

des fresques. Ces objets sont dispersés dans les grands centres et musées archéologiques d'Europe, d'Inde, du Japon et des États-Unis.

Aujourd'hui les grottes de Mogao sont encore menacées, mais par les éléments naturels : au cours des années, les vents ont attaqué la falaise, et le sable qui est tombé des voûtes a en partie rempli les grottes, recouvrant les sculptures et les fresques. La pluie et la neige qui se sont infiltrées ont endommagé les peintures, détachant de la paroi rocheuse la couche d'argile sur laquelle elles se trouvaient. En outre, la roche elle-même a été fissurée par les séismes, dont le plus récent s'est produit en 1933, de sorte que des grottes entières se sont écroulées.

Les visiteurs, également, ont endommagé les œuvres. Naguère ils allumaient des torches dans les grottes, couvrant les peintures de suie. Plus récemment, les touristes ont introduit de l'humidité qui menace les pigments déjà décolorés ; les sols millénaires ont été usés. Depuis 1980, Mogao est ouvert au public et l'augmentation du nombre de vols vers l'aéroport agrandi de Dunhuang a modifié la région : des hôtels récemment construits dépassent la ville ancienne.

Depuis 1988, l'Institut Getty et le Bureau chinois des vestiges culturels tentent de préserver ce site célèbre que l'UNESCO a désigné comme élément du patrimoine mondial en 1987. Les équipes de conservation ont construit une palissade coupe-vent de cinq kilomètres de long. Faite de tissu synthétique et de plantes adaptées au désert, cette protection placée au sommet de la falaise évite l'ensablement des grottes : il fallait enlever chaque année 2 000 mètres cubes de sable devant les grottes ; le volume à déblayer a été réduit de 60 pour cent. De surcroît, des filtres à poussière placés aux portes des grottes protègent contre le sable qui continue de tomber du sommet. Pour renforcer les grottes, les archéologues, qui ont recensé les fissures, prévoient de les boucher.

Une station météorologique à énergie solaire installée sur la falaise recueille des données de base telles que la vitesse et la direction du vent, l'éclairement solaire, l'hygrométrie et la hauteur d'eau tombée. Dans les grottes, des capteurs mesurent le degré d'humidité, la concentration en dioxyde de carbone, la température et

le nombre de visiteurs. Ces données, comparées aux données collectées dans les grottes fermées au public et aux données collectées à l'extérieur, permettent de définir des stratégies touristiques avisées.

Malgré cette surveillance étroite, il a fallu limiter le défilé des visiteurs dans les grottes, surtout dans les plus populaires, où les fresques représentent la vie de Bouddha. L'Académie de Dunhuang a donc construit, à proximité, un grand musée et des galeries d'exposition où une dizaine de grottes ont été reproduites. Ces imitations grandeur nature sont bien éclairées, contrairement aux grottes elles-mêmes, et les visiteurs sont autorisés à y passer plus de temps que dans les grottes originales.

L'archéologie chinoise, qui renaît depuis une vingtaine d'années, a fait des découvertes inespérées : la tombe du premier empereur, Qin-shi Huang, emplie de milliers de soldats et de chevaux en terre cuite, fut découverte à Xi'an en 1974 ; des momies caucasiennes vieilles de plus de 4 000 ans ont été trouvées dans la partie Sud du désert de Taklamakân ; dans la province du Jiangxi, une tombe du XIII^e siècle avant notre ère a livré des poteries et des vases en bronze, des cloches et des armes ornées d'une iconographie inconnue jusqu'alors. Tous ces sites devront être préservés pour que les voyageurs d'aujourd'hui puissent continuer de découvrir l'histoire du monde.

Neville AGNEW est directeur adjoint de programme à l'Institut Getty. Fan JINSHI est directrice adjointe de l'Académie de Dunhuang.

Peter HOPKIRK, *Foreign Devils on the Silk Road : The Search for the Lost Cities and Treasures of Chinese Central Asia*, University of Massachusetts Press, 1980.

Roderick WHITFIELD, *Dunhuang, Caves of the Singing Sands : Buddhist Art from the Silk Road*, photographies de Seigo Otsuka, Textile and Art Publications, Londres, 1995.

Conservation of Ancient Sites on the Silk Road, Proceedings of an International Conference on the Conservation of Grotto Sites : Mogao Grottoes, Dunhuang, the People's Republic of China, sous la direction de Neville Agnew, Getty Conservation Institute, Los Angeles, 1997.

