



La notion d'espèce en paléontologie : ontogenèse, variabilité, évolution

The species concept in palaeontology: Ontogeny, variability, evolution

Avant-propos

Définir, distinguer et comptabiliser des espèces fossiles a toujours été pour les paléontologues une tâche délicate et subjective. Ces difficultés ont abouti jadis à un véritable « complexe du paléontologue », limité à ses considérations morphotypologiques et stratophénétiques, devant les certitudes génétiques des néontologistes. Mais l'évolution des concepts, des méthodes et des techniques rend aujourd'hui la paléontologie plus sereine, tandis que la zoologie admet des nuances, voire des doutes. Les zoologistes ont ainsi développé une science propre à l'étude et la définition de l'espèce, l'eidonomie. Spécialiste en ce domaine, [Dubois \(2011\)](#) rappelle les fréquentes confusions entre espèce en tant qu'unité évolutive, taxon, catégorie taxinomique et rang nomenclatural. Il livre une approche critique de la tentation réductionniste de ne reconnaître dans la nature qu'un seul type d'entité de base et pose la question fondamentale : avons-nous besoin d'un « concept unifié de l'espèce » ? La réponse à la question est probablement différente, selon que l'on s'intéresse à la hiérarchisation du monde vivant avec une démarche quasi philosophique, ou bien que l'on s'engage dans une approche pratique et comptable de la diversité spécifique. Ces réflexions des zoologistes autour du concept d'espèce prennent une importance croissante avec l'essor des préoccupations relatives au devenir et à la mesure de la biodiversité. L'identification et le comptage des espèces actuelles restent relativement aisés, compte tenu de l'accès des biologistes à des spécimens complets, donc munis de toutes leurs caractéristiques, voire des spécimens vivants donc élevables et observables sur la durée. Grâce à la phylogénie moléculaire, il est même possible d'aborder la taxonomie des organismes indépendamment de leur morphologie. C'est particulièrement utile pour différencier des espèces jumelles, ou pour séparer des écophénotypes de véritables taxons, comme le montrent [Schweizer et al. \(2011\)](#) dans l'étude des foraminifères. Mais, même si de l'ADN ancien est parfois retrouvé

1. Foreword

Definition, differentiation, and enumeration of fossil species have always been difficult and subjective tasks for palaeontologists. These difficulties have sometimes led to an “inferiority complex” for palaeontologists, who were restricted to morphotypological and stratophenetical approaches, when neontologists had “genetical certainty”. But the evolution of concepts, methods and technologies has made palaeontology more secure even as zoology has been suffering some conundrums and doubts.

Zoologists have developed a science specialized in the definition and study of species concepts, an eidonomy. Concerning this specialization, [Dubois \(2011\)](#) recalls the frequent confusions among species as evolutive units, taxa, taxonomic category, or nomenclatural rank. He gives a critical approach of the reductionist temptation to recognize in nature a single basic entity and asks the fundamental question: do we need “a unified concept of species”? The answer is different if we focus on the hierarchy of life with a philosophical approach or if we realize a practical and quantifiable approach to species diversity. These zoological reflections on the species concept take on an increasing importance with the present-day development of preoccupations concerning the inventory and the future of biodiversity. The identification and enumeration of Recent species is relatively easy to the extent that biologists can have access to complete specimens, with every anatomical characteristics, and living specimens, observable in time and reproduction. With molecular phylogeny, it is even possible to work on organismal taxonomy independently of their morphology. It is particularly useful to differentiate twin species, or to distinguish ecophenotypes of true taxa, as [Schweizer et al. \(2011\)](#) have done for certain foraminifera. However, although ancient DNA is sometimes found in Quaternary organisms, palaeontologists only have access to morphology for older species, which are more numerous, frequently incomplete and badly preserved.

