

Vampyronassa rhodanica nov. gen. nov sp.,
vampyromorphe (Cephalopoda, Coleoidea)
du Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône
(Ardèche, France)

Jean-Claude Fischer ^{a,*}, Bernard Riou ^b

^aLaboratoire de paléontologie, Muséum national d'histoire naturelle, 8 rue Buffon, 75005 Paris, France

^bMusée de paléontologie, 4 quai Anatole France, 07800 la Voulte-sur-Rhône, Ardèche, France

Reçu le 12 octobre 2001; accepté le 10 décembre 2001

Résumé

Les vampyromorphes, ordre voisin des octopodes, n'étaient jusqu'ici connus avec certitude que dans la nature actuelle, en eaux océaniques profondes. Leur présence dès le Jurassique moyen se trouve attestée par une vingtaine de spécimens du Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône (Ardèche), qui en possèdent les caractères essentiels : huit bras sessiles reliés par un velum et armés d'une rangée de ventouses encadrées de cirres, une paire de tentacules brachiaux, des yeux latéraux bien développés, un organe de soutien interne (gladius) non calcifié, une paire de nageoires supéro-postérieures, deux organes lumineux postéro-dorsaux, pas de poche à encre. Ces spécimens, pour lesquels sont ici proposés les nouveaux genre et espèce *Vampyronassa rhodanica*, diffèrent cependant des vampyromorphes actuels par leurs deux premiers bras sessiles dorsaux nettement plus longs que les autres, par le plus grand développement de leur entonnoir et par leur tronc fuselé, plus allongé. La présence d'un vampyromorphe déjà bien caractérisé au Jurassique moyen laisse supposer pour cet ordre de céphalopodes une origine beaucoup plus ancienne encore. Quelques considérations sont apportées sur son mode de vie très probablement mésopélagique. Une argumentation critique est présentée au sujet de trois grandes espèces du Jurassique supérieur d'Allemagne comparables à des teuthoïdes et précédemment attribuées aux vampyromorphes.

© 2002 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

* Auteur correspondant.

Abstract

***Vampyronassa rhodanica* nov. gen. nov. sp., Vampyromorpha (Cephalopoda, Coleoidea) from the Lower Callovian of la Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France).** The Vampyromorpha, an order of cephalopods closely related to Octopoda, have been yet undubitably identified only in recent time, always in deep oceanic waters. Their occurrence since the Middle Jurassic is evidenced by about twenty specimens from the Lower Callovian of la Voulte-sur-Rhône (Ardèche), which exhibit vampyromorph fundamental features : eight sessile arms showing one row of suckers with bordering cirri, a web uniting the arms, a pair of brachial tentacles, well shaped lateral eyes, an internal uncalcified supporting organ (gladius), a pair of supero-posterior fins, two postero-dorsal light-organs, no ink-sac. These specimens, here assigned to the new genus and species *Vampyronassa rhodanica*, still differ from recent Vampyromorpha by their two first dorsal sessile arms clearly longer than the others, their more important funnel and their longer and slightly more spindle-like body. This characteristic Middle Jurassic vampyromorph leads to admit a much older origin for this cephalopod order. The probably mesopelagic mode of life of this new vampyromorph is then tentatively examined. Critical arguments about the assignment to Vampyromorpha of three large teuthid-like species from the Upper Jurassic of Germany are developed. © 2002 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. All rights reserved.

Mots clés: Cephalopoda; Coleoidea; France; Jurassique; Vampyromorpha

Keywords: Cephalopoda; Coleoidea; France; Jurassic; Vampyromorpha

1. Introduction

Les vampyromorphes, longtemps rangés parmi les octopodes, sont maintenant plus généralement considérés comme un ordre à part, se situant entre les teuthoïdes et les octopodes proprement dits et se différenciant principalement de ces derniers par leur gladius non calcifié mais cependant bien développé et par la présence, sur la couronne brachiale, d'une paire de filaments pouvant être considérée comme homologue d'une cinquième paire de bras (Clarke, 1988, p. 333).

A l'exception, très incertaine, de trois espèces du Jurassique supérieur d'Allemagne interprétées par Bandel & Leich (1986) comme leur étant apparentées, les vampyromorphes n'étaient jusqu'ici connus avec certitude que dans la nature actuelle, par une très faible diversité de formes toutes necto-bathypélagiques. Tel le fameux *Vampyroteuthis infernalis* Chun, 1903, de tous les océans tropicaux et subtropicaux, mais rarement trouvé à moins de mille mètres de profondeur (Pickford, 1946 ; 1950, p. 89).

Or, les fouilles effectuées au cours des années 1980 dans le Callovien inférieur (zone à *Gracilis*, sous-zone à *Koenigi*) de la Voulte-sur-Rhône (Ardèche) avaient permis de mettre au jour, entre autres céphalopodes coléoïdes avec parties molles minéralisées (Fischer et al., 1982), une vingtaine de spécimens d'une espèce pouvant être attribuée aux vampyromorphes, mais dont la publication avait été jusqu'ici différée en raison des difficultés d'interprétation qu'ils présentaient.

L'espoir d'en collecter d'autres exemplaires mieux conservés se révélant illusoire, il nous est apparu préférable de faire connaître sans plus attendre l'existence de cet intéressant matériel.

L'ordre des vampyromorphes se caractérise, dans la sous-classe des coléoïdes, par huit bras sessiles, réunis par un velum et armés d'une rangée de ventouses encadrées de cirres, plus une paire d'appendices brachiaux ; la tête, sans cou, est directement attenante au corps et pourvue d'une paire d'yeux latéraux ; le corps (partie correspondant à l'extension du manteau) est oviforme, pourvu d'un organe interne de soutien (gladius) non calcifié, d'une paire de nageoires supéro-postérieures et d'organes lumineux ; il n'existe pas de poche à encre.

Les spécimens du Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône dont il est fait état ici répondent particulièrement bien à ces caractéristiques morpho-anatomiques et peuvent donc être attribués avec certitude à l'ordre des vampyromorphes. En voici l'étude.

2. *Vampyronassa rhodanica* nov. gen. nov. sp.

2.1. Matériel

Sur la vingtaine de spécimens du Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône pouvant être attribués à cette espèce avec assez de certitude, huit présentent un intérêt justifiant leur prise en compte comme syntypes. Ces huit spécimens, figurés ici, sont enregistrés dans les collections du Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris) sous les numéros LPM-B.74243 à B.74250.

2.2. Dimensions

Les dimensions qui suivent sont données en millimètres. La longueur indiquée pour les bras est celle de la première paire. Les nombres entre parenthèses correspondent aux longueurs reconstituées, bras étirés (Tableau 1).