Les poissons lumineux fossiles des Carpates

RUZENA GREGOROVA

Les organes émetteurs de lumière permettent aux poissons de vivre dans les ténébreuses profondeurs abyssales. Cette merveilleuse adaptation est révélée par des fossiles vieux de 35 millions d'années.

L'origine des poissons d'eaux profondes est d'autant plus fascinante qu'elle demeure en partie énigmatique. La vie n'est pas apparue dans les abysses où les conditions de vie sont difficiles : les poissons actuels des profondeurs sont les descendants d'espèces d'origine littorale. Ces poissons ont gagné les profondeurs à la suite de variations climatiques ou de changements du niveau des mers, par exemple à la suite de l'enfoncement d'îles ou de zones continentales, ou lors des baisses de niveau dues aux glaciations. Les espèces entraînées dans les zones profondes qui y ont survécu se sont adaptées et diversifiées, profitant de l'espace libre et de la fixité du milieu.

Il est patent qu'à ces profondeurs les poissons lumineux avaient un extraordinaire avantage adaptatif : aucune lumière solaire ne pénètre à ces profondeurs. Ce sont ces poissons que nous examinerons ici, en nous préoccupant d'abord de leurs origines.

L'histoire d'une adaptation

Les paléontologues pensent que les premiers poissons lumineux datent de la fin de l'ère mésozoïque, il y a quelque 75 millions d'années. Ces premiers poissons abyssaux ont-ils survécu à la phase d'extinction drastique de la limite Crétacé-Tertiaire, il y a 65 millions d'années ? C'est probable, car on trouve dans l'Oligocène des Carpates (–35 millions d'années) des poissons fossiles qui possèdent des organes lumineux et qui sont proches de leurs descendants actuels.

Les poissons abyssaux de l'Oligocène des Carpates appartiennent à quatre familles : les Myctophidae (poissons-lanternes, ordre des Myctophiformes), les Gonostomatidae, les Photichthyidae et les Sternoptychidae (poissons-dragons, ordre des Stomiiformes). Paradoxalement, au début du siècle, certains de ces poissons ont été classés, sur la base de leur forme, parmi les poissons d'eau douce du genre *Leuciscus*, ce qui a entraîné des interprétations paléo-écologiques erronées. Ainsi, les sédiments oligocènes de la formation ménilitique où les fossiles ont été découverts ont été considérés longtemps comme les résultats de la sédimentation dans des milieux d'eau douce. Ces opinions étaient corroborées par des découvertes d'insectes, de plantes et de plumes d'oiseaux.

Dans les années 1930, le paléontologue tchèque, Vladimir Kalabis, identifia les organes lumineux conservés sur les poissons fossiles provenant de l'Oligocène de Moravie (République tchèque), et révisa les descriptions anciennes des représentants fossiles de la famille des Myctophidae.

En 1939, Camille Arambourg, du Muséum national d'histoire naturelle de Paris, écrivait à Vladimir Kalabis : «C'est en effet la première fois que des poissons de ce genre sont reconnus dans des niveaux inférieurs au Miocène. Jusqu'ici les seuls connus à l'état fossile étaient ceux du Pléistocène de Tarente et ceux du Sahélien que j'ai décrits, des couches de Licata et d'Oran et où pour la première fois j'ai signalé la présence d'organes lumineux conservés.»

La branche Nord de la Téthys

Aujourd'hui, le caractère marin des sédiments oligocènes qui appartiennent à la formation ménilitique des Carpates est incontestable. Cette formation présente des faciès lithologiques uniques le long de tout l'arc des Carpates, et elle est caractérisée par la présence du membre siliceux auquel la formation doit son nom. À l'origine, le terme de «ménilite» a été appliqué par J.-C. Delamétherie, en 1797, à des concrétions siliceuses trouvées dans les argiles schisteuses de Ménilmontant. Les sédiments des Carpates sont