chez des formes du Quaternaire, les paléontologues n'ont accès qu'à la morphologie des organismes fossiles les plus anciens, les plus nombreux, bien souvent incomplets ou mal préservés. La notion d'espèce paléontologique est particulièrement subjective lorsque ne sont accessibles que d'infimes portions squelettiques d'organismes sans descendance ou homologues actuels. Il faut alors construire une parataxonomie fondée sur les seuls éléments et caractères disponibles. Les conodontes sont ainsi des organismes éteints, connus du Cambrien au Trias, sans représentants actuels et dont seules les pièces buccales sont en général fossilisées. Girard et Renaud (2011) montrent que ne pas étudier ces microrestes fossiles, sous prétexte d'un matériel trop limité, serait se priver d'un outil biostratigraphique performant. Qui plus est, la prise en compte de leur variabilité et de l'agencement des différentes pièces buccales, via des méthodes morphométriques, permet d'appréhender au mieux ce qu'étaient les espèces de l'animal conodonte. Dans le même ordre d'idée, l'étude de la diversité et de l'évolution des rongeurs fossiles se fonde essentiellement sur la morphologie de leurs molaires. Mieux préservées que les éléments osseux et riches en caractères diagnostiques, ces dents jugales constituent un matériel de choix pour les analyses phylogénétiques des micro-mammifères. À la différence des conodontes, les rongeurs sont encore largement représentés dans les écosystèmes actuels et les relations morphofonctionnelles entre la morphologie de leur appareil buccal et les contraintes de leur environnement sont bien connues. Vianey-Liaud et al. (2011) illustrent à nouveau avec l'exemple des dents de rongeurs, l'intérêt des approches morphométriques dans la définition des espèces et de leur évolution, et utilisent des espèces actuelles pour montrer la pertinence et la congruence des études dentaires par rapport aux résultats apportés par la phylogénie moléculaire. Mais si, comme dans le cas des conodontes ou des rongeurs, la morphométrie est utilisée dans la définition des espèces fossiles, il arrive qu'en paléontologie les études morphométriques servent aussi à s'affranchir des distinctions taxinomiques. Soucieux de ne pas mesurer les biodiversités passées à partir d'inventaires d'espèces définies sur des caractères subjectifs, certains paléontologues ont, en effet, préféré raisonner sur l'ampleur des possibilités morphologiques explorées par un groupe d'organismes, à une époque donnée, plutôt que sur le nombre estimé, de manière discutable, de ses espèces fossiles. On est ainsi passé de la notion de biodiversité d'un groupe disparu à la notion de disparité morphologique. Dans cette approche, comme le montrent Laffont et al. (2011) sur des échinodermes ou des rongeurs, l'espace morphologique occupé par un groupe, à une époque donnée, est mesuré par des analyses morphométriques et biostatistiques, notamment multivariées. L'ampleur de l'espace morphologique est alors indépendante du nombre d'entités taxinomiques étudiées, mais proportionnel à l'importance des différences morphologiques les séparant. C'est une manière de contourner le problème de la définition des espèces en paléontologie, pour appréhender autrement l'évolution de la diversité du vivant. L'étude quantitative de l'espace morphologique peut également être combinée à l'étude de l'ontogenèse,

The palaeontological species concept appears to be very subjective when only a few skeletal fragments are accessible for organisms without present-day representatives. Under these conditions, it is necessary to build a parataxonomy based on the only anatomical parts and characters that are available. The conodonts are Cambrian to Triassic organisms, without Recent representatives, and of which only the pharyngeal jaw apparatus is generally fossilized. Girard and Renaud (2011) show that, although the anatomical documentation of these animals is poor, the study of their available microremains is useful in biostratigraphy. Moreover, morphometric analyses of their variability and constructional architecture allow us to understand better what conodont animals were. The restriction of knowledge to their pharyngeal apparatus is not an obstacle to recognizing species. In the same way, the study of fossil rodent diversity and evolution is based almost entirely on their molar morphology. Better preserved than bones and rich in diagnostic characters, these teeth constitute a good material basis for the phylogenetic analysis of micro-mammals.

Compared to conodonts, rodents have the advantage that they are present in Recent ecosystems, and the morpho-functional relationship between their tooth morphology and environmental factors are well known. Vianey-Liaud et al. (2011) give the rodent example to show the interest of morphometrical approaches in the diagnosis of species and their evolution, and they use Recent species to show the relevance and the congruence of dental studies, according to molecular phylogenies. But, although as for conodonts and rodents, morphometry is used in diagnosing fossil species, morphometrical studies are also used in palaeontology to avoid taxonomic distinctions.