Tableau 1

	Longueur totale	Longueur approximative du manteau	Longueur des bras	Hauteur du corps	Largeur du corps
N°B.74243 (vue latérale)	87 (97)	39	35 (45)	24	-
N°B.74244 (vue supérieure)	105	44	45	-	25
N°B.74245 (vue supérieure)	95	47	34	-	24
N°B.74246 (vue oblique)	90 (100)	37	35 (43)	-	25
N°B.74247 (vue latérale)	84 (92)	38	36 (38)	27	-
N°B.74248 (vue oblique)	116 (130)	50 (55)	50 (63)	-	40
N°B.74249 (vue latérale)	110 (130)	40 (54)	55 (65)	40	-
N°B.74250 (vue latérale)	90 (95)	42	35 (42)	20	-

2.3. Analyse morpho-anatomique

L'analyse de ces spécimens est rendue malaisée du fait de la minéralisation pyriteuse de leurs tissus mous. En effet, et indépendamment même de l'affaissement ou de la destruction partielle des tissus, certains détails anatomiques peuvent apparaître plus

massifs qu'ils ne devaient être initialement, et certains contours plus aléatoires, ceci par suite d'une diffusion de la matière organique dans les premiers stades de la diagenèse, diffusion qui a été suivie plus ou moins fidèlement ou même accentuée par la pyrite en cours de cristallisation. C'est ainsi que les cirres brachiaux, initialement effilés, apparaissent parfois sous la forme de petites masses qui pourraient être assimilées à des ventouses, celles-ci étant cependant parfaitement reconnaissables lorsqu'elles sont apparentes ; de même, il n'est pas toujours évident de reconnaître les contours du velum interbrachial lorsque celui-ci s'est trouvé plissé par le regroupement des bras ; ainsi en est-il, également, des nageoires lorsqu'elles ne se trouvaient pas étalées au moment de l'enfouissement sédimentaire. En outre, les spécimens se présentent rarement dans une position anatomique idéale, latérale ou dorsale : ils ont été fréquemment fossilisés en position oblique ou plus ou moins torsadée, plutôt latérale pour la tête ou pour la couronne brachiale et plutôt dorsale pour le corps, ou inversement.

C'est donc par l'étude comparative des divers spécimens disponibles qu'il a été possible, d'une part d'établir avec assez de certitude la co-spécificité de ceux qui ont été retenus ici, d'autre part de définir l'ensemble de leurs caractères morfo-anatomiques communs.

2.3.1. *Couronne brachiale*

Les bras sessiles, de section subtriangulaire et effilés à leur extrémité, sont au nombre de huit ; les deux supérieurs, dont la longueur est sensiblement égale à celle du manteau, sont toujours nettement plus longs et plus puissants que les autres. Tous sont armés, sur leur face orale, d'une rangée unique de petites ventouses arrondies, presque jointives, ne dépassant pas 2 mm de diamètre vers la base des bras ; les ventouses sont latéralement encadrées de cirres eux-mêmes presque jointifs, pouvant dépasser 5 mm de longueur vers la base des bras de la première paire, mais plus courts et moins puissants sur les autres paires de bras. Ventouses et cirres peuvent être notamment observés sur les spécimens n° B.74243, B.74244 et B.74247 (Figs. 1-3; *Planche I*, Fig. 1a ; *Planche II*, Figs. 1a, 2).

Ces huit bras sont reliés entre eux, sur la plus grande partie de leur longueur, par un velum interbrachial bien visible sur les spécimens n° B.74243, B.74246 et B.74249 (Figs. 2, 4, 6 ; *Planche I*, Fig. 2 ; *Planche II*, Figs. 2, 3).

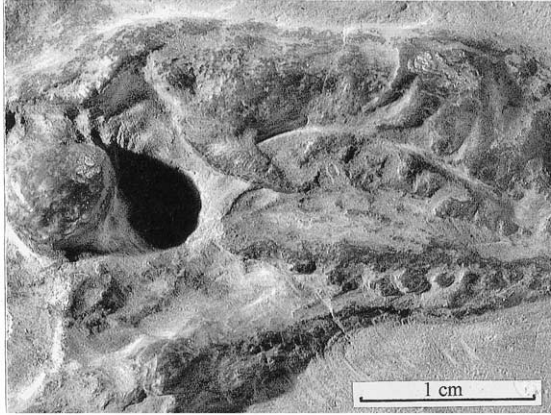
Le spécimen n° B.74247 (Fig. 1 ; *Planche I*, Figs. 1a,b) permet d'observer, latéralement au bras supérieur droit, un appendice virguliforme long d'environ 10 mm, orienté vers l'avant, un peu recourbé vers le haut à sa partie antérieure et qui n'est pas un cirre brachial. Cet appendice pourrait en revanche correspondre à l'élément latéral droit d'une paire de bras abortifs, homologues probables des bras tentaculaires des teuthoïdes et qui se retrouvent chez les vampyromorphes actuels sous la forme d'une paire de petits filaments rétractiles, probablement sensoriels et insérés de même entre les bras sessiles I et II.

2.3.2. *Tête*

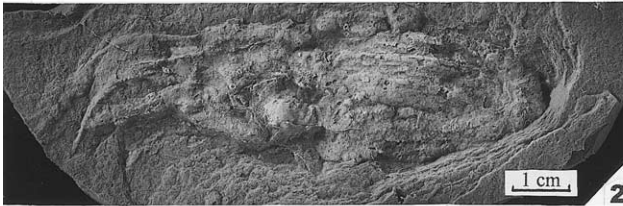
Sur tous les spécimens examinés, qu'ils se trouvent fossilisés en vue dorsale ou en vue latérale, la tête apparaît courte, massive, aussi haute et large que le corps auquel elle est directement attenante, sans cou, et dont elle n'est séparée par aucune limite distincte autre que celles laissées, sur quelques spécimens, par le bord antérieur du manteau ou par la fente palléale.



