

Estimation de la taille et du poids corporel chez les rongeurs (Rodentia, Mammalia) à partir de la taille des incisives

Incisors as body-size predictor among rodents (Rodentia, Mammalia)

Virginie PARRA et Jean-Jacques JAEGER*

Institut des sciences de l'évolution, Université Montpellier-II (USTL), case courrier, 64, place Eugène-Bataillon, 34095 Montpellier cedex 5, France

ABSTRACT

Incisors with continuous growth are characteristic of rodents, and microfossil layers contain many of these incisors. For several extant families of rodents, the allometric relationships between the size of the upper incisor and the skull-length, the body-size and the body mass were quantified, in order to estimate the body-size of fossil rodents. Therefore, the fossil incisors can be helpful for studying the composition and the structure of the communities of fossil rodents. This method was applied to a fossil rodent community from Algeria.

Keywords: Rodent, Incisor, Body-size, Allometry, Community, Ternifine

RÉSUMÉ

Les incisives à croissance continue caractérisent les rongeurs. On les trouve abondamment dans les gisements fossiles à micromammifères. Nous avons mis en évidence des relations d'allométries hautement significatives entre la taille de l'incisive supérieure et d'autres paramètres de taille des rongeurs actuels. Ces relations d'allométrie permettent de connaître avec une assez bonne précision la taille et la masse corporelle chez les espèces fossiles. Les incisives peuvent de ce fait refléter la composition et la structuration par la taille des communautés fossiles et aider à leur étude à la lueur des modèles écologiques existants. Cette approche a été appliquée à une communauté fossile du Maghreb, le gisement de Ternifine connu pour ses hommes fossiles acheuléens.

Mots clés : Rongeur, Incisive, Taille corporelle, Masse corporelle, Allométrie, Communauté, Ternifine

ABRIDGED VERSION

Rodent species represent more than half of the whole mammal species, and since the origin of this group, they have always dominated the herbivorous mammal communities. Rodent localities contain numerous incisors. The aim of this work is to optimize the information yield by these incisors.

Body-size in mammals has been correlated by several authors with many aspects of their physiology, morphology and behaviour (Damuth, 1981; Peters, 1983; Damuth, 1987; Elgar and

Harvey, 1987; Barbault, 1988; Blackburn et al., 1990; Damuth and McFadden, 1990; Eisenberg, 1990; Maiorana, 1990; Martin, 1990; McNab, 1990; Brown et al., 1993; Marquet et al., 1995). It is therefore very important to be able to estimate body-size of fossil mammals. Some authors gave examples of such estimations, but they used different parameters, such as length of long bones or size of the $M/1$ (Gingerich et al., 1982; Legendre, 1989; Gingerich, 1990; Martinez and Sudre 1995). Rodents

Note présentée par Yves Coppens.

Note remise le 28 avril 1997, acceptée après révision le 13 octobre 1997.

* E-mail : jaeger@isem.univ-montp2.fr

reach their sexual maturity very soon, and their teeth do not grow during the rest of their life. Furthermore, teeth sizes have a very high heritability among rodents (Bader, 1965).

We followed the classification proposed by Wilson and Reeder (1993) for all the species we studied. For several extant families of rodents (Muridae, Heteromyidae, Dipodidae and Sciuridae), the relationships between the size of the upper incisor and other parameters of size such as the skull length, the body length and the body weight were quantified. For each specimen, the following parameters have been measured: the mesio-distal diameter of the upper incisor (LI , figure 1a), the skull length (LC , figure 1b), and the body length (TC), in mm. If the body mass (M) was not specified by the collector for the specimen we studied, we completed the data from literature (Silva and Downing, 1995).

The pairwise relationship between these parameters is an allometry which can be expressed by a power function: $Y = a X^b$, where a is a constant and b the allometric coefficient. A logarithmic transformation was used, in order to make the relationship linear: $\ln Y = \ln a + b \ln X$. Two additional parameters were computed: the percent coefficient of determination ($\%R$), and the percent standard error of the estimation ($\%SEE$) (Smith, 1984; Smith, 1994). All the statistical analyses have been computed with the SAS software (SAS, 1994), in the Laboratory of Ecology, University of Paris VI.

All the regression equations are highly significant ($P < 0.0001$) and results are displayed in table I. The mesio-distal diameter of the upper incisor appears as the best predictor of the skull length ($\%SEE = 10.6$) and of the body length ($\%SEE = 15.5$) for the extant rodents studied (figures 2a and b). If we assume that these peculiarities did not change through time, we can extrapolate our model to all fossil rodent species. On the contrary, the model for body mass gives a $\%SEE$ of 50.09. It means, that the estimation of the body mass from the size of the upper incisor can vary from 50 % around its real value (figure 2c). We propose then to use this last model carefully, as body mass is more variable in space and time than body length, or skull length, in extant rodents.