To avoid measuring past biodiversities with species diagnosed on subjective characters, some palaeontologists prefer to discuss the amount of morphological possibilities explored by a group of organisms, at a precise period, and not the number measured, often by questionable criteria, of its fossil species. The fossil biodiversity concept gives way to a disparity concept. In this approach, as Laffont et al. (2011) show with echinoderms and rodents, the morphological space occupied by a biological group at a given period can be measured by morphometric and biostatistical methods, such as multivariate analyses. The range of morphological space is independent of the taxonomic entities under study, but proportional to the importance of their morphological differentiation. It is a way to avoid the problem of palaeontological species definitions to study the evolution of biodiversity in a different way. The quantitative study of morphological space can be combined group, to study ontogeny too, at the species or species group scale, to discuss disparity using a dynamic approach and to interpret the morphogenetic ways of construction that are proper to each organism.

To understand the morphogenesis of fossil species is especially difficult and basic to the study of organisms that moult several times during development. The difficulty is to differentiate specimens of different species from specimens that are different moult stages of the same species. Crônier et al. (2011) give the example of trilobites from which the holaspid, meraspid and protaspid stages of the

à l'échelle d'une espèce ou d'un groupe d'espèces fossiles, pour appréhender la disparité de manière dynamique et établir ainsi les modes de construction morphogénétique propre à chaque taxon. Comprendre la morphogenèse des espèces fossiles est d'autant plus difficile et primordial dans l'étude des organismes qui muent à plusieurs reprises au cours de leur développement. L'enjeu est de ne pas considérer comme des espèces différentes ce que sont en réalité les différents stades de mue d'une même espèce. Crônier et al. (2011) livrent l'exemple des trilobites dont les stades holaspides, méraspides et protaspides d'un même taxon présentent des différences qu'il faut veiller à intégrer dans une dynamique morphogénétique continue, afin d'évaluer au mieux les espaces morphologiques, la phylogenèse et la biodiversité des groupes. Plus complexe encore est la définition des espèces pour les groupes fossiles présentant une forte variation continue de la morphologie spécifique ou un polymorphisme. Le cas des ammonites Kosmoceratinae du Jurassique, présenté par Courville (2011), souligne la difficulté qu'ont les ammonitologues dans la définition des espèces face au dimorphisme microconche/macroconche exprimé par de nombreux groupes. Le même exemple pose également le problème des innovations morphologiques affectant simultanément différentes lignées. L'importance d'une innovation peut conduire à regrouper taxonomiquement des entités biologiques différentes, le point commun de l'innovation éclipsant des différences plus discrètes. Inversement, dans quelle mesure peut-on affecter à des taxons différents des formes partageant une innovation fondamentale? Le dimorphisme fortement exprimé chez certaines ammonites est cependant un cas original au sein des mollusques. En effet, chez les gastéropodes fossiles, la difficulté des identifications spécifiques vient surtout de la variabilité de taille et d'ornementation ou, dans le cas des bivalves, d'un manque de caractères diagnostiques sur les coquilles. L'émergence de nouvelles méthodes d'étude permet désormais d'apporter des éléments diagnostiques supplémentaires à la taxonomie de ces mollusques. Caze et al. (2011) montrent ainsi ce que la révélation des motifs colorés résiduels des coquilles, via une exposition des fossiles aux U.V., peut apporter dans la caractérisation des espèces de mollusques cénozoïques. Plus que la couleur elle-même, c'est la géométrie des motifs colorés qui peut contribuer à la définition des espèces. Mais, là encore, il ne peut s'agir que d'un concept très morphologique et typologique des espèces paléontologiques, ciblé sur les restes minéralisés des organismes fossiles, et le paléontologue reste éloigné des aspects les plus biologiques. Qu'en est-il des organismes dépourvus d'endo- ou d'exosquelette fortement minéralisé? La réponse est variable et deux exemples sont particulièrement significatifs des difficultés rencontrées en paléontologie. Le premier cas est celui des araignées. L'origine de ce groupe au corps peu minéralisé est très ancienne, paléozoïque, mais n'est attestée que par de rares fossiles rencontrés sporadiquement dans des contextes paléontologiques exceptionnels, dits Lagerstätten, comme par exemple les résines fossiles (copal et ambre). La préservation des araignées, parce qu'elle est rare, est déjà un obstacle à la bonne connaissance des espèces fossiles. Mais la difficulté majeure provient de l'absence

same taxon possess differences that have to be included in a continuous morphogenetic dynamic to evaluate morphological space, phylogeny and biodiversity of the groups.