1. LES POISSONS LUMINEUX FOSSILES des Carpates appartiennent à quatre familles, les Myctophidae ou poissons-lanternes, les Gonostomatidae, les Photichthyidae et les Sternoptychidae ou poissons-dragons. Ils datent de 35 millions d'années. *Oligophum* (a), de cinq centimètres de long, a l'œil bien développé, caractère typique de la famille des Myctophidae. Les écailles (b) où sont implantés les photophores (taches noires) sont des lentilles qui contrôlent la propagation des rayons lumineux. Les photophores ventraux sont visibles sur la partie ventrale (c). *Eomyctophum* (d) est un Myctophidae fossile originaire du Caucase où l'œil géant est bien visible (cinq centimètres). *Scopeloides glarisianus* (Gonostomatidae) est répandu dans l'Oligocène des Carpates, des Alpes et du Caucase (e). La partie antérieure du corps (20 centimètres) de *Vinciguera* (Photichthyidae) avec le contour de l'estomac, est particulièrement bien conservée, comme les photophores pectorales (f). *Argyropelecus cosmovicii* (Sternoptychidae, ou Hache d'argent) provient du gisement de Bystrice / Olsi (g). La forme (25 millimètres) découpée du profil ventral est typique. Les photophores sont reconnaissables par les grandes écailles spécialisées qui les portent.

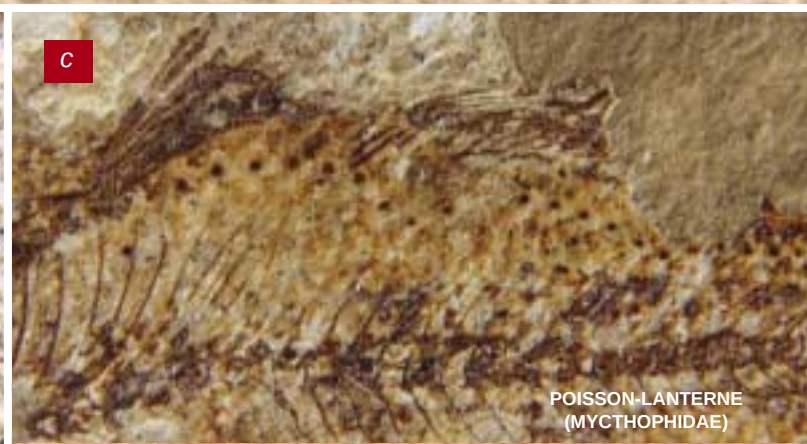
a



b



c



d



e



f



g





2. LES GISEMENTS (à gauche) riches en poissons lumineux fossiles des Carpates : la roche ci-dessus comprend trois spécimens de poissons lumineux (*Vincigueria* et *Oligophum*)

les vestiges de la mer dite Paratéthis, qui était la branche Nord de la mer à laquelle on a donné le nom mythologique de Téthys et qui, il y a une centaine de millions d'années, séparait les continents du Nord et du Sud. La formation de la chaîne alpine a refermé lentement cet espace marin, mais, à l'Oligocène, la Paratéthis regorgeait encore de poissons. Le milieu calme permettait une sédimentation fine, et aucun organisme prédateur ne vivait sur les fonds où l'oxygène était absent. Aussi ces poissons sont-ils remarquablement bien fossilisés, et les organes lumineux sont conservés. L'ensemble des poissons osseux et des requins qui accompagnent les poissons lumineux est constitué de formes pélagiques, c'est-à-dire vivant en pleine mer. La composition de cette faune fossile correspond à des conditions écologiques de faunes océaniques contemporaines.

La bioluminescence, capacité de certains organismes à produire de la lumière, est une fonction très répandue, connue chez plus de 700 genres animaux et végétaux. Dans l'obscurité des fonds océaniques, la bioluminescence est un caractère commun aux animaux vivant à des profondeurs supérieures à 200 mètres, ce qui correspond à la zone aphotique, c'est-à-dire sans lumière.

Le mécanisme général de la bioluminescence est bien connu. Les animaux sont capables de produire de la lumière avec un rendement de 99 pour

cent, bien meilleur que les dispositifs techniques actuels.

La conservation des organes lumineux à l'état fossile renseigne sur l'anatomie fonctionnelle qui permet la détermination de la position systématique des poissons et l'interprétation des paléo-environnements. On peut alors s'interroger : les ancêtres des poissons lumineux ont-ils vécu dans les mêmes conditions que leurs descendants actuels ? Un point est indubitable : quand les photophores sont identifiés sur les fossiles, on peut être sûr que leurs porteurs ont vécu dans les milieux sombres des profondeurs.

