

Il est possible d'adopter une position intermédiaire. L'adolescent du lac Turkana pourrait avoir présenté une trajectoire spécifique, différente à la fois des grands singes actuels et des humains modernes. La croissance aurait été plus lente que chez les australopithèques, mais plus rapide que chez *Homo sapiens*. Dans ce cadre, l'adolescence au sens moderne serait absente ou atténuée, et la maturation sexuelle interviendrait plus tôt que chez l'humain actuel.

5.1.13. Conséquences pour la compréhension de l'histoire de vie

La question de la croissance ne concerne pas uniquement la taille. Elle renvoie à l'ensemble de l'histoire de vie. Chez l'humain moderne, l'enfance prolongée est associée à une dépendance longue, à un apprentissage culturel complexe et à une maturation sexuelle tardive. Si l'adolescent du lac Turkana avait une croissance plus rapide, alors son organisation sociale et son investissement parental pouvaient être différents.

La dentition joue un rôle central dans cette reconstruction. Les dents conservent des traces de leur formation. Elles permettent d'estimer la durée de l'enfance et la vitesse de maturation. Dans le cas de KNM-WT 15000, l'analyse microstructurale suggère une formation plus rapide que chez *Homo sapiens*. Cela appuie l'idée que la prolongation marquée de l'enfance est une caractéristique tardive dans l'évolution du genre *Homo*.

La taille corporelle relativement élevée et les proportions modernes indiquent toutefois que certains aspects de la biologie humaine étaient déjà en place. *Homo erectus* possédait une bipédie pleinement développée et une stature comparable à celle des humains récents. L'évolution n'a donc pas été linéaire ni uniforme. Certains caractères modernes apparaissent tôt, tandis que d'autres, comme la lenteur du développement, se mettent en place progressivement.

5.1.14. Conclusion

KNM-WT 15000 demeure l'un des fossiles les plus importants pour comprendre la croissance chez les hominines. Sa découverte a permis de relier, pour la première fois à ce degré de précision, dentition, squelette et proportions corporelles chez un individu juvénile ancien. L'étude de sa dentition montre que l'âge estimé dépend fortement de la méthode utilisée. Les standards humains modernes donnent un âge plus élevé que les analyses microstructurales. Le squelette indique une croissance encore inachevée, mais déjà avancée dans certains segments.

Les estimations de taille adulte varient selon les modèles adoptés. Certaines projections proposent un adulte très grand, d'autres une stature plus modérée. Ces divergences illustrent l'importance des hypothèses de départ, notamment concernant la forme de la courbe de croissance.

Au-delà des chiffres, KNM-WT 15000 révèle que la transition entre des rythmes de croissance proches des grands singes et ceux propres à *Homo sapiens* s'est faite progressivement. KNM-WT 15000 occupe une position intermédiaire. Il présente une morphologie corporelle moderne, mais probablement un calendrier de développement plus rapide que le nôtre. La croissance dentaire, en tant qu'indicateur fiable du temps biologique, constitue ici un outil essentiel pour reconstruire cette étape de l'évolution humaine.

Ce fossile ne fournit pas toutes les réponses, mais il impose une réflexion nuancée. Il montre que l'histoire de vie humaine ne s'est pas installée d'un seul coup. Elle s'est construite à partir de combinaisons variables de caractères anciens et nouveaux.

5.2. L'enfant de Taung

5.2.1. Contexte géologique et découverte scientifique

5.2.1.1. Cadre stratigraphique et environnement sédimentaire

Le spécimen connu sous le nom d'enfant de Taung provient d'une carrière de calcaire secondaire située en Afrique du Sud, à proximité de Kimberley. La formation géologique exploitée correspond à une accumulation massive de dépôts calcaires d'origine karstique. La masse calcaire atteignait plusieurs centaines de mètres d'épaisseur et environ 20 mètres de hauteur dans la zone d'extraction. Au moment de la découverte, environ 75 mètres de matériau avaient déjà été retirés, ce qui témoigne de l'ampleur des travaux industriels réalisés dans cette carrière [30].

Le crâne a été retrouvé dans une ancienne cavité karstique creusée dans la masse calcaire. Cette cavité, située à environ 15 mètres sous le sommet de la paroi, était comblée par un sédiment sableux partiellement cimenté par la chaux. Ce remplissage correspond à un dépôt secondaire qui a scellé le fossile dans un contexte relativement protégé. La conservation remarquable de la dentition et de la base du crâne s'explique en partie par cet environnement sédimentaire.

Le contexte géologique a joué un rôle important dans les débats scientifiques qui ont suivi la découverte. À l'époque, certains chercheurs ont supposé que des outils en pierre retrouvés dans des dépôts fluviaux voisins étaient contemporains du fossile. Cette association a conduit à l'idée que l'espèce *Australopithecus africanus* aurait vécu en même temps que des humains producteurs d'outils. Si tel avait été le cas, cette espèce ne pouvait pas être ancestrale. Nous savons aujourd'hui que cette interprétation reposait sur une erreur de corrélation stratigraphique entre des dépôts distincts [30].

Les datations plus récentes situent le fossile dans un intervalle compris entre environ 3,6 millions et 2 millions d'années, avec une estimation autour de 2,58 millions d'années. Cette chronologie l'inscrit pleinement dans la variabilité temporelle des australopithèques sud-africains et confirme qu'il appartient à une phase ancienne de l'évolution des hominines.

5.2.1.2. La publication de Dart et le contexte intellectuel de 1925

Lorsque Raymond Dart publie en 1925 la description du crâne juvénile, le cadre théorique dominant concernant l'évolution humaine est très différent de celui admis aujourd'hui. Au début du XX^e siècle, l'Asie est souvent considérée par plusieurs chercheurs comme une région probable d'origine de l'humanité, notamment après la découverte de fossiles d'hominines en Indonésie. L'Afrique ne constitue pas encore le foyer privilégié des recherches sur les origines humaines.

Dart propose que le spécimen représente un nouveau genre et une nouvelle espèce, qu'il nomme *Australopithecus africanus*. Il décrit un primate africain présentant une combinaison de caractères simiens et humains et suggère qu'il pourrait représenter une forme intermédiaire entre les grands singes et les humains. Il insiste sur la réduction des canines, la morphologie mandibulaire et la position de l'orifice occipital [30].

La réaction de la communauté scientifique est largement défavorable. On reproche au spécimen son jeune âge, jugé insuffisant pour établir des conclusions phylogénétiques solides. On critique également son origine géographique. Certains contestent même la formation linguistique du nom proposé. Dart, jeune professeur relativement isolé, se heurte à l'opposition de chercheurs influents.