More complicated is diagnosing species for fossil groups with a strongly continuous variation of species shape or polymorphisms. The case of kosmoceratine ammonites, presented by Courville (2011), underscores the difficulty for ammonitologists to diagnose species according to the microconch/macroconch dimorphism seen in several groups. The same example also raises the problem of a morphological innovation that appears simultaneously in different lineages. The importance of this innovation can lead to group taxonomically different biological entities, the common innovating character eclipsing more discreet differences. Conversely, in which measure is it possible to put specimens that share a fundamental innovation in different taxa? However, the dimorphism strongly expressed in certain ammonite groups is an original case among molluscs. Indeed, for fossil gastropods, the problem of species recognition comes mainly from variability in size and ornamentation and, for fossil bivalves, from a lack of diagnostic characters on the shells. The development of new methods of study now allows us to provide supplementary diagnostic characters for the taxonomy of fossil molluscs. For instance, Caze et al. (2011) show how the revelation of residual colour patterns of shells, using U.V. rays, can help the characterization of Caenozoic molluscs. More than the colour, it is the geometry of the colour patterns that contributes to the diagnosis of species. But, it is again a very morphological and typological concept of the palaeontological species, based on mineralized remains of fossil organisms, and the palaeontologist is far removed from more biological aspects.

So what to do with organisms devoid of strongly mineralized endo- or exoskeletons? The answer is variable and two examples are particularly significant of difficulties encountered in palaeontology. The first case is that of spiders. The origin of this group, with a poorly mineralized body, is very old (Palaeozoic), but is documented by rare fossils from exceptional fossil deposits named Lagerstätten, such as fossil resins (copal and amber). The preservation of spiders, because it is so rare, is a primary obstacle to adequate knowledge of their fossil species. But the main difficulty comes from the lack of diagnostical genital characters of juveniles and the non-visibility of these characters in females (Saupe and Selden, 2011). Finally, only adult males, with well visible external genital characters, can generally be identified to the species level.

Although it is delicate to diagnose fossil species for poorly mineralized arthropods, the task is difficult, and sometimes impossible, for tiny micro-organisms such as bacteria or amoeba, of which the mineralized content is generally quite null. Girard and Adl (2011) discuss the problem of species diagnoses for fossil bacteria, actinomycetes, cyanobacteria, fungi and amoeba. The difficulty is multiplied because there is, as for spiders, a problem of preservation, but also such a basic morphology that it is problematic even to recognize useful characters. Moreover, with such a simple morphology, how can we differentiate between true fossil bacteria or amoeba and

de caractères génitaux diagnostiques chez les juvéniles et de la non-visibilité de ces caractères chez les femelles (Saupe et Selden, 2011). En définitive, seuls les mâles, aux organes génitaux externes bien visibles, peuvent être généralement déterminés au rang spécifique. La connaissance paléontologique, au rang spécifique, de ces arthropodes n'est donc bien souvent réalisable que pour des mâles adultes préservés dans l'ambre ! S'il est délicat de définir des espèces fossiles chez des arthropodes peu minéralisés, la tâche est encore plus ardue, voire illusoire, pour des micro-organismes aussi petits que les bactéries ou les amibes, dont la portion minéralisée est bien souvent quasi nulle. Girard et Adl (2011) posent ainsi le problème de la définition des espèces chez les bactéries, les actinomycètes, les cyanobactéries, les champignons et les amibes. La difficulté est alors multiple, puisqu'il y a, comme pour les araignées, un problème de préservation, mais aussi une morphologie si élémentaire que la définition de caractères est audacieuse. Et puis, face à une morphologie simplissime, comment faire la différence entre de vraies bactéries ou amibes fossiles et de simples artefacts, tels des bulles, des vacuoles, ou des concrétions ? Un tel manque de caractères diagnostiques pourrait sembler propre aux organismes les plus simples des écosystèmes passés et présents. Pourtant, il existe des formes de vie squelettisées, aux microstructures très organisées, qui posent de véritables problèmes taxonomiques. Les bois fossiles en sont un remarquable exemple. Fréquents dans les dépôts anciens, finement préservés sous forme siliceuse ou carbonée jusque dans les moindres détails, les morceaux de branche ou de tronc pourraient sembler des fossiles « sans soucis » du point de vue taxonomique. Mais la gamme de caractéristiques anatomiques est parfois si faible, pour certains types d'arbres, que l'identification des espèces est illusoire et l'attribution générique elle-même demeure problématique. Philippe (2011) expose le cas des bois fossiles semblables à ceux de conifères Araucariacées modernes, usuellement attribués au genre *Agathoxylon*. Plus de 400 morpho-espèces ont été décrites pour ce genre, qui ne montre pourtant que peu de caractéristiques. La confusion autour de ce taxon est telle que l'on se perd dans les synonymies, que les espèces proposées sont généralement invalides ou pourraient relever d'autres genres, voire d'autres familles (e.g. Cheirolépidiacées). Enfin, déterminer une espèce fossile à partir de squelettes complets ou de fragments, de macro- ou de microstructures des organes, est un luxe que l'on ne peut pas toujours s'offrir en paléontologie. Une grande quantité de fossiles ne sont que les inscriptions dans les sédiments des activités d'espèces qui demeureront à jamais inconnues. Il s'agit de diverses traces dont l'étude a motivé une science à part, l'ichnologie, qui définit non plus des espèces d'organismes fossiles, mais des ichnoespèces de traces laissées par des organismes. Gaillard (2011) décrit là une démarche utile à la connaissance du fonctionnement des écosystèmes anciens, qui contribue également à l'inventaire des biodiversités passées. Mais la tâche est rude, car un même organisme a pu laisser selon son mode ou sa vitesse de déplacement des traces différentes, et à l'inverse un même type de trace peut avoir été laissé par des espèces biologiques différentes. Il est donc bien sou-