Poissons lanternes

Les poissons lanternes (famille des Myctophidae, ordre des Myctophiformes) sont aujourd'hui les plus largement répartis, les plus diversifiés et les plus abondants de tous les poissons mésopélagiques des océans. Ils constituent jusqu'à 65 pour cent des poissons mésopélagiques. Ces petits poissons, ne dépassant pas 20 centimètres de longueur, aux grands yeux, sont répartis dans le monde entier, des eaux arctiques aux eaux antarctiques. Pendant le jour, ils vivent dans les profondeurs océaniques (200 à 1 000 mètres) ; pendant la nuit, la plupart montent jusqu'à 100 mètres de profondeur, où ils chassent de petits crustacés. Ils ne supportent aucune lumière, même pas celle de la Lune.

On connaît plus de 30 genres et plus de 300 espèces de Myctophidae, mais, au niveau de l'ostéologie et des caractères méristiques (comptes de rayons de nageoires ; nombre de vertèbres) et morphométriques (mesures), ils sont conservateurs : ces caractères ne présentent pas de grandes variations. Au contraire, les organes lumineux, les photophores, ont plus évolué et sont donc beaucoup plus utiles pour la taxonomie.

Les photophores sont regroupés en séries sur la partie ventrale du corps et sur la tête. Les photophores du corps (ceux qui sont conservés à l'état fossile) sont couverts par des écailles spécifiques qui orientent et concentrent les rayons lumineux. Les lanternes émettent une lumière de couleur bleue, jaune ou verte en fonction de la réaction chimique (oxiluminescence) stimulée par les nerfs. Les fonctions des divers photophores sont différentes. On suppose que les photophores ayant un caractère unique et propre à chaque espèce servent de signal d'identification au sein du groupe, tandis que les photophores situés devant les yeux éclairent les proies ; le rôle des photophores ventraux est ambigu : ils ont probablement une fonction de camouflage, comme chez *Argyrops*. Ajoutons à cette liste les organes lumineux secondaires de certaines glandes qui, au contraire des photophores, diffèrent chez le mâle et chez la femelle et jouent un rôle pendant la reproduction.

Les ancêtres fossiles ne diffèrent pas beaucoup des espèces actuelles pour ce qui est de la forme générale et de la structure osseuse. Si les photophores n'étaient pas conservés, peut-être aurait-on rattaché ces poissons à un ou plusieurs genres et espèces

récents, parce que les différences de fossilisation et de déformation peuvent donner l'impression de l'existence de plusieurs taxons.

À partir des années 1960-1970, des travaux ont commencé à paraître sur leur ostéologie détaillée, sur leurs photophores et sur l'étude de leurs larves, ainsi que des hypothèses sur leur évolution. Il est clair que, dans ce cas, l'étude paléontologique, concentrée sur la filiation, dépend du niveau des connaissances sur les représentants actuels. Il n'est pas toujours facile de trouver des caractères systématiques utilisables à la fois pour les fossiles et

pour les formes modernes. Aujourd'hui, les systématiciens utilisent de plus en plus les caractères des parties molles du corps, voire les méthodes moléculaires.

En pareil cas, on ne peut donc que comparer les résultats d'analyses systématiques. Il faut ainsi souligner l'importance de la présence des photophores à l'état fossile, qui a permis de fructueuses discussions sur l'évolution de ce groupe. En analysant les Myctophidae fossiles, on a pu utiliser 20 des 59 caractères systématiques pour des Myctophidae actuels. Les résultats de ces études sont en accord avec la théorie de

l'évolution des Myctophidae fondée sur les études ostéologiques des photophores et des stades larvaires. L'absence d'importantes différences entre l'ostéologie des représentants fossiles et actuels des Myctophidae indique un conservatisme dans l'évolution du squelette de ces animaux.

Toutefois, en ce qui concerne les photophores, les fossiles possèdent une distribution primitive, inconnue chez les Myctophidae d'aujourd'hui. C'est une démonstration classique d'une évolution mosaïque quand certains caractères évoluent plus vite que d'autres.

La bioluminescence

La bioluminescence, émission de lumière visible par des organismes vivants, est une propriété partagée par des bactéries, des champignons et des animaux.

L'émission de lumière est continue chez les bactéries et les champignons, mais, chez les animaux, elle est déclenchée par une stimulation mécanique, électrique ou thermique.

Le mécanisme chimique de la bioluminescence est, dans ses principes, le même chez toutes les espèces : une protéine est oxydée par une enzyme, puis elle revient à sa forme stable en émettant un photon. D'autres molécules sont parfois nécessaires au déroulement de la réaction : chez la luciole, un composé de la luciférine et de l'acide adénosine triphosphorique est oxydé, la lumière étant émise par la réduction inverse.