Ce n'est qu'à partir du milieu du vingtième siècle, avec la multiplication des découvertes en Afrique australe, que la validité de son interprétation est progressivement reconnue. Les fossiles de Sterkfontein, Makapansgat, Kromdraai et Swartkrans confirment l'existence d'hominines bipèdes présentant un petit volume cérébral et une réduction des canines. L'enfant de Taung devient alors un spécimen fondateur dans l'histoire de la paléanthropologie.

5.2.2. Morphologie crânienne : une mosaïque de caractères

5.2.2.1. Morphologie faciale et maxillaire

La face de l'enfant de Taung présente une combinaison de traits primitifs et dérivés (figure 17). L'un des caractères les plus discutés concerne la fusion du prémaxillaire avec le maxillaire. Sur le palais, la suture est visible et s'étend vers la région située entre l'incisive latérale et la canine. Cette configuration évoque

davantage la condition observée chez l'enfant humain que celle des grands singes africains [30].

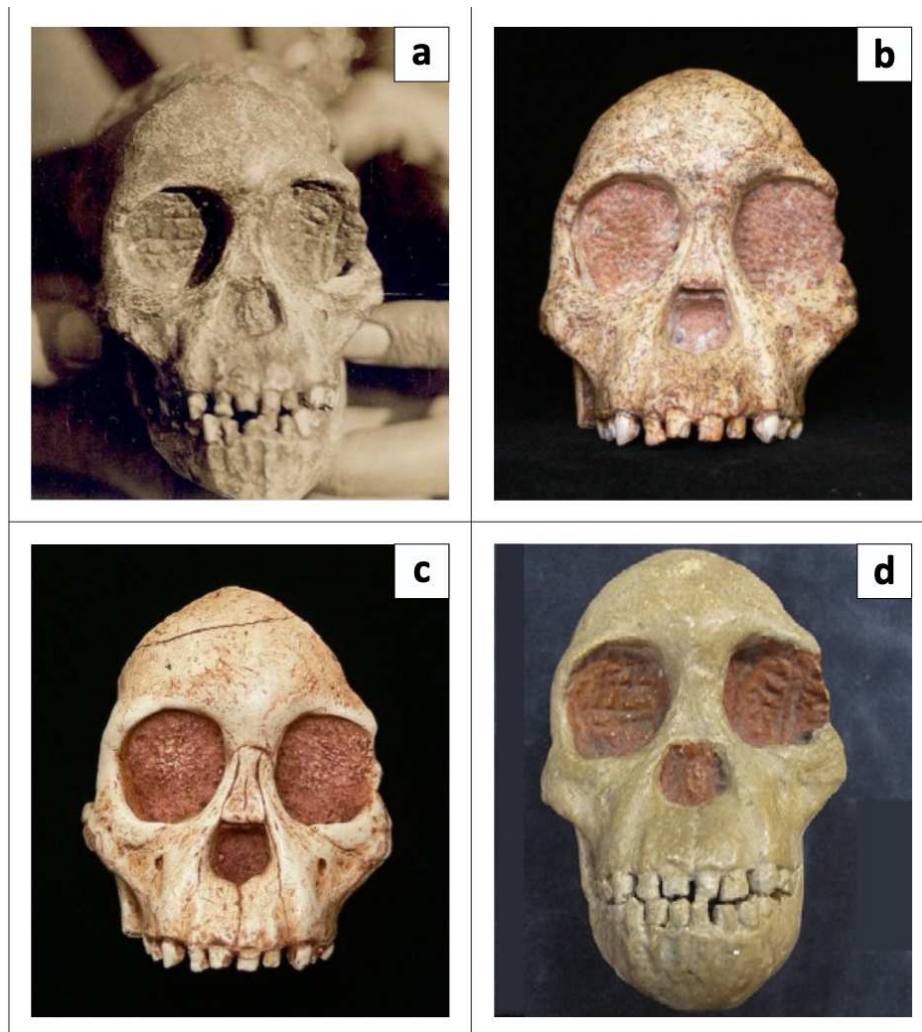


Figure 17: Vue frontale du crâne de l'Enfant de Taung, (a) L'une des photographies conservées dans les archives de l'Université de Nankin ; (b) photographie récente du fossile original (K.A. Kaszycka) ; (c) photographie actuelle d'un moulage contemporain (K.A. Kaszycka) ; (d) photographie de ce qui est considéré comme le plus ancien moulage en plâtre du crâne de Taung, offert au British Museum par Raymond Dart et actuellement conservé au Natural History Museum de Londres [36].

La présence d'un seul foramen pour le passage du nerf maxillaire supérieur rapproche *Australopithecus africanus* des humains et du chimpanzé. Chez l'orang-outan et le gibbon, la multiplicité des *foramina* est plus fréquente. Ce caractère isolé ne suffit pas à établir une relation phylogénétique, mais il s'intègre dans un ensemble cohérent de traits.

Les os nasaux sont courts et l'ouverture nasale est relativement élevée. Sous cet aspect, le crâne de Taung se rapproche davantage du chimpanzé que du gorille. Toutefois, la taille globale des mâchoires est réduite par rapport à celle des jeunes gorilles et chimpanzés du même âge (figure 18). Cette réduction participe à une transformation plus générale de l'appareil masticateur.



Figure 18: Vue latérale gauche du crâne de l'enfant de Taung [36].

5.2.2.2. Mandibule et symphyse

La mandibule constitue un élément central de l'interprétation. Le corps mandibulaire est relativement robuste. La symphyse est verticale et ne présente pas de renfort osseux transversal marqué. Chez les grands singes africains, la symphyse est généralement oblique et renforcée.

Cette morphologie mandibulaire rapproche Taung des australopithèques découverts ultérieurement en Afrique du Sud. Elle constitue un argument solide contre l'hypothèse d'un chimpanzé juvénile.

La réduction des canines et l'absence d'un système d'aiguisage fonctionnel entre la canine et la prémolaire confirment cette interprétation.

5.2.2.3 Base du crâne et posture

La position relativement antérieure de l'orifice occipital suggère une orientation de la tête compatible avec une posture plus verticale. Cette configuration indique une locomotion différente de celle des grands singes quadrupèdes.

Il ne s'agit pas d'une bipédie identique à celle des humains modernes, mais d'une adaptation locomotrice distincte de la posture quadrupède des pongidés actuels.

5.2.3. Volume endocrânien et proportions cérébrales

Le volume endocrânien estimé pour le juvénile est inférieur à 450 cm³. En tenant compte de la croissance restante, la capacité adulte probable n'aurait pas dépassé environ 520 cm³. Cette valeur demeure comparable à la variabilité observée chez les grands singes.