In order to test the model of estimation of body mass proposed, it was compared to another method of estimation from the surface of the $M/1$, computed by Legendre (1989). We suggest the restriction of the use of the two models (incisor and molar

for species that do not exceed a body mass of 200 g. Beyond this value, the two models propose an estimation of body mass which is too far from its real value (more than 60 g, figure 3).

However, we now have a method of estimation of rodent body-size based just on their incisors, and this relation can be very helpful for the study of the structure of fossil rodent communities and their evolution through time.

As an example, we studied the distribution of the size of the upper incisor of eight sympatric rodent species from the Pliocene of Ternifine (Algeria) (Geraads et al., 1986). *Ellobius*, which is present in this community, was probably a burrowing rodent as are its modern counterparts, while the other species were all terrestrial (Jaeger, 1975; Tong, 1989). Several morphological and multivariate statistical methods allowed us to attribute isolated incisors to different species present at Ternifine.

It was predicted that the coexistence of species within the same guild needs a structure based on the size, minimizing competition (Dayan et al., 1989, 1990, 1991). Some authors tried to identify such regular patterns using body mass, some even proposing that the incisor should be one of the characteristics of rodents which allow the minimization of competition between species.

The explanation for this phenomenon is still unknown, but it is linked with interspecific competition between species that share the same resources of the environment. In the case of Ternifine, the resources would be annual plants and seeds in an open environment (Bocherens et al., 1996; Geraads et al., 1986).

The observations made on the Ternifine fossil community are not consistent with this hypothesis, even if we only take into account the guild of strictly terrestrial rodents (table II and figure 4). However, the material was collected by Arambourg and Hoffstetter in 1954–1956 (Arambourg and Hoffstetter, 1963), and this result allows us to confirm the presence of several different fossil layers in this material. As it is now well established in extant communities of rodents (Brown, 1973; Brown, 1975; Emmons, 1980; Bowers and Brown, 1982; Kirkland, 1985; Dayan and Simberloff, 1994), the presence of a size structure in fossil communities is thus a good tool to reject hypotheses of mixing, which are often difficult to detect in micromammal layers.

1. Introduction

L'ordre des rongeurs représente actuellement plus de la moitié des espèces de mammifères, et ces espèces ont depuis leur origine dominé en nombre l'ensemble des herbivores. De nombreux auteurs ont mis en évidence plusieurs relations entre la masse corporelle des mammifères et d'autres paramètres de leur physiologie, de leur écologie ou de leur comportement (Damuth, 1981 ; Peters, 1983 ; Damuth, 1987 ; Elgar et Harvey, 1987 ; Barbault, 1988 ; Blackburn et al., 1990 ; Damuth et McFadden, 1990 ; Eisenberg, 1990 ; Maiorana, 1990 ; Martin, 1990 ; McNab, 1990 ; Brown et al., 1993 ; Marquet et al.,

1995). Il est donc très important de pouvoir estimer la masse corporelle pour l'étude des communautés fossiles de mammifères. C'est pourquoi plusieurs auteurs ont quantifié la relation entre la masse corporelle et d'autres dimensions corporelles chez les mammifères (Gingerich et al., 1982 ; Legendre, 1989 ; Gingerich, 1990 ; Martinez et Sudre, 1995). D'autre part, les dents chez les mammifères sont des invariants. En effet, après leur mise en place, la taille des dents ne varie plus. De plus, les dents ont une très forte héritabilité (plus de 0,6 mesuré chez la souris domestique (Bader, 1965). Or, dans les gisements fossilifères à micromammifères, on dispose d'une grande quantité d'incisives. Le but de cette étude est d'établir une

Tableau I. Statistiques des droites de régression calculées. LC : longueur totale du crâne, **TC :** taille corporelle (tête + corps), **M :** masse corporelle, **ln a :** ordonnée à l'origine ; **b :** pente ; **r :** coefficient de corrélation, **%R :** coefficient de détermination, **%SEE :** écart type de l'estimation, **N :** nombre d'espèces.