1a



1b



2



3



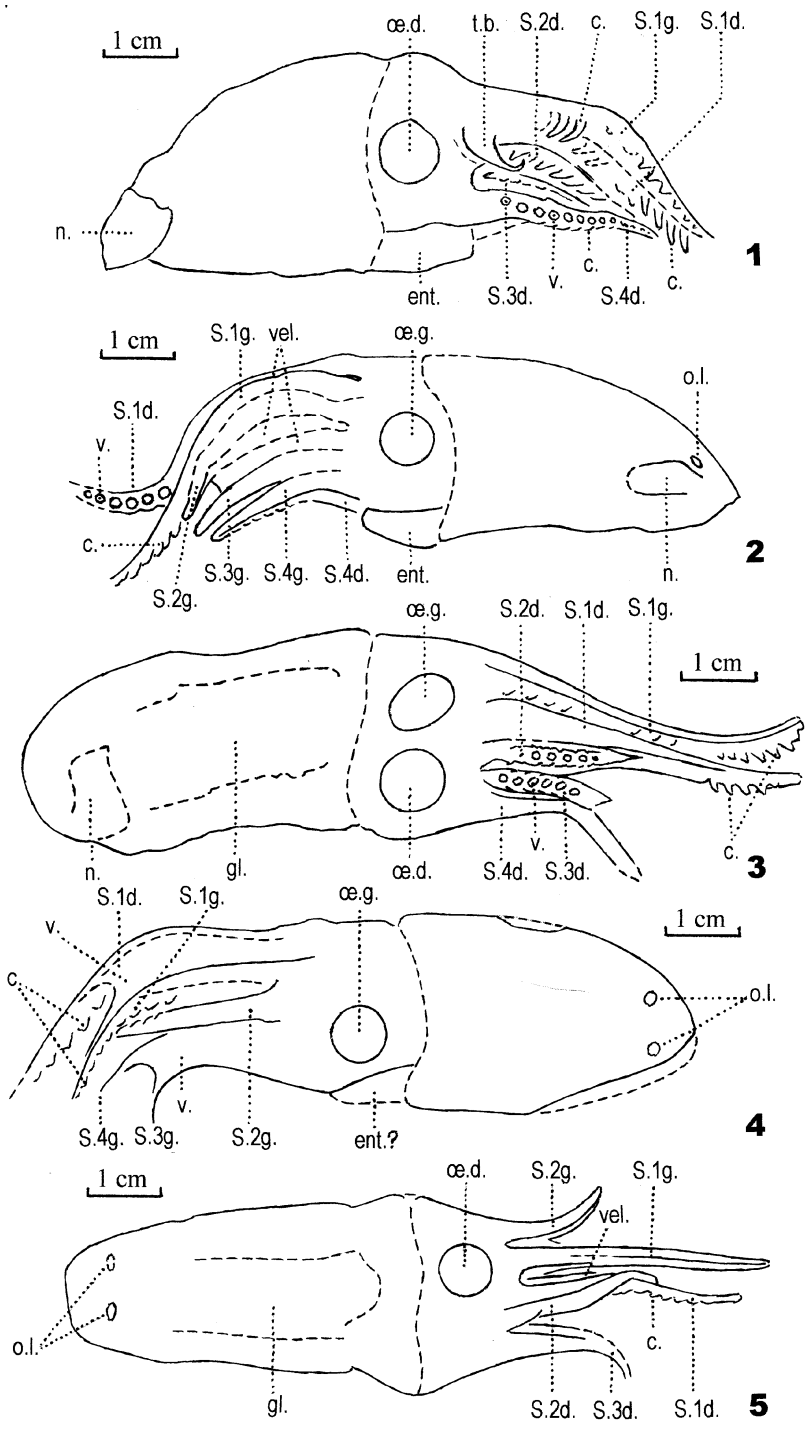
4

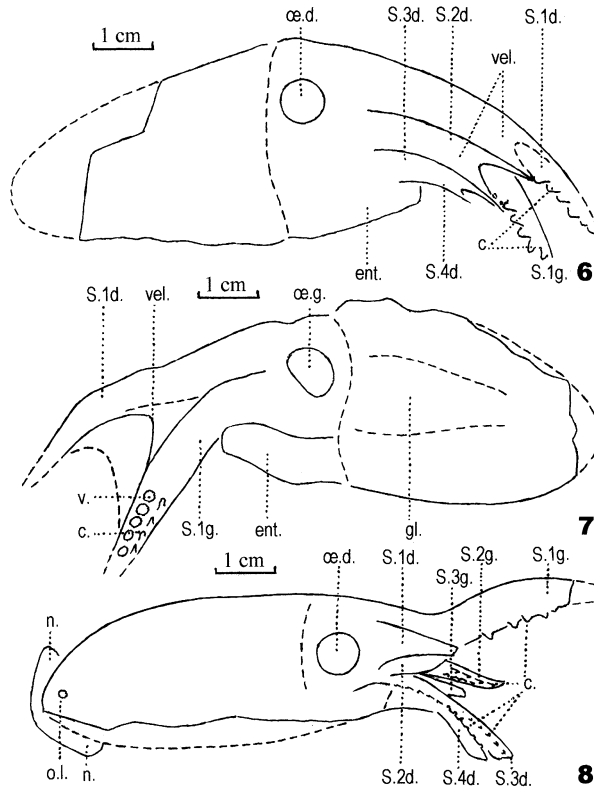
Planche I. *Vampyronassa rhodanica* nov. gen. nov. sp.

Fig. 1a, b. Spécimen n° LPM-B.74247 (holotype), fossilisé en vue latérale. Photos numériques : vue générale (1a) et détails de la base des bras (1b). Fig. 2. Spécimen n° LPM-B.74246, fossilisé en vue oblique. Contre empreinte. Photo argentique. Fig. 3. Spécimen n° LPM-B.74245, fossilisé en vue dorsale. Photo argentique. Fig. 4. Spécimen n° LPM-B.74250, fossilisé en vue latérale. Photo numérique. Photos de P. Loubry et D. Serrette.

Plate I. *Vampyronassa rhodanica* nov. gen. nov. sp.

Figs. 1a,b. Specimen n° LPM-B.74247 (holotype), fossilized in lateral side. Numerical photos: general view (1a) and details of the base of the arms (1b). Fig. 2. Specimen n° LPM-B.74246, fossilized in oblique position. Imprint cast. Silver photo. Fig. 3. Specimen n° LPM-B.74245, fossilized in dorsal side. Silver photo. Fig. 4. Specimen n° LPM-B.74250, fossilized in lateral side. Numerical photo. Photos by P. Loubry and D. Serrette.





Figs. 1-8. Schémas analytiques des syntypes de *Vampyronassa rhodanica* nov. gen., nov. sp. (1) n° LPM-B.74247 (holotype) ; (2) n° LPM-B.74243 ; (3) n° LPM-B.74244 ; (4) n° LPM-B.74246 ; (5) n° LPM-B.74245 ; (6) n° LPM-B.74249 ; (7) n° LPM-B.74248 ; (8) n° LPM-B.74250. Abréviations : (c.) cirres ; (ent.) entonnoir ; (gl.) gladius ; (n.) nageoire ; (œ.d., g.) oeil droit, gauche ; (o.l.), organe lumineux ; (S.1-4 d., g.) bras sessiles 1 à 4 droits, gauches ; (t.b.) tentacule brachial ; (v.) ventouses ; (vel.) velum.