La longueur cérébrale estimée est d'environ 118 millimètres, la hauteur d'environ 70 millimètres et la largeur d'environ 84 millimètres. Les proportions indiquent une morphologie relativement allongée.

Ces données confirment que l'augmentation significative du volume cérébral est un phénomène tardif dans l'évolution des hominines. Chez Taung, la réduction des canines et la bipédie précèdent largement l'expansion cérébrale.

5.2.4. Dentition déciduale : caractères morphologiques et fonctionnels

5.2.4.1. Usure et alimentation

La dentition déciduale est presque complète et remarquablement conservée (figure 19). Les incisives sont petites et fortement usées. Certaines couronnes sont abrasées jusqu'à leur base. Cette usure suggère une alimentation solide déjà bien établie au moment du décès. Cette observation indique que l'individu ne dépendait plus exclusivement du lait maternel. Il était engagé dans une alimentation autonome ou en transition vers celle-ci [30]. La position verticale des dents constitue également un caractère plus proche de la condition humaine que de celle des grands singes africains.

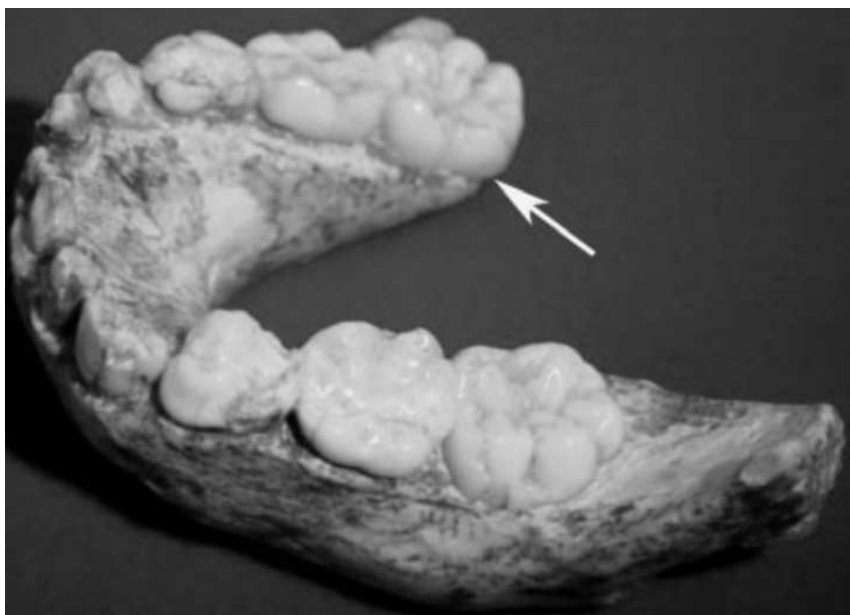


Figure 19 : Cliché du fossile original de la mandibule de l'Enfant de Taung [29].

5.2.4.2. Réduction des canines et absence de système d'aiguisage

La réduction des canines représente un point central de l'interprétation. Le diastème est absent ou très fortement réduit. Le système d'aiguisage fonctionnel entre la canine et la prémolaire n'est pas présent.

Chez les jeunes chimpanzés et gorilles, ce système est identifiable très tôt au cours du développement. Son absence chez Taung ne peut donc être attribuée à l'immaturité du spécimen.

La transformation du système canin apparaît ainsi comme l'une des modifications précoces dans l'évolution des hominines.

5.2.5. Premières molaires permanentes et morphologie occlusale

Les premières molaires permanentes sont parfaitement conservées. La première molaire maxillaire présente 4 cuspides bien développées. La première molaire mandibulaire en présente 5, avec une cinquième cuspidé postérieure bien marquée.

La disposition des sillons occlusaux est proche de celle observée chez les humains et chez certains grands singes. Bien que certaines proportions diffèrent d'une molaire humaine typique, des morphologies comparables existent dans la variabilité humaine.

Ces caractéristiques illustrent une mosaïque évolutive dans laquelle certains traits dentaires s'orientent vers la condition humaine tandis que d'autres conservent des aspects plus primitifs [30].

5.2.6. Développement dentaire et âge au décès

Les analyses par tomодensitométrie ont révélé les stades de formation des dents permanentes. Les incisives permanentes avaient achevé leur formation coronaire sans développement radiculaire. Les canines présentaient environ les trois quarts de leur couronne formée. Les prémolaires étaient proches de l'achèvement coronaire. La première molaire permanente présentait une racine formée entre la moitié et les trois quarts de sa longueur finale. La deuxième molaire était en cours de calcification. Aucune troisième molaire n'était visible.

Ce schéma correspond étroitement à celui observé chez les grands singes africains âgés d'environ 3,5 à 4 ans.

La durée de formation de la couronne de la première molaire permanente est estimée à environ 2,75 ans. En ajoutant la durée estimée de formation radiculaire,

l'âge au décès est situé entre 3,75 ans et presque 4 ans. Cette estimation confirme un rythme de maturation comparable à celui des grands singes africains.

5.2.7. Histoire de vie

Chez les primates, l'âge d'éruption de la première molaire permanente constitue un indicateur fiable du rythme de maturation somatique. Les espèces à développement rapide présentent une éruption précoce, tandis que les espèces à développement lent montrent un recul progressif des molaires dans la séquence d'éruption.

Lorsque l'on compare des individus appariés au même stade de formation de la première molaire permanente, les dents antérieures humaines sont nettement plus avancées que celles des grands singes. Taung se situe dans la variabilité des grands singes et nettement en dehors de celle des humains [30].

Même les enfants humains les plus jeunes présentant le même stade molaire montrent des dents antérieures plus avancées que Taung. La différence observée reflète un schéma développemental distinct et non un simple décalage chronologique.

Taung partage le rythme et le schéma de croissance des grands singes africains. L'histoire de vie humaine moderne, marquée par une enfance prolongée et un remplacement dentaire précoce, n'était pas encore en place chez Taung.

5.2.8. Conclusion

Sur le plan anatomique, l'enfant de Taung possède des traits hominines clairs, notamment la réduction des canines, l'absence de système d'aiguisage fonctionnel et une base du crâne compatible avec une posture plus verticale. Sur le plan développemental, il conserve un rythme de maturation comparable à celui des grands singes africains.

La réduction des canines et la bipédie apparaissent comme des transformations précoces dans l'évolution des hominines. L'allongement de l'enfance, la réorganisation du calendrier dentaire et l'expansion cérébrale constituent des acquisitions plus tardives.