Statistics of the regression lines computed. **LC:** total length of skull, **TC:** body length, **M:** body weight, **ln a:** intercept, **b:** slope, **r:** correlation coefficient, **%R:** percent coefficient of determination, **%SEE:** percent standard error of the estimation, **N:** number of species.

| Variable estimée | ln a | b | r | %R | %SEE | N |
|------------------|------|------|------|------|-------|----|
| LC | 2,98 | 0,84 | 0,93 | 86,9 | 10,6 | 68 |
| TC | 4,25 | 1,05 | 0,90 | 81,2 | 15,5 | 42 |
| M | 2,71 | 2,94 | 0,89 | 80,2 | 50,09 | 53 |

relation entre les dimensions de ces incisives et d'autres paramètres de taille des rongeurs. Dans un premier temps, les relations liant le diamètre méso-distal de l'incisive supérieure et la longueur du crâne, puis la taille et la masse corporelles de ces rongeurs actuels, ont été quantifiées, l'objectif étant d'aboutir à une estimation de la taille des rongeurs fossiles uniquement à partir des dimensions de leur incisive supérieure.

2. Matériel et analyses statistiques

L'analyse a porté sur 580 spécimens de rongeurs actuels, représentant 68 espèces appartenant à quatre familles (Muridae, Sciuridae, Heteromyidae et Dipodidae). Ces spécimens proviennent du laboratoire des Mammifères et Oiseaux du Muséum national d'histoire naturelle de Paris. La mise à jour du nom des espèces et la classification des différents taxons sont tirées de l'ouvrage de Wilson et Reeder (1993). Seuls les individus adultes possédant la M3/ ont été retenus ; quatre paramètres ont été relevés sur chacun d'entre eux :

- le diamètre méso-distal de l'incisive supérieure au niveau du biseau d'usure (*LI*), en mm (figure 1a) ;
- la longueur totale du crâne (*LC*) mesurée à partir de la base des incisives jusqu'aux condyles, en mm (figure 1b) ;
- la longueur tête + corps (*TC*), en mm, et la masse corporelle (*M*), en grammes, qui ont été retenues quand elles étaient précisées par les collecteurs. En ce qui concerne la masse corporelle, les données ont été complétées à l'aide de l'ouvrage de Silva et Downing (1995). La taille de l'incisive (*LI*) a été mesurée à l'aide d'une tablette à digitaliser et d'un tube à dessin, avec une précision de l'ordre du centième de millimètre. La longueur du crâne (*LC*) a été mesurée avec un pied à coulisse, avec une précision de l'ordre du dixième de millimètre.

La variabilité intraspécifique étant plus importante chez les rongeurs que l'effet du dimorphisme sexuel, on ne tiendra pas compte de ce dernier facteur. Un test de Kolmogorov-Smirnov a permis de montrer que les quatre variables étudiées possèdent une distribution normale et unimodale pour chaque espèce étudiée.

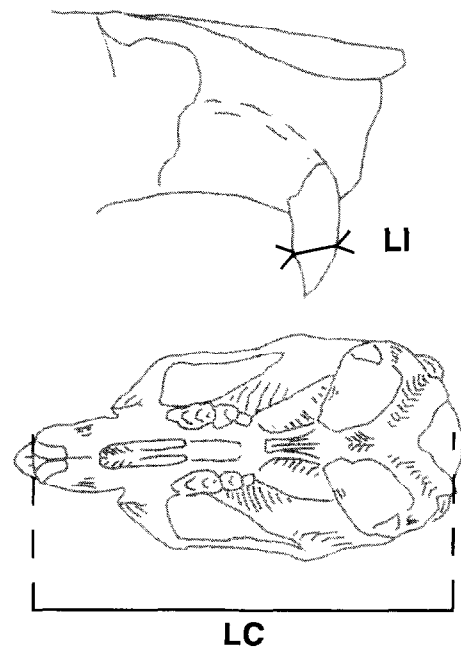


Figure 1. a) Partie antérieure d'un crâne de rongeur en vue latérale : mesure du diamètre méso-distal de l'incisive supérieure au niveau du biseau d'usure (*LI*) ; b) longueur totale (*LC*) d'un crâne de rongeur en vue palatine.

a) Mesio-distal diameter of the upper incisor (*LI*) in lateral view; b) total length of skull (*LC*) in palatine view.

Avant les analyses, les variables ont été transformées en leur logarithme népérien. Un modèle d'allométrie, à savoir $\ln Y = \ln a + b \ln X$, a ensuite été ajusté aux données par la méthode des moindres-carrés (Smith, 1984). L'équation traduisant un telle relation est du type fonction puissance : $Y = a X^b$, où b est le coefficient d'allométrie et a une constante. En plus du coefficient de corrélation, deux paramètres supplémentaires ont été calculés : le coefficient de détermination exprimé en pourcentage ($\%R = 100 r^2$) et l'écart type de l'estimation exprimé en pourcentage ($\%SEE = \text{écart type de l'estimation} \times 100$) (Smith, 1994). Toutes ces analyses ont été effectuées avec le logiciel SAS (SAS, 1994), au laboratoire d'écologie de l'Université Paris VI.