Figs. 1-8. Analytic drawings of the syntypes of *Vampyronassa rhodanica* nov. gen., nov. sp. (1) n° LPM-B.74247 (holotype); (2) n° LPM-B.74243; (3) n° LPM-B.74244; (4) n° LPM-B.74246; (5) n° LPM-B.74245; (6) n° LPM-B.74249; (7) n° LPM-B.74248; (8) n° LPM-B.74250. Abbreviations: (c.) cirri; (ent.) funnel; (gl.) gladius; (n.) fin; (oe.d., g.) right, left eye; (o.l.) light-organ; (S.1-4 d., g.) right, left sessile arms 1 to 4; (t.b.) brachial tentacle; (v.) suckers; (vel.) web.

Tous les spécimens montrent, selon qu'ils sont fossilisés latéralement ou dorsalement, une ou deux protubérances arrondies massives, de 6 à 8 mm de diamètre et qui correspondent aux globes oculaires, fossilisés le plus souvent en position décalée mais qui devaient être initialement situés de part et d'autre de la tête.

2.3.3. Entonnoir

Bien reconnaissable sur les spécimens n° B.74243, B.74248 et B.74249 (Figs. 1, 6, 7 ; Planche II, Figs. 2-4), l'entonnoir apparaît long et puissant, très antérieur, s'étendant sous toute la longueur de la tête, depuis la fente palléale jusqu'à la naissance de la couronne brachiale.

2.3.4. Corps

La forme du corps apparaît un peu variable selon les spécimens, étant liée au mode de positionnement des dépouilles sur le paléosubstrat marin et aux aléas de la fossilisation ; mais une simple synthèse visuelle des contours permet de le décrire comme modérément long, postérieurement ogival en vue latérale mais arrondi en vue dorsale ou ventrale, et s'élargissant dorso-ventralement vers l'avant, jusqu'au niveau de la fente palléale. Sa structure externe semble lisse, les fines granulations superficielles visibles sur quelques spécimens étant probablement dues à la pyritisation.

Quelques exemplaires dont la partie dorsale du manteau s'est trouvée partiellement détruite, tels que ceux n° B.74244, B.74245 et B.74248 (Figs. 3, 5, 7 ; Planche I, Fig. 3 ; Planche II, Figs. 1a,b, 4), laissent apparaître une structure interne fossilisée en apatite, plus claire donc que le reste du corps qui est fossilisé en pyrite. Cette structure interne d'apparence fine et lisse, dorsalement convexe et de contour ogival, semble occuper presque toute la largeur et s'étendre sur toute la longueur du corps, de son extrémité postérieure à sa jonction avec la tête. Bien qu'il ne soit pas possible d'y distinguer d'asymptotes ni de stries d'accroissement, elle peut être considérée comme les restes d'un organe de soutien interne non calcifié, minéralogiquement très différent du gladius bien conservé chez les teuthoïdes du même gisement (Fischer et al., 1982), et donc de constitution initiale probablement flexible. Un tel organe de soutien existe chez les vampyromorphes actuels (Donovan, et al. 1988 ; Pickford, 1939, 1949).

Aucun des spécimens examinés ne présente de trace quelconque d'une poche à encre, cependant que celle-ci est en général bien décelable chez les teuthoïdes du même gisement (Fischer et al., 1982).

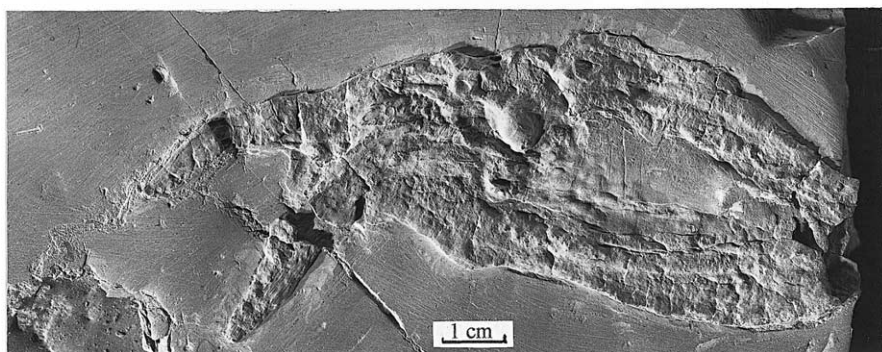
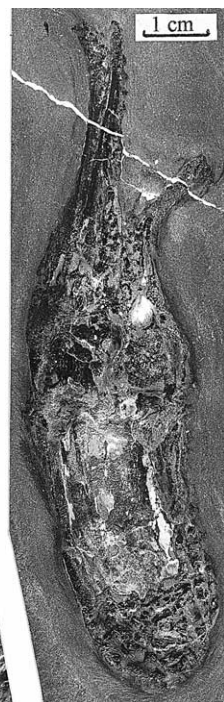
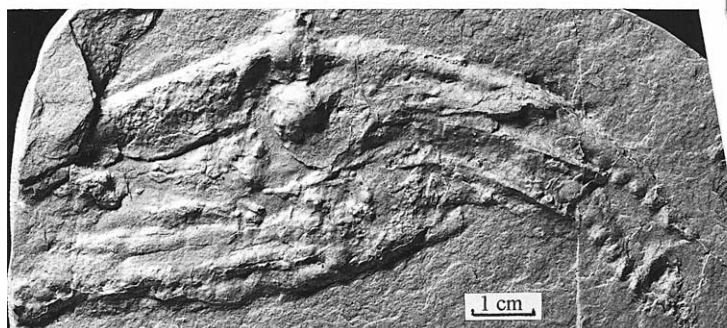
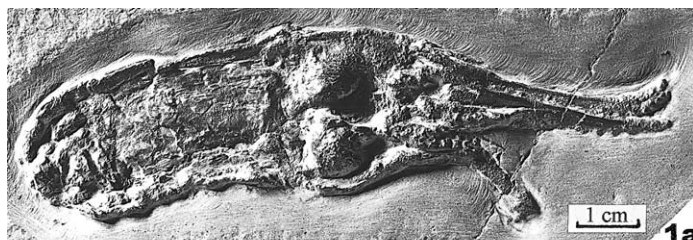
Il semble exister une légère hétéromorphie de la longueur du manteau, à signification probablement sexuelle : parmi les spécimens présentés ici, ceux n° B.74246, B.74247 et B.74248 (Figs. 1, 4, 7 ; Planche I, Figs. 1a, 2 ; Planche II, Fig. 4) ont une longueur de manteau de l'ordre de 3,5 à 4 cm, proportionnellement un peu plus faible que ceux n° B.74243, B.74244, B.74245 et B.74250 (Figs. 2, 3, 5, 8 ; Planche I, Figs. 3, 4 ; Planche II, Figs. 1a, 2) chez lesquels elle est de l'ordre de 4,5 cm. Les premiers pourraient donc être des mâles, les seconds des femelles.