L'enfant de Taung éclaire ainsi une étape clé de l'évolution des hominines, montrant que les transformations anatomiques et les modifications du rythme de développement ne se produisent pas simultanément, mais selon des trajectoires partiellement indépendantes.

5.3. L'enfant australopithèque de Dikika

5.3.1. Cadre géographique, contexte de recherche

5.3.1.1. La région de Dikika et les objectifs des recherches

Dikika est située dans la basse vallée de l'Awash, dans la région Afar, en Éthiopie. Le secteur appartient à la formation géologique de l'Hadar, connue pour avoir livré des fossiles attribués à *Australopithecus afarensis*, dont le spécimen surnommé Lucy. La zone est composée d'une succession de couches sédimentaires déposées à partir d'environ trois millions quatre cent mille ans puis entaillées par l'érosion des cours d'eau, en particulier l'Awash et la rivière Mille [31].

À partir de 1999, un programme de recherche à Dikika a mené des études et des fouilles dans des badlands qui exposent des sédiments du Pliocène et du Pléistocène au sud de l'Awash.

5.3.1.2. Identité du fossile, caractère exceptionnel et enjeux pour l'étude de la croissance

Le fossile est inventorié sous le numéro DIK-1-1 et est souvent désigné sous le surnom Selam ou enfant de Dikika. Il s'agit d'un squelette partiel juvénile attribué à *Australopithecus afarensis*, daté d'environ 3,3 millions d'années, avec une fourchette mentionnée entre 3,310 et 3,335 millions d'années. L'âge au décès est estimé autour de 3 ans. Cette combinaison, à savoir un individu très jeune, un squelette partiel associé, et une conservation crânienne remarquable, rend le spécimen central pour aborder l'ontogenèse, le développement dentaire, la croissance cérébrale et l'évolution de l'histoire de vie chez les hominines anciens, dans un intervalle chronologique très antérieur aux juvéniles mieux connus du Pléistocène [31].

5.3.2. Contexte de découverte, récupération et préparation

5.3.2.1. Découverte

La découverte est attribuée à une équipe dirigée par Zeresenay Alemseged. Le crâne et le squelette partiel associé ont été récupérés sur le site DIK-1 de la région de recherche de Dikika en 2000, 2002 et 2003.

La découverte fut longue, avec une extraction de la gangue sédimentaire ayant demandé plus de 5 ans, ce qui souligne à la fois la complexité technique du dégagement et le souci de préserver les surfaces anatomiques et les structures fragiles.

5.3.3. État de conservation du crâne et du squelette associé

5.3.3.1. Intégrité crânienne et accès à l'endocaste naturel

Le crâne est décrit comme intact à l'exception de parties de l'écaille frontale et de portions importantes des deux os pariétaux. Ces éléments se sont détachés, révélant un endocaste cérébral naturel complet. La présence d'un endocaste naturel complet est rare et particulièrement utile, car elle permet d'approcher directement la taille endocrânienne et certains aspects de la forme interne de la boîte crânienne sans dépendre uniquement de reconstructions théoriques.

5.3.3.2. Mandibule en articulation et conséquences des micro-déplacements

La mandibule est complète et reste en articulation avec le crâne, mais elle a glissé vers l'avant de quelques millimètres. Ce glissement est proposé comme un facteur ayant pu déplacer la région zygomatiko-maxillaire droite ainsi que la région nasales et supraorbitaire gauche dans la même direction.

5.3.3.3. Éléments rares conservés et état de la dentition

Un os hyoïde est conservé sous le palais, ce qui est signalé comme un élément remarquable. La dentition déciduale est largement préservée, toutes les dents de lait étant conservées sauf les couronnes des incisives mandibulaires gauches. Cette conservation autorise une description détaillée de la morphologie dentaire et une analyse fine des stades de développement des dents permanentes encore incluses dans les maxillaires [32].

5.3.4. Estimation de l'âge au décès et du sexe

5.3.4.1. Indicateurs dentaires observés au moment de la mort

Toutes les dents déciduales avaient fait éruption et étaient en occlusion au moment de la mort (figure 20). La tomодensitométrie révèle des couronnes de premières molaires permanentes non éruptées mais complètement formées, avec des signes clairs de développement radiculaire. Des couronnes partielles de deuxièmes molaires sont également présentes. Les couronnes des prémolaires ainsi que celles des canines et incisives permanentes sont observables.

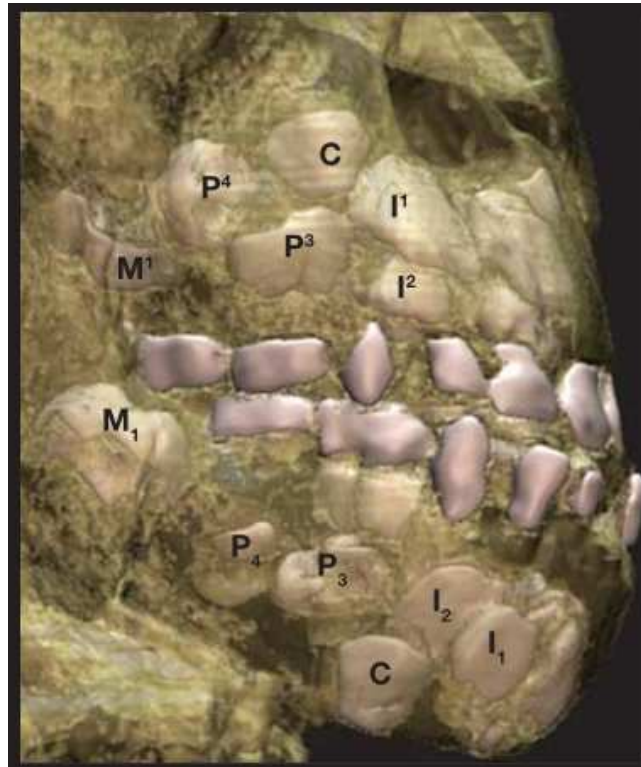


Figure 20 : Reconstruction tridimensionnelle d'images du maxillaire et de la mandibule en occlusion, montrant la dentition déciduale et permanente de DIK-1-1 [31].

5.3.4.2. Indices utilisés pour déterminer le sexe

En supposant l'attribution à *Australopithecus afarensis*, des mesures issues de la tomодensitométrie des couronnes dentaires permanentes complètement formées suggèrent un sexe féminin. L'argument repose sur les dimensions des couronnes et sur la manière dont ces dimensions s'insèrent dans les attentes de variation sexuelle pour l'espèce [31].