3. Résultats et discussion

Pour chacune des relations étudiées, une analyse de variance a mis en évidence une très forte corrélation entre les deux variables ($P < 0,0001$). Les résultats des analyses statistiques sont présentés dans le tableau I. Les trois paramètres de taille (*LC*, *TC* et *M*) sont remarquablement bien corrélés au diamètre méso-distal de l'incisive supérieure, avec des coefficients de corrélation supérieurs à 0,89 (figure 2 et tableau I). L'écart type de l'estimation, $\%SEE$, est faible pour les deux variables *TC* et *LC*, mais assez élevé pour la masse corporelle. En effet, l'estimation de *M* à partir de *LI* varie dans un intervalle de $\pm 50\%$ autour de sa vraie valeur ($\%SEE = 50,09$). Si l'incisive

supérieure est donc un bon estimateur de la longueur du crâne ou de la taille corporelle, ce n'est pas le cas de la masse corporelle, et ce dernier modèle devra être utilisé avec prudence.

En outre, la masse corporelle étant rarement précisée sur les spécimens étudiés, les valeurs moyennes de masse corporelle proviennent principalement de la littérature. Or, chez les espèces de rongeurs, la masse peut varier de façon non négligeable au cours de l'année, ou dans

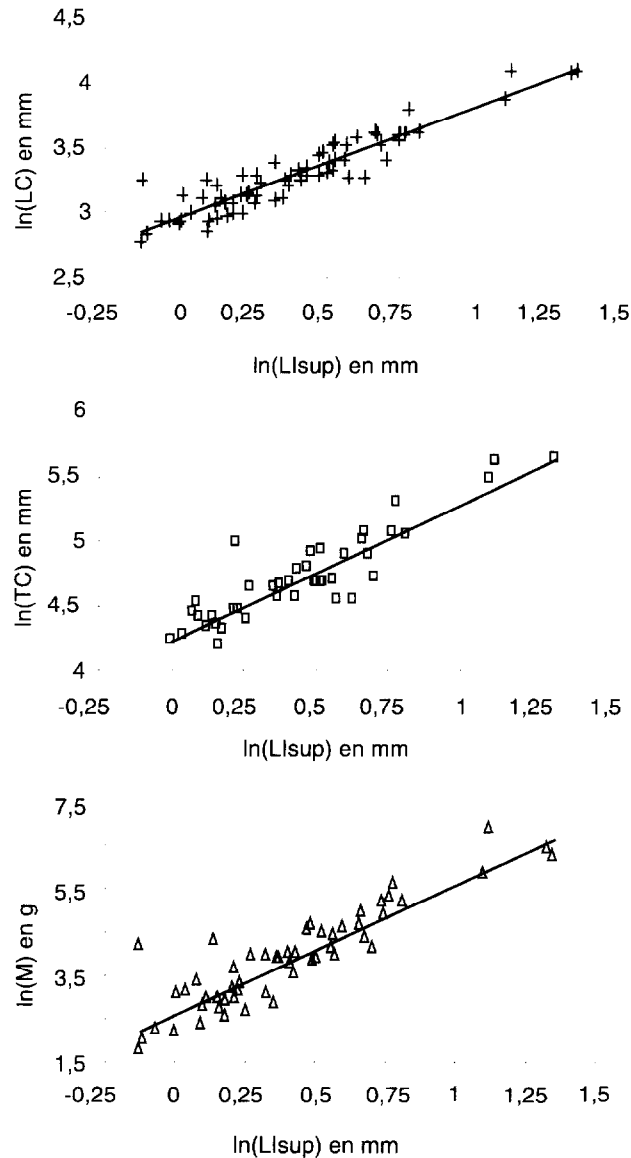


Figure 2. Relations entre le diamètre l'incisive supérieure au niveau du biseau d'usure (LI), en mm, et autres paramètres de taille chez des espèces de rongeurs actuels : a) longueur du crâne (LC), en mm, pour 68 espèces : $\ln LC = 2,98 + 0,84 \ln LI$; b) taille corporelle (TC), en mm, pour 42 espèces : $\ln TC = 4,25 + 1,05 \ln LI$; c) masse corporelle (M), en g, pour 53 espèces : $\ln M = 2,71 + 2,94 \ln LI$.