Planche II. *Vampyronassa rhodanica* nov. gen. nov. sp.

Fig. 1a,b. Spécimen n° LPM-B.74244, fossilisé en vue dorsale. Photos argentiques sous lampes à incandescence (1a) et sous rayonnement ultraviolet (1b). Fig. 2. Spécimen n° LPM-B.74243, fossilisé en vue latérale. Photo numérique. Fig. 3. Spécimen n° LPM-B.74249, fossilisé en vue latérale. Contre-empreinte. Photo argentique. Fig. 4. Spécimen n° LPM-B.74248, fossilisé en vue oblique. Photo argentique. Photos de Philippe Loubry et Denis Serrette

Plate II. *Vampyronassa rhodanica* nov. gen. nov. sp.

Figs. 1a,b. Specimen n° LPM-B.74244, fossilized in dorsal side. Silver photos under incandescent lights (1a) and under ultraviolet raFig. 9. diation (1b). Fig. 2. Specimen n° LPM-B.74243, fossilized in lateral side. Numerical photo. Fig. 3. Specimen n° LPM-B.74249, fossilized in lateral side. Imprint cast. Silver (1949)Fig. 10. photo. Fig. 4. Specimen n° LPM-B.74248, fossilized in oblique position. Silver photo. Photos by Philippe Loubry and Denis Serr(1949)t



2.3.5. Nageoires

Une paire de petites nageoires en forme de courtes pales est bien visible sur quelques spécimens, notamment les n° B.74247 et B.74250 (Figs. 1, 8 ; Planche I, Fig. 1a ; Planche II, Fig. 4). Ces nageoires se trouvent latéralement insérées à la partie supéro-postérieure du corps, en relation musculaire très probable avec l'organe de soutien interne (gladius).

2.3.6. Organes lumineux

La minéralisation en pyrite du matériel étudié rend impossible d'y démontrer la présence ou l'absence de tels organes qui, chez les vampyromorphes actuels, sont de divers types, les plus apparents se présentant sous la forme de deux petites capsules dorsales situées près de l'insertion des nageoires. Les spécimens n° B.74243, B.74245, B.74246 et B.74250 (Figs. 2, 4, 5, 8 ; Planche I, Figs. 2-4 ; Planche II, Fig. 2) permettent cependant d'observer, près de l'insertion dorsale des nageoires, de petites structures ovalaires en dôme entourées d'un creux, de 1 à 1,5 mm de diamètre, qui paraissent bien correspondre à de tels organes lumineux.

La prise en compte de l'ensemble des caractères morfo-anatomiques externes des huit syntypes ici retenus a permis d'établir une reconstitution (synthétogramme) de l'espèce (Fig. 9), dont les proportions devaient être un peu variables, concernant notamment la longueur des bras par rapport à celle du corps, mais sans que cela puisse introduire le moindre doute sur leur co-spécificité.

2.4. Comparaison avec *Vampyroteuthis infernalis*

Ayant réexaminé les spécimens-types des diverses espèces de vampyromorphes actuels (notamment celles des genres *Melanoteuthis* Joubin, 1912 et *Watasella* Sasaki,

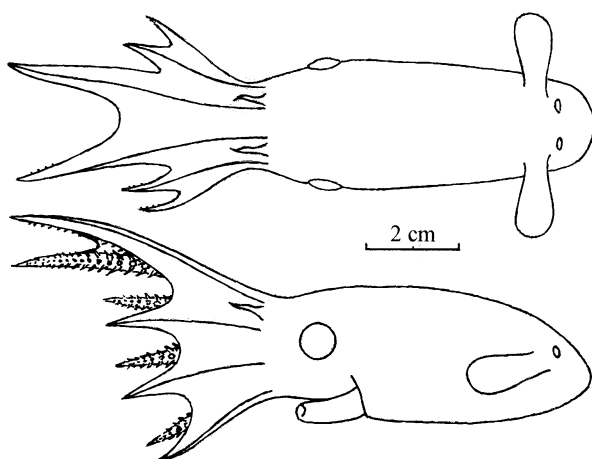


Fig. 9. Reconstitution de *Vampyronassa rhodanica* nov. gen. nov. sp. Fig. en vues dorsale et latérale.

Fig. 9. Reconstitution of *Vampyronassa rhodanica* nov. gen., nov. sp., dorsal and lateral views.

1920), [Pickford \(1939, 1946, 1949\)](#) est arrivé à la conclusion qu'il n'existait en réalité qu'une seule espèce bien établie, *Vampyroteuthis infernalis* Chun, 1903, pouvant atteindre 30 cm de longueur, bras étirés, d'aspect un peu variable en fonction du sexe, du stade ontogénique et des facteurs d'environnement, mais aussi des conditions de prélèvement en mer et du mode de conservation en laboratoire.

C'est donc seulement avec *Vampyroteuthis infernalis* qu'il convient de comparer précisément l'espèce du Callovien de la Voulte-sur-Rhône.

Les analogies (nature, nombre et disposition des organes externes visibles) sont assez évidentes, ainsi que nous venons de le voir, pour que l'on puisse rapporter sans hésitation l'espèce *rhodanica* aux vampyromorphes.

Les différences, cependant, ne sont pas insignifiantes. Elles portent essentiellement sur les caractères que voici.

2.4.1. Constitution tissulaire

Les spécimens examinés ici offrent tous un relativement bon état de conservation, en dépit des processus d'enfouissement, de compaction et de minéralisation qu'ils ont subi lors de la diagenèse, processus qui sont toujours plus ou moins destructeurs. Ceci porte à admettre que ces individus possédaient, de leur vivant, une assez forte capacité musculaire et une bonne résistance tissulaire, ce qui contraste avec la très faible consistance de tous les spécimens connus de *V. infernalis*, d'aspect gélatineux, de constitution molle, au système musculaire peu développé et aux tissus extrêmement fragiles ([Jeletzky, 1966](#), p. 48 ; [Joubin, 1912](#), p. 1 ; [Pickford, 1940](#), p. 172-173 ; [Pickford, 1946](#), p. 14 ; [Robson, 1932](#), p. 40). L'espèce *rhodanica* devait donc être de consistance nettement plus ferme et musclée que *V. infernalis*.