Chez les poissons, la protéine oxydée est la luciférine. Elle est transformée par une stimulation en oxyluciférine, en présence d'oxygène, par l'enzyme spécifique, la luciférase. Cette oxyluciférine, très instable, est retransformée par la réaction inverse en luciférine, toujours en présence de luciférase, avec émission d'un photon, dont la longueur d'onde varie entre 440 et 500 nanomètres

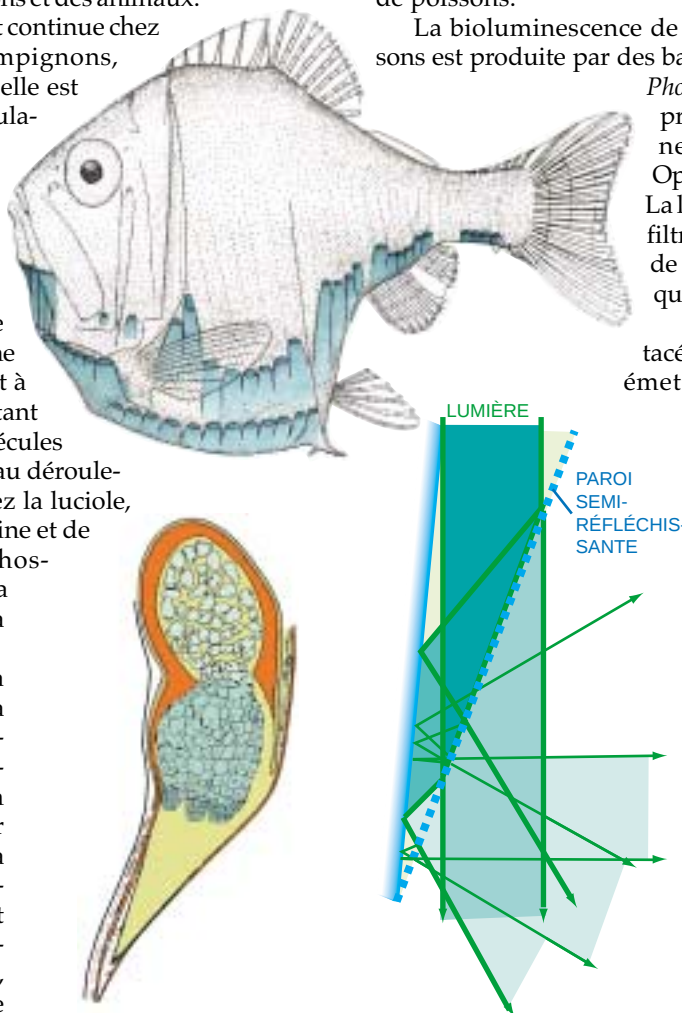
(couleurs bleu à vert). Les structures précises de la luciférine et de la luciférase varient selon les espèces de poissons.

La bioluminescence de plusieurs familles de poissons est produite par des bactéries symbiotiques. Ainsi, *Photobacterium phosphoreum* est présente dans les organes lumineux des Macrouridés, des Opisthoproctidés et des Cérates. La lumière, émise en continu, est filtrée par le poisson au moyen de cellules pigmentées en noir, qui la masque plus ou moins.

Chez la plupart des crustacés et des poissons, les cellules émettrices de lumière, les photocytes, sont rassemblées dans des photophores.

Dans ces organes de quelques millimètres de long, des couches réfléchissantes et semi-réfléchissantes guident la lumière vers l'extérieur en la modulant.

Chez les poissons-haches, la lumière sort de la cavité où elle est produite par des tubes dont la surface interne est très réfléchissante et la face externe semi-réfléchissante. L'intensité de la lumière émise par le poisson diminue à mesure que l'angle de la direction d'émission avec la verticale augmente. Cette répartition reproduit l'illumination sous-marine ambiante.



Le POISSON-HACHE, comporte, en prolongement des photophores, un guide de lumière conique dont une paroi est semi-réfléchissante. La lumière venant du haut est ainsi partiellement renvoyée horizontalement. Les fossiles ont une structure semblable à celle des poissons modernes.

Les poissons-dragons

Les membres de l'ordre des Stomiiformes (poissons-dragons, à l'aspect souvent effrayant) constituent aussi une part importante des poissons mésopélagiques (vivant entre 200 et 1 100 mètres de profondeur) et bathypélagiques (à plus de 1 100 mètres). Leur taille est comprise entre deux centimètres (*Cyclothone pygmaea*) et 50 centimètres (*Opistomias micripnis*). Parmi les vertébrés vivant dans le monde aujourd'hui, *Cyclothone* est le genre dont les espèces sont représentées par le plus grand nombre d'individus. Chez ce genre, ainsi que chez le genre *Gonostoma*, on constate aussi un intéressant phénomène de changement de sexe au cours de la croissance.