Relationships between the size of the upper incisor (LI), in mm, and other parameters for extant rodents: a) total length of the skull (LC) in mm, for 68 species: $\ln LC = 2,98 + 0,84 \ln LI$; b) body size (TC) in mm, for 42 species: $\ln TC = 4,25 + 1,05 \ln LI$; c) body weight (M), in g, for 53 species: $\ln M = 2,71 + 2,94 \ln LI$.

l'espace. Les valeurs moyennes utilisées dans cette étude ne représentent donc qu'une simple approximation de la valeur réelle du spécimen particulier sur lequel a été mesurée la taille de l'incisive, ce qui peut expliquer la valeur élevée de l'écart type de l'estimation de la masse corporelle à partir de la taille de l'incisive. Il est donc plus valide, à l'avenir, d'utiliser la longueur du crâne, ou la longueur tête + corps, dont les variabilités intraspécifiques sont moindres, comparées à celle de la masse corporelle, dans les études sur les rongeurs actuels et fossiles.

4. Comparaison avec une autre méthode d'estimation de la masse corporelle

Divers travaux ont porté sur l'analyse des relations d'allométrie entre la masse corporelle et d'autres paramètres de taille chez les mammifères. Ainsi, Legendre a proposé une équation reliant la masse corporelle de divers groupes de mammifères à la surface de la M/1 (Legendre, 1989). Pour les rongeurs, il propose la relation suivante :

$$\ln M = 1,7548 \ln M/1 + 2,0875.$$

Les estimations de la masse obtenues à partir de cette équation, et à partir du modèle proposé dans ce travail, ont été comparées aux masses réelles des espèces. L'écart entre cette masse réelle et les masses estimées est comparable dans le cas des deux méthodes (figure 3). En effet, pour les espèces dont la masse corporelle est inférieure à 200 g, cet écart est compris entre -58 et +53 g pour l'incisive supérieure, et entre -64 et +54 g pour la M/1. Toutefois, cet écart augmente sensiblement dans le cas des espèces dont la masse corporelle dépasse 200 g. Il est donc préférable, pour ces deux méthodes d'estimation de la masse corporelle, de limiter le domaine d'application du modèle à des masses inférieures à 200 g.

5. Application à l'étude d'un peuplement de rongeurs fossiles

Nous avons montré que les incisives sont d'assez bons marqueurs de la taille de l'animal. Elles devraient donc permettre d'obtenir une vision globale des communautés de rongeurs, notamment en ce qui concerne la structuration par la taille et l'évolution au cours du temps de ces communautés.

Ternifine, la communauté fossile étudiée, est située au sud de Mascara (Algérie) et date de la base du Pléistocène moyen (Geraads et al., 1986). L'étude a porté au total sur 190 incisives supérieures, sur lesquelles le diamètre au niveau du biseau d'usure a été mesuré.

La faune comporte huit espèces de Muridae (présentes à plus de 5 % dans les restes fossiles), et parmi ces espèces, l'une d'elles a un mode de vie fouisseur (*Ellobius africa-*

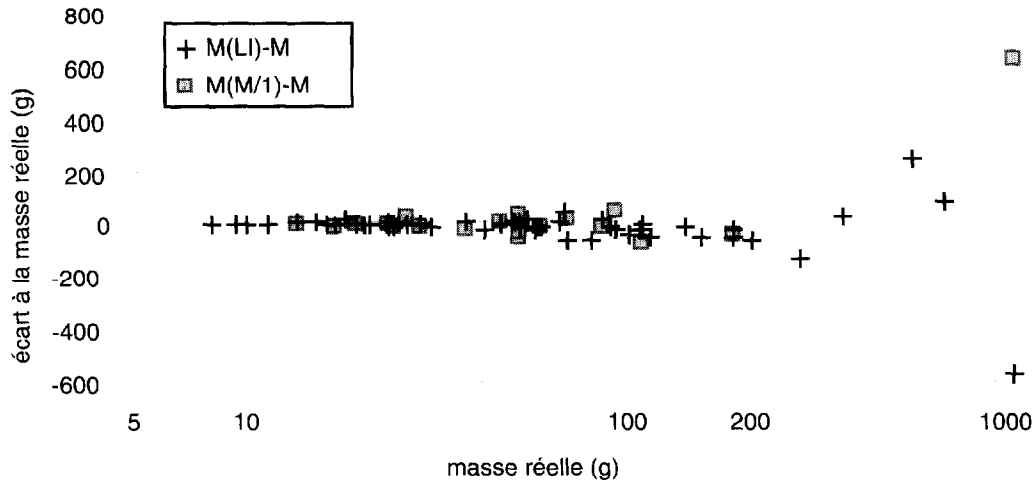


Figure 3. Estimation de la masse corporelle des rongeurs à partir du diamètre de l'incisive supérieure (croix) et de la surface de la M/1 (carrés). Écart de ces estimations par rapport à la masse corporelle réelle. En abscisse, masse corporelle des espèces classées par ordre de masse croissante, en échelle logarithmique. Au-delà de 200 g, l'écart de la masse estimée par les deux modèles à la masse réelle devient supérieur à 60 g.

