

### À PROPOS DES « POISSONS AVEUGLES »

Dans un ouvrage récent, « L'évolution régressive des Poissons cavernicoles et abyssaux » (1), G. Thinès, après bien d'autres biologistes, se penche sur le problème des orthogénèses dites régressives, c'est-à-dire aboutissant à la disparition d'un organe qui existait bien développé et fonctionnel chez les formes ancestrales. Spécialiste de l'étude expérimentale du comportement animal, il a choisi d'étudier, comme exemple particulier, la régression de l'œil chez les Poissons. Dans ce groupe en effet un nombre important d'espèces ont été décrites atteintes de cryptophtalmie (œil régressé, enfoui plus ou moins profondément sous les téguments et inapte à la formation d'une image optique différenciée) ou d'anophtalmie (œil totalement dégénéré ou absent). Outre quelques Cyclostomes que l'on s'étonne de voir, pour la circonstance, considérés comme des Poissons, G. Thinès passe en revue 98 espèces appartenant à 21 familles et qui présentent toutes une dégénérescence oculaire profonde.

Un certain nombre de poissons marins aveugles vivent dans les grands fonds. Aux vingt et une espèces citées réparties entre les familles des Bathyptéroidés (1), des Ipnapidés (6), des Cétomimidés (1), des Ophidiidés (13) et qui ont été capturées entre 1280 et 5850 m de profondeur, on peut encore adjoindre le Torpéidiné *Benthobatis moresbyi* récolté vers 785 m. L'œil régresse et tend à dégénérer complètement chez les femelles de grande taille et les mâles nains parasites de plusieurs espèces du sous-ordre des Cératocides qui sont aussi des formes bathypélagiques. Quatre appartenant aux familles des Onéirodidés (1), des Néocératiidés (1) et des Céратиidés (2) sont signalées à titre d'exemples.

(1) Masson et Cie, éditeurs, Paris 1969, 394 p., 123 fig.

11 MAI 1970

O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence

n° 14024

La zone littorale est également riche en poissons cryptophtalmes et anophtalmes. En excluant les Torpéidinés (2) du genre *Typhlonarke* capturés entre 51 et 240 m de profondeur, vingt-six espèces appartenant aux familles des Moringuidés (2), des Ophidiidés (3), des Synbranchidés (2), des Gobiidés (2), des Gobioididés (16) et des Soléidés (1) fréquentent les côtes et les estuaires. La plupart vivent enfouies dans le sable ou la vase, s'abritent dans des niches obscures ou se réfugient dans des trous comme *Typhlogobius californiensis* qui habite les terriers creusés par des Crabes dans le sable, sous la rocaille littorale de la baie de San Diego.

La majorité des poissons d'eau douce aveugles sont des troglobiontes au sens strict, ayant été capturés dans des cours d'eau souterrains, des puits ou des points de résurgence de nappes phréatiques. Trente et une des espèces citées sont dans ce cas : elles appartiennent aux familles des Characidés (4), des Cyprinidés (5), des Ictaluridés (4), des Pimélodidés (2), des Clariidés (2), des Amblyopsidés (3), des Synbranchidés (2), des Ophidiidés (4), des Gobiidés (5). Toutefois on rencontre aussi en eau douce des formes aveugles soit fouisseuses soit lucifuges et recherchant un abri dans les interstices d'éboulis rocheux ou sous des dalles plates. On les trouve dans les familles des Clariidés (3), des Synbranchidés (2) et des Mastacembélidés (1). Les modes de vie des Trichomyctéridés aveugles d'Amérique du Sud (5), du Pimélodidé *Caecorhamdella brasiliensis* et du Gobiidé *Caragobius typhlops* ne sont pas précisés.

Les espèces aveugles d'eau douce sont très inégalement réparties entre les continents. On en connaît 24 en Amérique, 11 en Afrique, 9 en Asie, 2 en Australie et aucune en Europe peut-être simplement parce que la faune européenne est moins riche en poissons que celle des autres continents. Les 26 espèces considérées comme appartenant à la faune littorale proviennent toutes du Pacifique et de l'Océan Indien. Quant aux espèces abyssales aveugles, la plupart sont connues par un nombre si restreint d'exemplaires que leurs points de capture n'autorise aucune conclusion d'ordre biogéographique, d'autant que, de l'avis des spécialistes, plus on avance dans la connaissance de la faune abyssale, plus s'affirme son ubiquité, sinon au rang spécifique, du moins au rang générique.

Les critères écologiques se révèlent finalement beaucoup plus importants pour un classement des poissons aveugles que ne le sont

les critères systématiques ou géographiques. A ce point de vue, on peut reconnaître trois groupes d'importance sensiblement égale :

- des formes abyssales marines (26 espèces appartenant à 8 familles) ;
- des formes cavernicoles d'eau douce (31 espèces appartenant à 9 familles) ;
- des formes fousseuses ou simplement lucifuges (32 espèces appartenant à 8 familles).

Dans cette répartition n'ont été inclus ni les *Typhlonarke* ni les espèces d'eau douce dont le mode de vie est encore inconnu (en tout 9 espèces appartenant à 4 familles). Il est bon d'ajouter que dans chacun de ces groupes se trouvent des poissons pourvus d'yeux parfaitement développés et menant une existence en tous points comparable à celle des poissons aveugles. C'est le cas des troglaphiles et des troglaxènes par exemple qui ne sont pas rares dans le milieu aquatique hypogé.

Les formes abyssales et cavernicoles sont confinées dans des biotopes où règne une obscurité totale et constante. Dans ces conditions, la présence d'organes de vision normaux ne semble susceptible de conférer aux espèces qui en bénéficient aucune supériorité adaptative sur les espèces aveugles. La cryptophtalmie, l'anophtalmie et même la disparition de toute photosensibilité y seraient donc, en elles-mêmes, indifférentes sur le double plan de la survie de l'évolution.