2.4.2. Forme générale

Il n'existe, pas plus chez l'espèce *rhodanica* que chez *V. infernalis*, de limite externe décelable correspondant à la base de la couronne brachiale ; mais celle-ci est marquée, chez la première, par un rétrécissement sensible du diamètre de la tête à sa partie antérieure, tandis que ce rétrécissement est à peine perceptible chez la seconde, l'évasement du velum s'y trouvant en continuité presque parfaite avec le bord antérieur du manteau ; par ailleurs, l'espèce de la Voulte-sur-Rhône a la tête proportionnellement beaucoup plus courte et moins large que l'espèce actuelle ; elle a en outre le corps un peu fuselé et modérément allongé, tandis que *V. infernalis* a le corps extrêmement court, conformé en sac allant en s'évasant presque régulièrement jusqu'à l'extrémité de la couronne brachiale. Une simple comparaison entre les [Figs. 9 et 10](#) permet d'apprécier visuellement ces différences.

2.4.3. Longueur de la première paire de bras sessiles

Tandis que les huit bras sessiles de *V. infernalis* sont approximativement de même force et de même longueur, l'espèce *rhodanica* a les bras de la première paire (S.1d. et S.1g.) toujours nettement plus puissants et plus longs que les autres, ceux de la dernière paire (S.4d. et S.4g.) semblant, à l'inverse, être un peu plus courts et plus fins que les bras des paires intermédiaires.

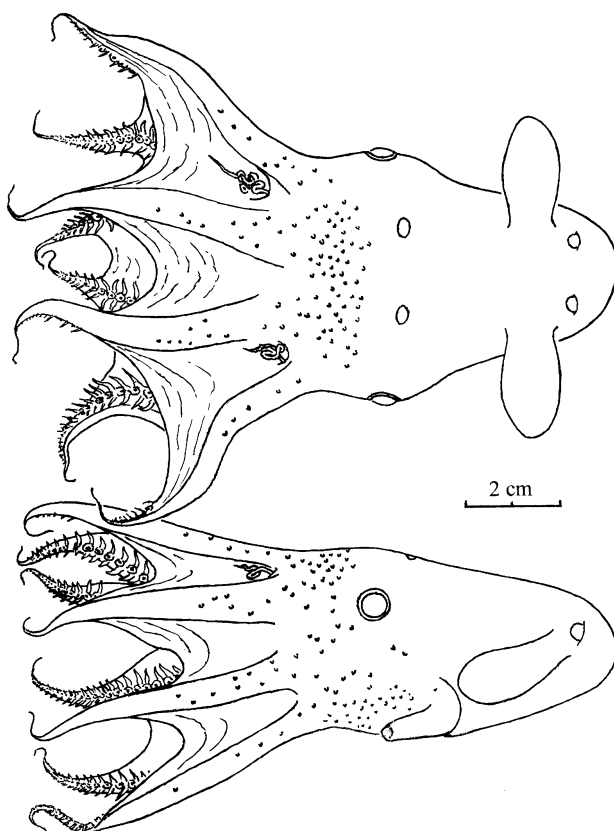


Fig. 10. *Vampyroteuthis infernalis* Chun, 1903 (holotype du taxon synonyme *Melanoteuthis anderseni* Joubin, 1931) en vues dorsale et latérale, d'après Pickford (1949).

Fig. 10. *Vampyroteuthis infernalis* Chun, 1903 (holotype of the synonymous taxon *Melanoteuthis anderseni* Joubin, 1931), dorsal and lateral views, from Pickford (1949).

2.4.4. Morphologie des tentacules brachiaux

Chez *V. infernalis*, les tentacules brachiaux, qui pourraient avoir une fonction sensorielle, se présentent chacun sous la forme d'un long filament plus ou moins sinueux et contourné, tandis que ceux de l'espèce *rhodanica* semblent être musculieux, à base large et effilés seulement à leur extrémité. Les tentacules brachiaux de *V. infernalis* peuvent se rétracter totalement en se logeant dans des poches, ce qui les rend alors inapparents. Il n'est pas exclu qu'il ait pu en être de même chez *Vampyronassa rhodanica*, ce qui expliquerait alors qu'un seul des individus étudiés en ait révélé l'existence.

Parmi ces différences, celles concernant la longueur de la première paire de bras sessiles, la puissance de l'entonnoir et la forme fuselée du corps nous semblent particulièrement déterminantes et de nature à justifier une distinction de rang générique, car significatives d'une aptitude aux déplacements rapides et à une prédation active, aptitudes qui font en revanche défaut à *Vampyroteuthis infernalis*.

2.5. *Diagnose du genre Vampyronassa nov. gen.*

Etymologie : du serbe *vampyr* (être mythique sanguinaire) et du latin *nassa* (nasse de pêcheur). Nom féminin.

Espèce-type : *Vampyronassa rhodanica* nov. sp., du Callovien inférieur (zone à *Gracilis*, sous-zone à *Koenigi*) de la Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France).

Diagnose : Vampyromorphe se différenciant du genre *Vampyroteuthis* par les bras de la première paire plus longs que les autres, l'entonnoir très développé et le corps fuselé modérément long.

2.6. *Définition de l'espèce V. rhodanica nov. sp.*

Etymologie : adjectif latin *rhodanicus*, du Bassin rhodanien.

Holotype : spécimen n°LPM-B.74247 (Fig. 1 ; Planche I, Fig. 1a,b).

Description : taille plutôt petite, n'excédant pas 8 cm de l'extrémité postérieure du corps à la naissance des bras (13 cm en tout, bras en position allongée compris). Tête massive, courte, prolongeant directement le corps, sans cou, et pourvue de deux lobes oculaires situés latéralement. Bras sessiles au nombre de huit, de section triangulaire, extérieurement carénés, effilés à leur extrémité et unis par une membrane (velum) sur la majeure partie de leur longueur, les deux supérieurs étant plus longs et plus puissants que les autres ; tous sont pourvus, sur leur face orale, d'une rangée de petites ventouses qui sont latéralement accompagnées de cirres souples et charnus. Corps fuselé, postérieurement pourvu d'une paire de petites nageoires latérales. Organes lumineux apparemment présents près de l'insertion dorsale des nageoires. Entonnoir large et allongé, situé sous la tête, en position très antérieure. Organe de soutien (gladius) non calcifié. Pas de poche à encre.

2.7. *Position systématique*

La plupart des auteurs (Clarke, 1988, p. 333 ; Donovan, 1964, p. 274-275 ; Jeletzky, 1966, p. 46, 48 ; Pickford, 1940) s'accordent pour considérer les vampyromorphes comme plus archaïques que les octopodes. Mais, alors que les octopodes ont été signalés à partir du Jurassique moyen (Fischer et al., 1982), les vampyromorphes n'avaient encore de représentants incontestables que dans la nature actuelle. Une incertitude subsistait donc, faute de preuves paléontologiques convaincantes, sur l'ancienneté évolutive de cet ordre de céphalopodes. Cette incertitude est ici levée avec la description de *Vampyronassa rhodanica*, représentant mésojurassique certain des vampyromorphes.