Figure 3

Prediction of body weight from the size of the upper incisor (crosses) and from the surface of the M/1 (squares). Differences between these estimations and their real values. X-axis: species mean body weight ranked in increasing weight, in logarithm. Over 200 g, the difference exceeds 60 g.

nus). Les autres espèces présentes occupent probablement la même niche écologique, avec un mode de vie terrestre (Jaeger, 1975 ; Tong, 1989).

Nous disposons d'un grand nombre d'incisives isolées provenant de ce gisement, ainsi que de quelques fragments de maxillaires portant des incisives supérieures. Parmi ces incisives isolées, 190 ont été sélectionnées et rapportées aux différentes espèces présentes dans la communauté de Ternifine. La première étape de tri a permis de distinguer très aisément trois sous-ensembles. Le premier est constitué de l'espèce *Ellobius africanus*, rongeur fouisseur possédant par conséquent une incisive à très forte courbure. Les deux autres sous-ensembles sont d'une part les Gerbillinae, dont l'incisive supérieure possède un sillon sur l'émail (*Gerbillus*, *Mascaramys* et *Meriones*), et les Murinae à incisive non sillonnée (*Praomys*, *Paraethomys* et *Arvicanthis*). Nous avons ensuite comparé ces incisives à celles portées par des maxillaires de *Paraethomys* et *Arvicanthis* du même gisement, ainsi qu'à des espèces actuelles des genres *Gerbillus* et *Meriones*. Enfin, en dernier lieu, nous avons utilisé des méthodes statistiques multivariées (analyse factorielle discriminante et analyse de clusters), plusieurs variables morphométriques ayant été relevées sur ces incisives, ce qui nous a permis de discriminer les différentes espèces au sein des sous-ensembles. En effet, des études en cours sur des communautés actuelles de rongeurs montrent que ces analyses permettent de bien discriminer les espèces présentes dans une communauté.

Il a été suggéré que la taille de l'incisive des rongeurs, reflet du régime alimentaire, est d'abord affectée par la compétition entre espèces (Dayan et al., 1989, 1990, 1991). Selon cette hypothèse, il se produirait un espacement régulier des espèces sympatriques par la taille de

l'incisive. On peut supposer que cette structuration est en partie due à la compétition entre les espèces pour un type de nourriture ou d'habitat. Dans le cadre de cette hypothèse, l'étagement des espèces par la taille se fera de façon régulière entre espèces qui entrent directement en compétition pour une ressource environnementale. Dans le cas de la communauté de Ternifine, il s'agirait de plantes annuelles, dans un environnement ouvert (Geraads et al., 1986 ; Bocherens et al., 1996).

Cette hypothèse ne semble pas être soutenue par les résultats de la communauté fossile de Ternifine, même si on ne considère pas l'espèce *Ellobius africanus*, qui

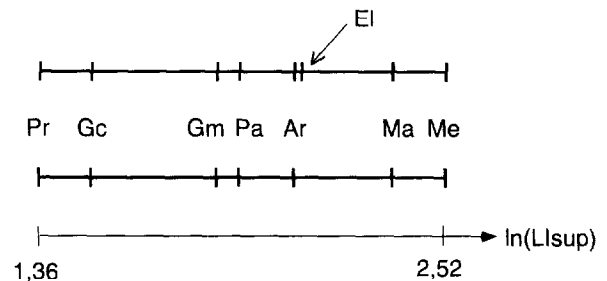


Figure 4. Étagement des espèces de rongeurs de Ternifine selon le logarithme du diamètre mésio-distal de l'incisive supérieure (LI), en mm. En haut : communauté complète ; en bas : guilde de rongeurs strictement terrestres, sans *Ellobius africanus*. Pr : *Praomys eghrisae* ; Gc : *Gerbillus cingulatus* ; Gm : *Gerbillus major* ; Pa : *Paraethomys tighennifae* ; Ar : *Arvicanthis arambourgi* ; El : *Ellobius africanus* ; Ma : *Mascaramys medius* ; Me : *Meriones maximus*.

Figure 4

Structure by the size of the upper incisor (LI), in mm, on a logarithmic scale of the rodents from Ternifine; above: complete community; below: community of terrestrial rodents, without *Ellobius africanus*. Pr: *Praomys eghrisae*; Gc: *Gerbillus cingulatus*; Gm: *Gerbillus major*; Pa: *Paraethomys tighennifae*; Ar: *Arvicanthis arambourgi*; El: *Ellobius africanus*; Ma: *Mascaramys medius*; Me: *Meriones maximus*.

présente un mode de vie particulier. En effet, l'espacement de taille de l'incisive supérieure entre espèces de taille adjacente varie de 1,01 à 1,21, et par conséquent n'est pas constant (tableau II et figure 4).