5.3.5. Morphologie crânienne comparative

5.3.5.1. Proportions faciales et prognathisme

La taille et les proportions du visage de DIK-1-1 sont décrites comme ressemblant à celles de spécimens juvéniles tels que AL333-105 attribué à *Australopithecus afarensis* et l'enfant de Taung, attribué à *Australopithecus africanus*. En termes de prognathisme global, l'individu est proche des spécimens juvéniles et adultes des deux espèces.

En vue latérale, le profil facial forme une ligne relativement droite allant de la selle au point naso-spinal puis au point prosthion. Une distinction est introduite avec les adultes d'*Australopithecus afarensis*, chez lesquels le contour médio-facial est

décrit comme plus vertical, tandis que le clivus sous-nasal reste plus prognathe. Cette différence suggère une modification ontogénétique de la distribution du prognathisme au cours de la croissance.

5.3.5.2. Volume endocrânien, limites de mesure et estimations alternatives

Une estimation préliminaire du volume de l'endocrâne à partir des images de tomodensitométrie donne une valeur de 235 cm³. Cette valeur est considérée comme une sous-estimation en raison d'une légère déformation de la région occipitale et de zones de la base crânienne où l'interface entre l'os et la matrice n'est pas clairement lisible.

Une estimation alternative est calculée à partir d'une corrélation entre le volume endocrânien et une combinaison de mesures, la largeur endocrânienne et l'arc médio-sagittal, établies sur une série ontogénétique des chimpanzés et des gorilles. En utilisant des équations de régression, le volume endocrânien est estimé 275 et 330 cm³. Cette fourchette est rapprochée du volume observé chez un chimpanzé commun d'âge dentaire comparable, autour de 3 ans.

5.3.5.3. Pourcentage de volume adulte atteint et chevauchement des trajectoires

L'individu aurait complété entre environ 65% et 88% d'un volume endocrânien adulte moyen estimé entre 375 et 425 cm³ pour une femelle adulte d'*Australopithecus afarensis*. Le volume endocrânien proportionnel, tel qu'exprimé en pourcentage du volume adulte moyen complété, se situe dans une zone où les schémas des grands singes africains et des humains modernes se chevauchent largement. Dans ce cadre, une attribution stricte à l'un ou l'autre modèle n'est pas possible sur ce seul critère.

DIK-1-1 tombe en dessous du taux moyen des grands singes africains et se rapproche globalement du taux moyen des humains modernes. Chez les humains modernes, des taux proportionnels plus bas sont liés à un volume adulte très élevé.

Dans le cas d'*Australopithecus afarensis*, dont le volume adulte est dans la gamme des grands singes africains, un taux proportionnel plus bas impliquerait une croissance cérébrale absolue plus lente, donc potentiellement une période de croissance cérébrale prolongée.

5.3.6. Mandibule et caractères comparatifs

5.3.6.1. Ressemblances avec les juvéniles d'*Australopithecus afarensis*

La mandibule de DIK-1-1 ressemble étroitement à celle de spécimens juvéniles d'*Australopithecus afarensis*. Le contour externe symphysaire est bulbeux et relativement vertical. Cette configuration est décrite comme similaire à celle observée chez les adultes de Hadar attribués à *Australopithecus afarensis*.

5.3.6.2. Foramen mentonnier et position le long du corps mandibulaire

Un seul foramen mentonnier antéro-supérieur est présent et s'ouvre juste en dessous du milieu du corps mandibulaire à la hauteur de la première molaire déciduale.

5.3.7. Dentition déciduale et morphologie détaillée

5.3.7.1. Incisives déciduales

Les incisives centrales maxillaires déciduales sont plus grandes que les incisives latérales. Leur morphologie générale est décrite comme similaire à celle des grands singes juvéniles. En vue vestibulaire, elles sont en forme d'éventail. Une comparaison est faite avec l'enfant de Taung, dont les incisives sont décrites comme plus cylindriques, tout en précisant que des dommages peuvent avoir altéré la forme originale observée chez Taung. Les incisives mandibulaires déciduales sont petites et de taille similaire.

5.3.7.2. Canines déciduales

Les canines maxillaires déciduales présentent des couronnes en forme de losange en vue vestibulaire. La canine mandibulaire déciduale est décrite comme haute, pointue et convexe selon l'axe mésio-distal. Elle dépasse le niveau occlusal des incisives déciduales et des molaires déciduales.

5.3.7.3. Première molaire déciduale et contraste avec les grands singes

La cuspidé mésio-linguale de la première molaire déciduale est plus grande que la cuspidé disto-linguale. Ces caractères distinguent cette dent de celles des grands singes, décrites comme comprimées selon l'axe vestibulo-lingual et présentant une cuspidé principale dominante.

5.3.7.4. Synthèse crânio-dentaire et attribution à *Australopithecus afarensis*

Sur la base de nombreuses similarités crânio-dentaires avec les spécimens juvéniles et adultes de Hadar, l'attribution de DIK-1-1 à *Australopithecus afarensis* est retenue. Il est aussi précisé que les canines et molaires déciduales ne présentent pas la morphologie plus simienne mentionnée pour *Australopithecus anamensis* et *Ardipithecus ramidus*, ce qui renforce l'idée d'une cohérence avec le groupe de Hadar.

5.3.8. Développement des dents permanentes

Les couronnes des premières molaires permanentes sont complètement formées et montrent un développement radiculaire clair, tout en n'étant pas encore en éruption. Les couronnes des deuxième molaires permanentes sont partielles. Les couronnes des prémolaires, des canines permanentes et des incisives permanentes sont présentes [31].

5.3.9. Locomotion et mosaïque post-crânienne

5.3.9.1. Indices de bipédie

Le pied et d'autres éléments de la partie inférieure du membre fournissent des preuves claires de locomotion bipède. La formulation insiste sur la robustesse de l'argument, ce qui place la bipédie dans le registre comportemental du taxon à ce stade juvénile.

5.3.9.2. Indices d'aptitudes arboricoles

En parallèle, l'omoplate est décrite comme de type gorille et les phalanges manuelles sont longues et courbées. Ces caractères soulèvent des questions sur l'importance du comportement arboricole dans le répertoire locomoteur. L'association de traits compatibles avec la bipédie et de traits compatibles avec l'arboricolie correspond à une mosaïque fonctionnelle, où la locomotion bipède n'implique pas nécessairement l'abandon immédiat des comportements en milieu arboré.