En effet, et malgré des différences assez marquantes mais strictement limitées à la morpho-anatomie externe, les caractères fondamentaux communs qui relient le genre *Vampyronassa* aux vampyromorphes actuels sont tels que la proposition d'une famille nouvelle ne pourrait ici se justifier. Ceci même en dépit du grand laps de temps qui les sépare.

Vampyronassa se trouve donc ici classé auprès de *Vampyroteuthis* Chun, 1903, dans la famille Vampyroteuthidae Thiele, 1914 (ordre Vampyromorpha Robson, 1929, sous-classe Coleoidea Bather, 1888).

La présence, au Jurassique moyen, de ce vampyromorphe déjà parfaitement bien caractérisé laisse entrevoir une apparition de cet ordre de céphalopodes nettement plus ancienne encore : comme pour l'ordre des octopodes (Fischer et al., 1982), celui des vampyromorphes pourrait en effet remonter au Trias ainsi que l'a pressenti Clarke (1988, p. 333) ou peut-être même à la fin du Paléozoïque.

3. Environnement sédimentaire et mode de vie

Pour expliquer les processus de minéralisation très particuliers des fossiles à parties molles pseudomorphosées dans le Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône, plusieurs auteurs (Fröhlich et al., 1992 ; Wilby et al., 1996) ont évoqué la probabilité d'un milieu marin relativement profond. La présence de vampyromorphes serait de nature à conforter cette opinion, dans la mesure où les représentants actuels de ce groupe d'organismes se rencontrent à des profondeurs marines rarement inférieures à 1 000 m (exceptionnellement 300 m) et presque toujours comprises entre 1 000 et 4 000 m (Pickford, 1940, 1946). Cependant, une profondeur même de l'ordre de 1 000 m paraîtrait ici excessive, étant géologiquement peu concevable sur la bordure immédiate d'un bassin sédimentaire : le gisement de la Voulte-sur-Rhône se trouve en effet presque en contact avec le socle cristallin du Massif Central, à proximité immédiate de la ligne tangentielle de fractures qui marque en cet endroit la limite entre le socle et les tout premiers dépôts sédimentaires, d'âge triasique. Une profondeur marine de l'ordre de 200 m, donc déjà en zone aphotique, semble par contre assez vraisemblable, étant compatible à la fois avec le cadre géologique et structural du dépôt sédimentaire, avec les conditions de minéralisation des fossiles à parties molles pseudomorphosées et avec la composition du peuplement, où voisinent annélides, bivalves, céphalopodes variés (ammonites, bélemnites, teuthides, octopode...), pycnogonides pantopodes, crustacés divers (thylacocéphales, mysidacés, décapodes), échinodermes (crinoïdes, échinoïdes, astéroïdes, ophiuroïdes), poissons et reptiles.

En ce qui concerne plus particulièrement *Vampyronassa rhodanica*, la forte prédominance de la première paire de bras sessiles, la forme postérieurement fuselée du corps, la présence d'un entonnoir puissant et d'une paire de petites nageoires latéro-postérieures sont des caractères qui confèrent à cette espèce un mode de vie nettement adapté à la nage, en milieu mésopélagique. Elle devait donc se comporter en chasseur plus actif que l'actuel *Vampyroteuthis infernalis*, bien que celui-ci soit de même pourvu d'une paire de petites nageoires, mais dont le corps en forme de sac à couronne brachiale largement évasée traduit un mode de prédation necto-bathypélagique préférentiellement attentiste, toujours à proximité du fond (Pickford, 1946, p. 13-14).

4. Remarques sur trois espèces du Jurassique supérieur d'Allemagne

Sur la base d'un matériel difficilement interprétable et en partie composé d'empreintes physiologiques, Bandel & Leich (1986) ont attribué aux vampyromorphes trois espèces du Kimméridgien-Tithonien de Solnhofen (Bavière) qui avaient été antérieurement

considérées, notamment par Naef (1922) et par Jeletzky (1966), comme pourvues de dix bras dont deux tentaculaires et donc comme appartenant à l'ordre des Teuthida : *Plesioteuthis prisca* (Rüppel, 1829), *Leptoteuthis gigas* Meyer, 1834, et *Trachyteuthis hastiformis* (Rüppel, 1829). Selon l'analyse qu'en ont présentée Bandel & Leich (1986), ces trois espèces d'assez grande taille (35 cm de longueur totale pour *P. prisca*, plus d'un mètre pour *L. gigas*, 75 cm pour *T. hastiformis*) seraient pourvues de seulement quatre paires de bras armés de cirres et de ventouses, d'une membrane interbrachiale, de nageoires et d'un gladius. Engeser (1988, p. 82) a admis qu'elles puissent éventuellement appartenir à l'ordre des Vampyromorpha. Mais plusieurs indications vont à l'encontre d'une telle interprétation : leurs bras sont proportionnellement très courts, leur membrane interbrachiale (velum) est peu développée, leur tête est relativement petite, avec un cou bien marqué, leur corps est étroit et proportionnellement très long (deux à trois fois plus long que l'ensemble formé par la tête et les bras), les nageoires sont grandes, nullement récessives et occupant même toute la longueur du corps chez *T. hastiformis*, une au moins des trois espèces (*P. prisca*) est pourvue d'une poche à encre. En raison de leurs caractères particuliers, ces trois espèces pourraient éventuellement ne pas être des Teuthida *sensu stricto* ; mais il apparaît bien douteux qu'elles puissent appartenir à l'ordre des Vampyromorpha dont elles s'écartent par trop de caractères fondamentaux.

En outre, le vaste gisement de Solnhofen correspond à un paléomilieu lagonal très peu profond, ce qui imposerait d'admettre qu'il ait existé, au Jurassique supérieur, des représentants necto-épépélagique des vampyromorphes, aux allures typiques de teuthides et aux adaptations donc très différentes de celles à la fois du genre callovien *Vampyronassa* et du genre actuel *Vampyroteuthis*. L'absence de poche à encre, qui est l'un des caractères fondamentaux des Vampyromorpha, est d'ailleurs, comme aussi la présence d'organes lumineux, bien en accord avec un habitat en eaux exclusivement profondes (Pickford, 1946, p. 5).