common artefacts, such as bubbles, vacuoles, or concretions?

Such a lack of diagnostic characters can seem restricted to simpler organisms from past and present ecosystems. However, some mineralized organisms with organized microstructures pose hard taxonomic problems. Fossil wood constitutes an outstanding example. Common in ancient sediments, finely preserved in silica or carbon, fossil pieces of branches and trunks could seem an easily identifiable palaeontological material. But useful anatomical characters are sometimes so few, for some trees, that species identification is quite impossible and generic determination is very problematic. Philippe (2011) gives the case of fossil wood similar to that of the Recent conifer Araucariaceae, usually referred to the genus *Agathoxylon*. More than 400 morphospecies have been described for this genus, which however shows few characteristics. The confusion with this taxon leads to complex synonymies, with some species made invalid or referred to other genera, and sometimes to other families (e.g., Cheirolepidiaceae). Finally, to identify a fossil species using complete or fragmentary skeletons, to organ macro- or microstructures, is a luxury that palaeontologists are not always able to access. A great number of fossils are only marks in sediments of the activities of species that will be never identified. It corresponds to diverse tracks from which the study corresponds to a peculiar science, ichnology, which defines ichnospecies of tracks made by organisms and not species of fossil organism. Gaillard (2011) recalls that the approach is useful for palaeoenvironmental interpretations and the inventory of past biodiversity. But it is a difficult job because the same organism can make different tracks according to the mode or speed of its locomotion, and conversely, the same kind of track can be made by different biological entities. Thus, it is generally in vain to try to link ichnospecies to organismal plant or animal species.

Although it is already quite complex in zoology, the species concept is particularly variable, fragile and subjective in palaeontology. Based on morphological characters, and often only on skeletons or shells, the diagnosis of palaeontological species is helped by geological age criteria that contribute to the interpretation of the evolution of lineages. Studied in the past by empirical approaches, fossil morphology is now analyzed by morphometric and biostatistical methods. Thus the palaeontological species become biometrical entities characterized by a morphological space including all ontogenetical stages, ecophenotypes and various adult morphs. The measurement of biodiversity of a fossil group prefers the sum of the morphological spaces known for the group and not the enumeration of species, subjectively defined. However, that quantitative approach has not suppressed more naturalistic studies, and the identification of species characters henceforth use diverse technologies which renovate the description of extinct species: synchrotron X-ray microtomography gives 3D images of external structures, and sometimes of internal ones with a non-destructive approach (Lak et al., 2008), when a simple Ultra Violet exposure of mollusc shell, whitened by time, can reveal their colour patterns.

vent vain de relier une ichnoespèce à une espèce animale ou végétale.