5.3.10. Implications pour la croissance cérébrale, la durée de dépendance et l'histoire de vie

5.3.10.1. Chevauchement entre trajectoires de grands singes africains et humains modernes

La croissance cérébrale de DIK-1-1, exprimée en pourcentage du volume endocrânien adulte moyen complété, se situe à un stade où les schémas des grands singes africains et des humains modernes se chevauchent largement. Ce chevauchement empêche une classification simple. Cette conclusion découle directement du fait que, à un âge juvénile, les proportions atteintes peuvent être proches entre groupes, surtout lorsque les volumes adultes diffèrent.

5.3.10.2. Hypothèse d'une croissance cérébrale absolue plus lente chez *Australopithecus afarensis*

Il est mis en avant que DIK-1-1 présente un volume endocrânien proportionnel plutôt bas. Chez l'humain moderne, une proportion plus basse résulte surtout d'un volume adulte très élevé, alors que chez *Australopithecus afarensis*, dont le volume adulte est dans la gamme des grands singes africains, une proportion basse implique plutôt une croissance cérébrale absolue plus lente. Cette inférence ouvre la possibilité d'une croissance cérébrale prolongée dans le temps, sans augmentation spectaculaire du volume adulte.

5.3.10.3. Conséquences possibles sur la dépendance infantile

Une croissance cérébrale prolongée est associée, sur le plan fonctionnel et comportemental, à une dépendance plus longue aux soins. L'idée est que, même si la dentition déciduale suit un modèle compatible avec une maturation relativement rapide, une croissance cérébrale étalée peut prolonger la période pendant laquelle un jeune individu reste dépendant des adultes. La taille du cerveau indique qu'un rythme de croissance de type humain pouvait être en cours d'évolution, tout en conservant un cerveau de taille proche de celle des grands singes.

5.3.11. Conclusion

L'enfant de Dikika, DIK-1-1, attribué à *Australopithecus afarensis* et daté d'environ 3 300 000 ans, fournit un ensemble exceptionnel de données sur un hominine très jeune. Le crâne est largement préservé et expose un endocaste naturel complet, la mandibule est complète et en articulation malgré un léger glissement antérieur, et un os hyoïde est conservé sous le palais. La dentition déciduale est presque complète et la tomodensitométrie rend visibles les dents permanentes en

formation, montrant des premières molaires permanentes à couronnes complètes avec racines en développement, des deuxième molaires en cours de formation et des dents antérieures permanentes encore incomplètes.

L'âge au décès, estimé à environ 3 ans à partir d'un modèle de grand singe africain, place l'individu à un stade où les proportions de croissance cérébrale se chevauchent entre humains modernes et grands singes africains.

Les estimations endocrâniennes, allant d'une mesure minimale de 235 cm³ à une fourchette de 275 à 330 cm³ par estimation indirecte, conduisent à exprimer la croissance cérébrale en proportion d'un volume adulte attendu. Dans ce cadre, une proportion relativement basse, combinée à un volume adulte de type grand singe, soutient l'hypothèse d'une croissance cérébrale absolue plus lente et potentiellement prolongée, avec des implications possibles sur la durée de dépendance.

Sur le plan cranio-dentaire, la morphologie faciale, la mandibule, la symphyse et la dentition déciduale s'accordent étroitement avec les séries de Hadar et soutiennent l'attribution à *Australopithecus afarensis*.

Sur le plan locomoteur, les éléments du membre inférieur soutiennent une bipédie claire, tandis que l'omoplate de type gorille et les phalanges manuelles longues et courbées suggèrent le maintien d'aptitudes arboricoles. L'ensemble du spécimen illustre ainsi une mosaïque anatomique et développementale et constitue un repère majeur pour discuter la relation entre maturation dentaire, croissance cérébrale, locomotion et évolution de l'histoire de vie au Pliocène.

6. Conclusion

La croissance humaine constitue l'une des principales particularités biologiques de notre espèce. Comparée à celle des grands singes, elle est beaucoup plus longue et plus lente et s'accompagne d'une dépendance prolongée des jeunes individus envers les adultes. Cette particularité représente un élément majeur de l'évolution humaine car elle a permis le développement progressif de nombreuses capacités propres aux humains modernes, notamment sur les plans cérébral, cognitif, social et culturel.

Chez les grands singes, la croissance est plus rapide et l'âge adulte est atteint plus tôt. À l'inverse, chez les humains, le développement se poursuit pendant de nombreuses années après la naissance. L'enfance et l'adolescence sont particulièrement prolongées, avec une maturation osseuse, dentaire et cérébrale plus tardive. Cette longue période de développement semble directement liée à l'augmentation du volume cérébral au cours de l'évolution humaine ainsi qu'à la nécessité d'un apprentissage social et culturel complexe. L'être humain doit progressivement acquérir le langage, les comportements sociaux, les connaissances techniques et les capacités d'adaptation à son environnement. Cette croissance prolongée permet donc la mise en place d'un développement beaucoup plus complexe que chez les autres primates.

L'étude du développement cranio-dentaire occupe une place importante dans la compréhension de cette évolution. Les dents représentent des marqueurs biologiques particulièrement fiables car elles enregistrent les rythmes de croissance et de maturation tout en se conservant très bien dans le temps. Elles permettent ainsi d'étudier les trajectoires de développement des espèces actuelles mais également celles des espèces fossiles. Les fossiles juvéniles étudiés en paléanthropologie, comme l'enfant de Taung, l'enfant de Dikika ou encore le garçon de Nariokotome, ont montré que les hominines présentaient des rythmes de croissance intermédiaires entre ceux des grands singes et ceux des humains modernes. Ces découvertes montrent que l'allongement de la croissance humaine s'est mis en place progressivement au cours de l'évolution.

Comprendre l'évolution biologique de la croissance humaine apparaît aujourd'hui essentiel pour mieux comprendre certaines pathologies actuelles. Comme la croissance humaine est longue, le développement est particulièrement sensible aux facteurs environnementaux, nutritionnels, hormonaux et fonctionnels. Les modifications récentes du mode de vie, notamment les changements alimentaires et la diminution des contraintes masticatoires, semblent avoir influencé le développement du massif crânio-facial.

Ainsi, les pathologies dentaires et crânio-faciales ne doivent pas être considérées uniquement comme des anomalies isolées mais également comme les

conséquences possibles d'une évolution biologique complexe associée aux transformations du mode de vie humain.

L'étude comparative entre les humains, les grands singes et les fossiles juvéniles permet donc de replacer les problématiques odontologiques actuelles dans une perspective évolutive plus globale. Enfin, cette approche montre que la compréhension de la croissance humaine nécessite une vision multidisciplinaire associant odontologie, anthropologie, biologie du développement et paléanthropologie. L'étude de l'évolution des rythmes de croissance apporte ainsi des éléments essentiels pour mieux comprendre les caractéristiques biologiques de notre espèce ainsi que certaines problématiques cliniques actuelles.