Tableau II. Nombre de spécimens (N), moyenne (m), écart type (et) et rapports entre les moyennes (R) pour la taille de l'incisive supérieure (LI) des espèces fossiles de la communauté de Ternifine.

Number of specimen (N), mean (m), standard deviation (et) and ratios (R) between mean size of the upper incisor (LI) for adjacent species of Ternifine.

| Espèce | N | m | et | R |
|--------------------------------|----|------|------|------|
| <i>Praomys eghriseae</i> | 13 | 1,36 | 0,15 | |
| <i>Gerbillus cingulatus</i> | 20 | 1,47 | 0,06 | 1,08 |
| <i>Gerbillus major</i> | 27 | 1,78 | 0,12 | 1,21 |
| <i>Paraethomys tighennifae</i> | 55 | 1,84 | 0,16 | 1,03 |
| <i>Arvicanthus arambourgi</i> | 12 | 2,00 | 0,11 | 1,09 |
| <i>Ellobius africanus</i> | 12 | 2,02 | 0,12 | 1,01 |
| <i>Mascaramys medius</i> | 27 | 2,32 | 0,12 | 1,15 |
| <i>Meriones maximus</i> | 24 | 2,52 | 0,14 | 1,09 |

Toutefois, ce résultat nous permet de confirmer la présence d'un mélange de plusieurs niveaux dans le matériel dont nous disposons, qui provient d'anciennes fouilles menées par Arambourg en 1954–1956 (Arambourg et Hoffstetter, 1963).

Remerciements : Nous remercions les chercheurs du laboratoire Mammifères et oiseaux, MNHN de Paris, pour nous avoir permis d'accéder aux collections de rongeurs actuels. Cette Note constitue la publication n° 97-096 de l'ISEM.

RÉFÉRENCES

- Arambourg C. et Hoffstetter R. 1963. Le gisement de Ternifine. *Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine*, 32, 9–36
- Bader R.S. 1965. Heritability of dental characters in the house mouse. *Evolution*, 19, 378–84
- Barbault R. 1988. Body size, ecological constraints, and the evolution of life-history strategies. *Evol. Biol.*, 22, 261–286
- Blackburn T.M., Harvey P.H. et Pagel M.D. 1990. Species number, population density and body size relationships in natural communities. *J. Animal Ecol.*, 59, 325–345
- Bocherens H., Koch P.L., Mariotti A., Geraads D. et Jaeger J.-J. 1996. Isotopic biogeochemistry (^{13}C , ^{18}O) of mammalian enamel from African Pleistocene Hominid Sites. *Palaios*, 11, 306–318
- Bowers M.A. et Brown J.H. 1982. Body size and coexistence in desert rodents: chance or community structure?. *Ecology*, 63, 391–400
- Brown J.H. 1973. Species diversity of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology*, 54, 775–786
- Brown J.H. 1975. Geographical ecology of desert rodents. In: *Ecology and Evolution of Communities*, Cody M.I. et Diamond J.M. (eds), The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge & London, 315–341
- Brown J.H., Marquet P.A. et Taper M.L. 1993. Evolution of body size: consequences of an energetic definition of fitness. *Am. Nat.*, 142, 573–584
- Damuth J. 1981. Population density and body size in mammals. *Nature*, 290, 699–700
- Damuth J. 1987. Interspecific allometry of population density in mammals and other animals: the independence of body mass and population energy use. *Biol. J. Linn. Soc.*, 31, 193–246
- Damuth J. et McFadden B.J. 1990. Body size and its estimation. In: *Body size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*, Damuth, J. et McFadden, B.J. (eds), Cambridge University Press, Cambridge, 1–10
- Dayan T. et Simberloff D. 1994. Morphological relationships among coexisting heteromyids: an incisive dental character. *Am. Nat.*, 143, 462–477
- Dayan T., Simberloff D., Tchernov E. et Yom-Tov Y. 1989. Inter- and intraspecific character displacement in mustelids. *Ecology*, 70, 1526–1539
- Dayan T., Simberloff D., Tchernov E. et Yom-Tov Y. 1990. Feline canines: community-wide character displacement among the small cats of Israel. *Am. Nat.*, 136, 39–57
- Dayan T., Simberloff D., Tchernov E. et Yom-Tov Y. 1991. Calibrating the paleothermometer: climate, communities, and the evolution of size. *Paleobiology*, 17, 189–199
- Eisenberg J.F. 1990. The behavioral/ecological significance of body size in the Mammalia. In: *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*, Damuth J. et McFadden B.J. (eds), Cambridge University Press, Cambridge, 25–37
- Elgar M.A. et Harvey P.H. 1987. Basal metabolic rates in mammals: allometry, phylogeny and ecology. *Funct. Ecol.*, 1, 25–36
- Emmons L.H. 1980. Ecology and resource partitioning among nine species of African rain forest squirrels. *Ecological Monographs*, 50, 31–54

En effet, l'existence de ces rapports constants est désormais bien établie chez des communautés actuelles de rongeurs (Brown, 1973 ; Brown, 1975 ; Emmons, 1980 ; Bowers et Brown, 1982 ; Kirkland, 1985 ; Dayan et Simberloff, 1994).