Il convient enfin de faire observer que, si les bras sessiles des teuthides sont relativement résistants, leurs bras tentaculaires sont en revanche beaucoup plus fragiles et ne subsistent que rarement à l'état fossile. Tel n'est cependant pas le cas pour plusieurs au moins des Teuthida du Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône, pour lesquels Bandel & Leich (1986, p. 145) ont mis en doute l'existence de bras tentaculaires alors qu'ils en montrent pourtant des restes évidents (Fischer et al., 1982).

5. Conclusions

La nouvelle forme fossile ici décrite sous le nom de *Vampyronassa rhodanica* apparaît très proche, par ses caractères morpho-anatomiques externes, de l'actuel *Vampyroteuthis infernalis*. Il en résulte que l'ordre des Vampyromorpha se trouvait, au Jurassique moyen, déjà bien séparé des autres ordres de céphalopodes coléoïdes, notamment des Teuthida et des Octopodida, et que les origines de cet ordre doivent donc être beaucoup plus anciennes encore.

À l'exception, peu vraisemblable, de trois espèces du Jurassique supérieur d'Allemagne, aux caractères très incertains et qui ne semblent véritablement pas pouvoir lui être raisonnablement attribuées, l'ordre des Vampyromorpha restait jusqu'alors connu par son

unique espèce actuelle, *Vampyrotheuthis infernalis*. Les très fortes similitudes qui relient, dans leurs caractères fondamentaux, *Vampyronassa rhodanica* et *Vampyrotheuthis infernalis*, montrent avec évidence que les vampyromorphes ont assez peu évolué depuis le Jurassique, pas plus au plan anatomique que du point de vue écologique, si ce n'est que les représentants actuels de cet ordre se trouvent cantonnés dans les milieux océaniques de beaucoup plus grande profondeur : dans les eaux marines du Bassin rhodanien, au Callovien inférieur et sur le site de la Voulte-sur-Rhône, alors que les autres céphalopodes qui ont vécu là (ammonites, bélemnites, teuthides, octopode) devaient être méso- ou épipélagiques, *Vampyronassa rhodanica* devait en revanche vivre non loin du fond, probablement vers seulement 200 m de profondeur, mais en zone néanmoins déjà totalement aphotique.

En terminant, et pour rendre hommage à Grace E. Pickford, il est opportun de rappeler que cet auteur, avec sa justesse de vue et sa parfaite connaissance de *Vampyrotheuthis infernalis*, avait précocement souligné les caractères très primitifs de cette étonnante espèce, qualifiée par lui de « fossile vivant » (Pickford, 1940). La forme fossile que nous venons de décrire, d'âge jurassique moyen et qui s'y apparente étroitement, vient donc apporter une éclatante justification à la pertinence de son analyse.

Références

- Bandel, K., Leich, H., 1986. Jurassic Vampyromorpha (Dibranchiata, Cephalopoda). *Neues Jahrb. für Geol. und Paläontol. Monatshefte*, Stuttgart 3, 129–148.
- Clarke, M.R., 1988. Evolution of recent Cephalopods. A brief review. In: Clarke, M.R., Trueman, E.R. (Eds.), *The Mollusca 12: Paleontology and Neontology of Cephalopoda*. Academic Press, New York, pp. 331–340.
- Donovan, D.T., 1964. Cephalopod phylogenie and classification. *Cambridge Philos. Soc. Biol. Reviews* 39, 259–287.
- Donovan, D.T., Toll, R.B., 1988. The gladius in Coleoid (Cephalopoda) evolution. In: Clarke, M.R., Trueman, E.R. (Eds.), *The Mollusca 12: Paleontology and Neontology of Cephalopoda*. Academic Press, New York, pp. 89–101.
- Engeser, T.S., 1988. Fossil “Octopods” - A critical review. In: Clarke, M.R., Trueman, E.R. (Eds.), *The Mollusca 12: Paleontology and Neontology of Cephalopoda*. Academic Press, New York, pp. 81–87.
- Fischer, J.-C., Riou, B., 1982. Le plus ancien poulpe connu (Cephalopoda, Dibranchiata), *Proteroctopus ribeti* nov. gen., nov. sp., du Callovien de l'Ardèche (France). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris 295 (II), 277–280.
- Fischer, J.-C., Riou, B., 1982. Les teuthoïdes (Cephalopoda, Dibranchiata) du Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France). *Annales de Paléontologie*, Paris 68 (4), 295–325.
- Fröhlich, F., Mayrat, A., Riou, B., Secrétan, S., 1992. Structures rétinienne phosphatisées dans l'œil géant de *Dollocaris*, un crustacé fossile. *Annales de Paléontologie*, Paris 78 (4), 193–203.
- Jeletzky, J.A., 1966. Comparative morphology, phylogeny and classification of fossil Coleoidea. *Univ. Kansas Paleontol. Institut., ser. Mollusca* 7.
- Joubin, L., 1912. Études préliminaires sur les Céphalopodes recueillis au cours des croisières de S.A.S le Prince de Monaco. 1re note : *Melanoteuthis lucens*, nov. gen., nov. sp. *Bull. Institut. Océanogr. Monaco* 220.
- Naef, A., 1922. Die fossilen Tintenfische. In: Fischer, G. (Ed.). Jena.
- Pickford, G.E., 1939. A re-examination of the types of *Melanoteuthis lucens* Joubin. *Bull. Institut. Oceanogr. Monaco* 777.
- Pickford, G.E., 1940. The Vampyromorpha, living-fossil Cephalopoda. *Trans. New York Acad. Sci.* II 2 (7), 169–181.

- Pickford, G.E., 1946. *Vampyroteuthis infernalis* Chun. An archaic Dibranchiate Cephalopod. I, Natural history and distribution. The Carlsberg Foundation's Oceanographical Expedition round the World and previous "Dana"-Expeditions, 29. Dana Report (V), Copenhagen & London.
- Pickford, G.E., 1949. *Vampyroteuthis infernalis* Chun. An archaic Dibranchiate Cephalopod. II, External anatomy. The Carlsberg Foundation's Oceanographical Expedition round the World and previous "Dana"-Expeditions, 32. Dana Report (VI), Copenhagen & London.
- Pickford, G.E., 1950. The Vampyromorpha (Cephalopoda) of the Bermuda Oceanographic Expeditions. *Zoologica*, New York 35 (5), 87–95.
- Robson, G.C., 1932. A Monograph of the Recent Cephalopoda based on the collections in the British Museum (Natural History). Part.II, The Octopoda (excluding the Octopodinae). British Museum ed., London.
- Wilby, P.R., Briggs, D.E.G., Riou, B., 1996. Mineralization of soft-bodied invertebrates in a Jurassic metalliferous deposit. *Geology*, Boulder (Colorado, USA) 24 (9), 847–850.