7. Bibliographie

1. Bogin B. Patterns of human growth. 3rd ed. Cambridge: Cambridge University Press; 2012.
2. Harvey PH, Clutton-Brock TH. Life history variation in primates. *Evolution*. 1985;39(3):559-581. doi:10.1111/j.1558-5646.1985.tb00395.x
3. Jones JH. Primates and the evolution of long, slow life histories. *Curr Biol*. 2011;21(18):R708-R717. doi:10.1016/j.cub.2011.08.025
4. Smith BH, Tompkins RL. Toward a life history of the Hominidae. *Annu Rev Anthropol*. 1995;24:257-279. doi:10.1146/annurev.an.24.100195.001353
5. Robson SL, Wood B. Hominin life history: reconstruction and evolution. *J Anat*. 2008;212(4):394-425. doi:10.1111/j.1469-7580.2008.00867.x
6. Smith BH. Life history and the evolution of human maturation. *Evol Anthropol*. 1994;2(4):134-142. doi:10.1002/evan.1360020406
7. Kay RF. The functional adaptations of primate molar teeth. *Am J Phys Anthropol*. 1975;43(2):195-216. doi:10.1002/ajpa.1330430207
8. Nelson SJ, Ash MM. Wheeler's dental anatomy, physiology and occlusion. 9th ed. St. Louis (MO): Saunders Elsevier; 2010.
9. Beynon AD, Dean MC. Distinct dental development patterns in early fossil hominids. *Nature*. 1988;335(6190):509-514. doi:10.1038/335509a0
10. Smith BH. Growth and development and its significance for early hominid behaviour. *Ossa*. 1989;14:63-96
11. Smith BH. Dental development and the evolution of life history in Hominidae. *Am J Phys Anthropol*. 1991;86(2):157-174. doi:10.1002/ajpa.1330860203
12. Beynon AD, Dean MC, Reid DJ. Histological study on the chronology of the developing dentition in gorilla and orangutan. *Am J Phys Anthropol*. 1991;86(2):189-203. doi:10.1002/ajpa.1330860206
13. Smith BH. Standards of human tooth formation and dental age assessment. In: Kelley MA, Larsen CS, editors. *Advances in dental anthropology*. New York: Wiley-Liss; 1991. p.143-168.

14. Smith BH, Crummett TL, Brandt KL. Ages of eruption of primate teeth: a compendium for aging individuals and comparing life histories. *Yearb Phys Anthropol.* 1994;37:177-231. doi:10.1002/ajpa.1330370608
15. Bolter DR, Zihlman AL. Brief communication: dental development timing in captive *Pan paniscus* with comparisons to *Pan troglodytes*. *Am J Phys Anthropol.* 2011;145(4):647-652. doi:10.1002/ajpa.21517
16. Machanda Z, Brazeau NF, Bernard AB, Donovan RM, Papakyrikos AM, Wrangham R, Smith TM. Dental eruption in East African wild chimpanzees. *J Hum Evol.* 2015;82:137-144. doi:10.1016/j.jhevol.2015.02.009
17. Walker A. Dietary hypotheses and human evolution. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 1981;292(1057):57-64. doi:10.1098/rstb.1981.0025
18. Lovejoy CO. Evolution of human walking. *Sci Am.* 1988;259(5):118-125
19. Rosenberg KR. The evolution of modern human childbirth. *Yearb Phys Anthropol.* 1992;35:89-124. doi:10.1002/ajpa.1330350605
20. Cofran Z. Brain size growth in *Australopithecus*. *J Hum Evol.* 2019;130:72-82. doi:10.1016/j.jhevol.2019.02.006
21. Brown FH, Harris J, Leakey R, Walker A. Early *Homo erectus* skeleton from west Lake Turkana, Kenya. *Nature.* 1985;316(6028):788-792. doi:10.1038/316788a0
22. Clegg M, Aiello LC. A comparison of the Nariokotome *Homo erectus* with juveniles from a modern human population. *Am J Phys Anthropol.* 1999;110(1):81-93. doi:10.1002/(SICI)1096-8644(199909)110:1<81::AID-AJPA7>3.0.CO;2-O
23. Smith SL. Skeletal age, dental age, and the maturation of KNM-WT 15000. *Am J Phys Anthropol.* 2004;125(2):105-120. doi:10.1002/ajpa.10376
24. Smith BH. Growth and development of the Nariokotome youth, KNM-WT 15000. In: Grine FE, Fleagle JG, Leakey RE, editors. *The first humans: origin and early evolution of the genus Homo*. Dordrecht: Springer; 2009. p.437-451. doi:10.1007/978-1-4020-9980-9_10
25. McCarthy RC, Wescott DJ, Cunningham DL, Maddux SD, Graves RR. Just how strapping was KNM-WT 15000? *J Hum Evol.* 2010;59(5):542-554. doi:10.1016/j.jhevol.2010.06.007
26. Ruff CB, Burgess ML. How much more would KNM-WT 15000 have grown? *J Hum Evol.* 2015;80:74-82. doi:10.1016/j.jhevol.2014.11.001

27. Cunningham DL, Graves RR, Wescott DJ, McCarthy RC. The effect of ontogeny on estimates of KNM-WT 15000's adult body size. *J Hum Evol.* 2018;121:119-127. doi:10.1016/j.jhevol.2018.04.002
28. Baab KL. A fresh look at an iconic human fossil: Virtual reconstruction of the KNM-WT 15000 cranium. *J Hum Evol.* 2025;202:103664. doi:10.1016/j.jhevol.2025.103664
29. Bromage TG, Lacruz RS, Ramirez Rozzi FV. Dental enamel hypoplasia, age at death, and weaning in the Taung child. *S Afr J Sci.* 2005;101(11-12):567-569
30. Rowan J, Wood B. Dart and the Taung juvenile: making sense of a century-old record of hominin evolution in Africa. *Biol Lett.* 2024;20(7):20240185. doi:10.1098/rsbl.2024.0185
31. Alemseged Z, Spoor F, Kimbel WH, Bobe R, Geraads D, Reed D, Wynn JG. A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia. *Nature.* 2006;443(7109):296-301. doi:10.1038/nature05047
32. Thompson JC, McPherron SP, Bobe R, Reed D, Barr WA, Wynn JG, et al. Taphonomy of fossils from the hominin-bearing deposits at Dikika, Ethiopia. *J Hum Evol.* 2015;86:112-135. doi:10.1016/j.jhevol.2015.06.013
33. Maddux SD, Ward CV, Brown FH, Plavcan JM, Manthi FK. A 750,000 year old hominin molar from the site of Nadung'a, West Turkana, Kenya. *J Hum Evol.* 2015;80:179-183. doi:10.1016/j.jhevol.2014.11.005
34. Dean C, Leakey MG, Reid D, Schrenk F, Schwartz GT, Stringer C, Walker A. Growth processes in teeth distinguish modern humans from *Homo erectus* and earlier hominins. *Nature.* 2001;414(6864):628-631. doi:10.1038/414628a
35. Hamada Y, Usono T. Longitudinal analysis of length growth in the chimpanzee (*Pan troglodytes*). *Am J Phys Anthropol.* 2002;118(3):268-284. doi:10.1002/ajpa.10078
36. Strkalj G, Kaszycka KA. Shedding new light on an old mystery: Early photographs of the Taung Child. *S Afr J Sci.* 2012;108(11-12):Art. #1224, 4 p. doi:10.4102/sajs.v108i11/12.1224
37. Bogin B. Human growth and development. In: Muehlenbein MP, editor. *Basics in Human Evolution*. London: Academic Press; 2015. p. 285-293. doi:10.1016/B978-0-12-802652-6.00020-7