6. Conclusion

Du fait des valeurs élevées des coefficients de détermination calculés, et en supposant que les modèles soient restés inchangés au cours du temps, le diamètre de l'incisive supérieure des rongeurs fossiles permet ainsi d'estimer la longueur du crâne, la taille, voire la masse corporelle de l'animal de son vivant. Par conséquent, compte tenu de l'abondance et du très bon état de conservation des incisives de rongeurs dans les gisements à micromammifères, les paléontologues pourront avoir accès à des données écologiques sur des rongeurs fossiles. En outre, l'existence d'une structuration par la taille des communautés fossiles semble être un indice qui permet d'écartier l'hypothèse de mélange, souvent difficiles à mettre en évidence dans les gisements à micromammifères. L'étude des communautés fossiles qui se sont succédé dans le temps devrait enfin permettre de préciser les mécanisme de mise en place de la structure des communautés de rongeurs, et son évolution au cours du temps, en ajoutant la dimension temporelle à l'étude écologique.

- Geraads D., Hublin J.-J., Jaeger J.-J., Tong H., Sen S. et Toubeau P. 1986. The Pleistocene Hominid Site of Ternifine, Algeria: new results on the environment, age, and human industries, *Quaternary Research*, 25, 380–386
- Gingerich P.D. 1990. Prediction of body mass in mammalian species from long bone lengths and diameters, *Contrib. Mus. Paleontol., Univ. Michigan*, 28, 79–92
- Gingerich P.D., Smith B.H. et Rosenberg K. 1982. Allometric scaling in the dentition of primates and prediction of body weight from tooth size in fossils, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 58, 81–100
- Jaeger J.J. 1975. Les Muridae (Mammalia, Rodentia) du Pliocène et du Pléistocène du Maghreb : origine ; évolution ; données biogéographiques et paléoclimatiques, *Thèse*, Université Paris VI
- Kirkland G.L. 1985. Small mammal communities in temperate North American forest, *Australian Mammalogy*, 8, 137–144
- Legendre S. 1989. Les communautés de mammifères du Paléogène (Eocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale : structures, milieux et évolution, *Münchner Geowiss. Abh. (A)*, 16, 1–110
- Maiorana V.C. 1990. Evolutionary strategies and body size in a guild of mammals, *In: Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*, Damuth, J. et McFadden B.J. (eds), Cambridge University Press, Cambridge, 69–102
- Marquet P.A., Navarette S.A. et Castilla J.C. 1995. Body size, population density, and the energetic Equivalence Rule, *Journal of Animal Ecology*, 64, 325–332
- Martin R.A. 1990. Estimating body mass and correlated variables in extinct mammals: travels in the fourth dimension, *In: Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*, Damuth, J. et McFadden B.J. (eds), Cambridge University Press, Cambridge, 49–68
- Martinez J.-N. et Sudre J. 1995. The astragalus of Paleogene artiodactyls: comparative morphology, variability and prediction of body mass, *Lethaia*, 28, 197–209
- McNab B.K. 1990. The physiological significance of body size, *In: Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*, Damuth, J. et McFadden B.J. (eds), Cambridge University Press, Cambridge, 11–23
- Peters R.H. 1983. *The Ecological Implications of Body Size*, Cambridge University Press, London
- SAS 1994. *SAS-User's Guide*, vols 1 & 2; *Language and Procedures*, vols 1 & 2, SAS Institute Inc., Cary, NC
- Silva M. et Downing J.A. 1995. *CRC Handbook of Mammalian Body Masses*, CRC Press, Boca Raton, New York, London, Tokyo
- Smith R.J. 1984. Allometric scaling in comparative biology: problems of concept and method, *Am. J. Physiol.*, 246, R152–R160
- Smith R.J. 1994. Regression models for prediction equations, *J. Hum. Evol.* 26, 239–244
- Tong H. 1989. Origine et Evolution des Gerbillinae (Mammalia, Rodentia) en Afrique du Nord, *Mém. Soc. géol. France*, 155, 120 p.
- Wilson D.E. et Reeder D.M. 1993. *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*, Smithsonian Institution Press, Washington and London