Déjà complexe en zoologie, la notion d'espèce est particulièrement variable, fragile et subjective en paléontologie. Focalisée sur des caractères morphologiques, et bien souvent uniquement squelettiques, la définition des espèces paléontologiques est épaulée par des critères d'âge géologique, qui sont mis à contribution dans l'interprétation de l'évolution. Traitée jadis par des approches empiriques, la morphologie des fossiles est désormais appréhendée par des méthodes morphométriques et biostatistiques. Les espèces paléontologiques sont ainsi bien souvent devenues des entités biométriques, caractérisées par l'espace morphologique rassemblant tous leurs stades ontogénétiques, leurs écophénotypes et autres variants. La mesure de la diversité d'un groupe fossile préfère alors au dénombrement des espèces, à la définition subjective, la somme des espaces morphologiques connus au sein du groupe. Cependant, cette démarche quantitative n'a pas éliminé les approches et les innovations plus naturalistes, et la mise en évidence des caractères spécifiques bénéficie désormais d'outils divers qui révolutionnent l'imagerie des espèces disparues : la microtomographie rayons X synchrotron fournit des Images 3D des structures externes, donne parfois accès de manière non destructive aux structures internes (Lak et al., 2008), tandis qu'un simple éclairage aux U.V. des coquilles de mollusques blanchies par le temps peut révéler leurs motifs colorés.

Dans le futur, de nouvelles méthodes ou technologies viendront encore enrichir notre connaissance des espèces disparues. Le concept d'espèce en paléontologie n'a pas fini d'évoluer !

Didier Néraudeau
UMR CNRS 6118 Géosciences,
université Rennes 1, 263, avenue du
General-Leclerc
CS 74205
35042 Rennes cedex, France
Adresse e-mail :
didier.neraudeau@univ-rennes1.fr

References

- Caze, B., Merle, D., Saint Martin, J.-P., Pacaud, J.-M., 2011. Contribution of residual colour patterns to the species characterization of Caenozoic molluscs (Gastropoda, Bivalvia). *C. R. Palevol* 10, 171–179.
- Courville, P., 2011. Caractères ornementaux, disparité et diversité chez les Ammonitina : exemple des Kosmocerotinae (Stephanoceratoidea), Callovien moyen et supérieur (Jurassique moyen, Bassin parisien). *C. R. Palevol* 10, 155–170.
- Crônier, C., Bignon, A., François, A., 2011. Morphological and ontogenetic criteria for defining a trilobite species: the example of Siluro-Devonian Phacopidae. *C. R. Palevol* 10, 143–153.
- Dubois, A., 2011. Species and "strange species" in zoology: do we need a "unified concept of species"? *C. R. Palevol* 10, 77–94.
- Gaillard, C., 2011. Ichnotaxonomie et notion d'espèce. *C. R. Palevol* 10, 209–218.
- Girard, C., Renaud, S., 2011. The species concept in a long-extinct fossil group, the conodonts. *C. R. Palevol* 10, 107–115.
- Girard, V., Adl, S., 2011. Amber microfossils: on the validity of species concept. *C. R. Palevol* 10, 189–200.
- Laffont, R., Firmat, C., Alibert, P., David, B., Montuire, S., Saucède, T., 2011. Biodiversity and evolution in the light of morphometrics: from patterns to processes. *C. R. Palevol* 10, 133–142.
- Lak, M., Néraudeau, D., Nel, A., Cloetens, P., Perrichot, V., Tafforeau, P., 2008. Phase contrast X-ray synchrotron imaging: opening access to fossil inclusions in opaque amber. *Microscopy and Microanalysis* 14, 251–259.
- Philippe, M., 2011. How many species of Araucarioxylon? *C. R. Palevol* 10, 201–208.
- Saupe, E., Selden, P.A., 2011. The study of fossil spider species. *C. R. Palevol* 10, 181–188.
- Schweizer, M., Jorissen, F., Geslin, E., 2011. Contributions of molecular phylogenetics to foraminiferal taxonomy: general overview and example of *Pseudoepionides falsobeccarii* Rouvillois, 1974. *C. R. Palevol* 10, 95–105.
- Vianey-Liaud, M., Gomes-Rodrigues, H., Michaux, J., 2011. L'espèce en paléontologie : de l'utilisation du binôme linnéen chez les rongeurs fossiles (Mammalia, Rodentia). *C. R. Palevol* 10, 117–131.

In the future, new methods and technologies will further enrich our knowledge of extinct species. The palaeontological species concept has not finished its evolution!