Comme les Myctophidae, les poissons-dragons ont une distribution mondiale et sont fréquents surtout dans les zones tempérées et subtropicales. Quelques-uns d'entre eux entreprennent aussi des migrations verticales. Leurs photophores, de construction particulière, sont arrangés suivant seulement deux rangées. Ils ont la même importance pour la taxonomie que chez les Myctophidae. Leur lumière est d'origine bactérienne, ce qui a été confirmé récemment par la biologie moléculaire.

On trouve à l'état fossile dans les Carpates les représentants de trois familles des Stomiiformes : les Gonostomatidae, les Photichthyidae et les Stenopterygiidae.

Le genre fossile *Scopeloides* (Gonostomatidae) est très abondant dans les Carpates. Il est connu aussi dans les faciès équivalents du Caucase, des Alpes et de l'Iran. On le considère comme l'ancêtre de *Cyclothone* et de *Gonostoma*. *Scopeloides* a des rangées de petites dents qui sont interrompues par des dents plus grandes, ce qui est caractéristique de beaucoup de membres de l'ordre ayant un mode de vie de grands prédateurs. On peut observer le même phénomène de l'évolution mosaïque, parce qu'au niveau de l'ostéologie il n'y a pas beaucoup de différences : *Vinciguerria*, représentant des Photichthyidae, a été longtemps rangé parmi les Gonostomatidae parce qu'il possède le même plan primitif du corps, mais récemment l'appartenance à ce genre a été révisée.

Argyropelecus et un Maurolicinae (familles de Stenopterygiidae, Hache d'argent) sont deux genres appartenant à un groupe très spécialisé, avec un corps haut, déprimé, et des yeux

télescopiques. Ils ressemblent vraiment à une hache d'argent flottant verticalement dans l'eau. Les photophores sont placés en groupes sur le côté ventral du corps, sur des écailles modifiées. Dans ce cas, la bioluminescence est utilisée pour camoufler la face ventrale en mimant la faible lumière qui provient de la surface. Chaque organe est recouvert d'un filtre coloré pourpre qui ne laisse passer que les longueurs d'onde correspondant au bleu : la couleur de la lumière émise imite ainsi exactement celle de la mer.

Une dizaine de représentants fossiles du genre *Argyropelecus* ont été trouvés en Moravie ; les 400 autres spécimens sont plus proches de *Maurolicus*.

Tous les genres fossiles des poissons lumineux des Carpates, *Oligophum*, *Eomyctophum*, *Scopeloides*, *Vinciguerria*, *Argyropelecus* et un Maurolicinae représentent le plus ancien enregistrement fossile sûr de la faune abyssale et pélagique. Quelques genres crétacés ont été rangés chez les Myctophiformes et les Stomiiformes, mais en fait les descriptions doivent être réévaluées. Dans le Néogène (Miocène et Pliocène), qui fait suite à l'Oligocène, les poissons lumineux sont plus nombreux et plus diversifiés et très proches de la faune actuelle. Il sont connus dans les sédiments des régions téthysiennes en Algérie, en Espagne et en Italie. Les documents fossiles provenant des Carpates apparaissent donc comme un excellent point de départ pour l'étude des origines des poissons mésopélagiques.

Ruzena GREGOROVA est chef du Laboratoire de paléontologie et de géologie. au Musée morave, à Brno.

R. GREGOROVA, (*Stomiiformes, Teleostei*) from the Tertiary of the Zdanice-Subsilesian Unit (Moravia), Acta Mus. Moraviae, Sci. Nat., 74, 1-2:87-96, 1992.

R. GREGOROVA, Première découverte de *Glarichelys knori* (Gray), tortue marine (Chelonidae) dans l'Oligocène de des couches à menilite de Moravie (Tchécoslovaquie), Acta Mus. Moraviae, Sci. Nat., 77:63-69, 1993.

R. GREGOROVA et E. PURKYNova, A preliminary note on the records of the fishes (Teleostei) from the Lower Cretaceous of the Silesian Unit (Hauterivian-Barremian), Cas. Slez. Muz. Opava (A), 44:281-283, 1995.