38. Crews DE, Bogin B. Human Life History Evolution: Growth, Development, and Senescence. In: Larsen CS, editor. *A Companion to Biological Anthropology*. 2nd ed. Hoboken (NJ): Wiley Blackwell; 2023. p. 122-139. doi:10.1002/9781119828075.ch8
39. Bogin B, Smith BH. Evolution of the human life cycle. In: Stinson S, Bogin B, O'Rourke D, editors. *Human Biology: An Evolutionary and Biocultural Perspective*. 2nd ed. Hoboken (NJ): Wiley-Blackwell; 2012. p. 515-545
40. Akin JJ. Croissance générale de l'enfant. EMC - Odontologie/Orthopédie dentofaciale. 2012;23-450-A-10:1-11

8. Liste des figures

Figure 1: Comparaison des stades de l'histoire de vie chez les primates non humains et chez les humains [38].	19
Figure 2: Courbes de distance et de vitesse de croissance staturale au cours du développement humain [37].	22
Figure 3: Courbes de Scammon : variations des volumes de différents tissus du corps humain [40].	23
Figure 4 : Évolution des proportions corporelles au cours de la croissance humaine après la naissance [39].	25
Figure 5 : Évolution des rythmes de croissance des différents tissus au cours du développement humain [39].	27
Figure 6 : Comparaison des vitesses de croissance staturale chez les filles et les garçons au cours de l'enfance et de l'adolescence [40].	29
Figure 7: Relations entre le pic de croissance staturale, la maturation pubertaire et l'éruption des dents permanentes chez les filles et les garçons.[40].	30
Figure 8: Courbes de distance et de vitesse de croissance corporelle chez le chimpanzé [37].	41
Figure 9 : Comparaison des courbes de croissance staturale et des vitesses de croissance chez les humains et le chimpanzé au cours du développement [38].	46
Figure 10: Comparaison des principaux repères du développement chez les hominoïdes [39].	48
Figure 11: Comparaison de la croissance de la masse cérébrale chez les humains et le chimpanzé au cours du développement postnatal [39].	51
Figure 12 : Corrélation entre la taille cérébrale, les stades du développement et l'âge d'éruption de la première molaire (M1) chez les hominines [39].	53
Figure 13: Localisation géographique du site de Nariokotome III dans le nord du Kenya, à proximité du lac Turkana [21].	68
Figure 14: Différentes vues du crâne et de la mandibule du spécimen KNM-WT 15000 (« Turkana Boy ») [21].	70
Figure 15 : Clichés latéraux de la dentition mandibulaire du spécimen KNM-WT 15000 [24].	72
Figure 16 : Estimations de la stature et de la masse corporelle adultes de KNM-WT 15000 selon différents modèles de croissance [27].	74

Figure 17: Vue frontale du crâne de l'Enfant de Taung [36].	82
Figure 18: Vue latérale gauche du crâne de l'enfant de Taung [36].	83
Figure 19 : Cliché du fossile original de la mandibule de l'Enfant de Taung [29].	84
Figure 20 : Reconstruction tridimensionnelle d'images du maxillaire et de la mandibule en occlusion, montrant la dentition déciduale et permanente de DIK-1-1 [31].	89

9. Liste des tableaux

Tableau 1 : Comparaison des masses cérébrales et corporelles à la naissance et à l'âge adulte chez les grands singes et les humains [39].....	49
---	----

Thèse d'exercice : Chir. Dent. : Lille : Année 2026

Étude de l'évolution de la croissance crânio-faciale et dentaire des hominidés actuels et fossiles. / **Mathilda BENOITS-DESJARDINS**. - p.104 : ill. 21 ; réf. 40

Domaines : Sciences fondamentales (anatomie, anthropologie, croissance)

Mots clés Libres : Croissance dentaire ; Hominidés, Anthropologie ; Paléoanthropologie ; Développement ; Évolution ; Ontogenèse ; Dentition ; Primates ; Fossiles juvéniles ; Développement dentaire.

Résumé de la thèse en français

La croissance et le développement constituent des éléments essentiels dans l'étude de l'évolution des hominidés. Chez les humains modernes, la croissance se caractérise par une durée particulièrement longue, une enfance prolongée et une maturation tardive comparativement aux grands singes. Ces particularités biologiques ont joué un rôle majeur dans l'évolution humaine en permettant le développement progressif des capacités cognitives, sociales et culturelles propres à notre espèce.

Cette thèse s'intéresse à l'évolution de la croissance chez les hominidés actuels et fossiles, à travers l'étude du développement crânio-facial et dentaire.

Ce travail propose une synthèse des connaissances actuelles concernant les stades de croissance des humains et des grands singes, puis met en évidence les avantages et les difficultés d'interprétation des fossiles juvéniles à travers plusieurs fossiles emblématiques de la paléoanthropologie, notamment l'enfant de Taung, l'enfant de Dikika et le garçon de Nariokotome.

L'étude comparative des hominidés actuels et fossiles montre que les hominines fossiles présentent des rythmes de croissance intermédiaires entre ceux des grands singes et ceux des humains modernes, suggérant une mise en place progressive du cycle de vie humain au cours de l'évolution

JURY :

Président : Monsieur le Professeur Thomas COLARD

Assesseurs : Madame le Docteur Faustine GERARD

Monsieur le Docteur Jérôme VANDOMME

Monsieur le Docteur Philippe ROCHER