Il en va tout autrement pour les formes du troisième groupe qui ont, à tout moment, la possibilité de s'aventurer dans un milieu soumis aux variations d'éclairément nycthémeraies. Sauf dans des eaux extrêmement troubles, les espèces qui possèdent des yeux normalement développés et une bonne acuité visuelle en tirent avantage durant le jour. Ce sont ces poissons chez lesquels l'énucléation expérimentale provoque des troubles profonds du comportement. Il en résulte que les espèces atteintes de cryptophtalmie et d'anophtalmie, comme bien d'autres et notamment celles ayant une mauvaise acuité visuelle, doivent, pour survivre, se réfugier dans des biotopes obscurs (crevasses rocheuses, trous, abris divers) ou s'enfouir dans le sable et la vase. C'est seulement la nuit qu'elles peuvent se risquer hors de leur retraite car dans l'obscurité leur déficience visuelle ne les met pas en état d'infériorité vis-à-vis des

autres espèces à activité nocturne. L'essentiel pour les poissons aveugles qui ne sont ni abyssaux ni cavernicoles serait donc de posséder une photosensibilité leur permettant de fuir l'éclairement du jour et de ne manifester d'activité que dans l'obscurité totale : cette photonégativité serait pour eux la condition de leur survie.

Les biotopes occupés et les modes de vie adoptés ne présentant pas plus d'uniformité que l'appartenance systématique ou la morphologie générale, les poissons aveugles n'ont en définitive qu'un seul point commun : la régression de l'œil. Celle-ci n'a été décrite en détail, sous ses deux aspects histologique et morphogénétique, que chez un petit nombre d'espèces cavernicoles d'eau douce appartenant aux genres *Amblyopsis*, *Stygicola*, *Lucifuga*, *Anoptichthys*, *Typhlogarra* et *Caecobarbus*. L'ensemble des faits observés dans tous ces cas met en évidence deux caractéristiques dont la portée est sans doute générale et qui, pour cette raison, méritent d'être soulignées.

1) La dégénérescence oculaire est progressive et s'accuse avec l'âge. Les vésicules optiques apparaissent chez l'embryon d'une façon apparemment normale mais, plus ou moins tôt, la croissance des diverses ébauches se ralentit et, à partir d'un certain stade, les structures déjà formées tendent à régresser puis à disparaître au lieu de continuer à se développer. Il ne s'agit pas de la disparition de certains processus morphogénétiques selon un mécanisme du type tout ou rien, mais d'une perturbation, localisée au niveau de l'œil, des enchaînements harmonisés de la morphogenèse tels qu'ils existaient chez les formes ancestrales. Dans les cas les plus typiques, on ne retrouve plus chez l'adulte que les traces des éléments constitutifs d'un œil complet et des structures anatomiques qui l'accompagnent habituellement. Parfois la vitesse et l'amplitude de ces processus de dégénérescence varient d'un individu à l'autre comme chez *Anoptichthys jordani* ou *Barbopsis devecchii*. Parfois aussi l'évolution diffère avec le sexe comme chez les Cératioides ou *Caecogilbia galapagoensis*.

2) La régression de l'œil s'accompagne le plus souvent d'autres anomalies morphologiques ou physiologiques qui n'apparaissent pas obligatoirement à un examen superficiel. Les plus fréquentes sont la dépigmentation, avec des variations individuelles souvent importantes, la disparition des écailles dans les familles ou les genres qui en sont normalement pourvus, des régressions cérébrales

portant sur le diencéphale et les lobes optiques, l'abaissement de métabolisme nettement constaté chez *Amblyopsis* et *Typhlichthys*, le ralentissement de la croissance signalé chez *Caecobarbus*, diverses anomalies thyroïdiennes du type de celle décrites chez *Caecobarbus*, *Typhlogarra*, *Uetgiglanis*, etc.

Sur l'origine des formes aveugles et plus généralement sur le déclenchement et l'établissement progressif des dégénérescences, deux théories, l'une génétique, l'autre physiologique, méritent d'être prises en considération.

A la suite d'une étude expérimentale des croisements entre des *Anoptichthys* aveugles des grottes de Sabinos et Pachon d'une part, et des *Astyanax mexicanus*, forme épigée voisine ayant des yeux normaux, d'autre part, Kosswig a montré que la formation des diverses structures oculaires ainsi que leur croissance étaient contrôlées par de nombreux gènes. Le problème est donc d'expliquer comment, dans certaines lignées phylétiques, se réalise l'homozygotie de l'ensemble des gènes amenant l'apparition du phénotype à oeil régressé. Partant du fait que les formes aveugles se rencontrent toujours dans des milieux où la pression sélective est réduite, voire nulle, donc propices à l'augmentation de la variabilité génétique à l'intérieur des populations, Kosswig fait valoir que dans ces conditions et par un mécanisme purement aléatoire les gènes mutés à valeur sélective neutre accentuent perpétuellement leur action unilatérale. En simplifiant à l'extrême et en ne considérant qu'un seul gène, le mécanisme invoqué se ramène au schéma suivant. Considérons une population dont l'effectif total reste constant et qui, au départ, est entièrement composée d'individus normaux. Admettons qu'à chaque génération il apparaît des gènes normaux et des gènes mutés dans les proportions respectives  $q$  et  $1 - q$ . En supposant de plus qu'il ne se produit pas de mutation inverse et que les gènes normaux des individus hétérozygotes sont sujets au même taux de mutation, à la  $n^{\text{me}}$  génération on comptera,  $q^{2n}$  individus normaux,  $2q^n(1 - q^n)$  hétérozygotes et  $(1 - q^n)^2$  mutants homozygotes. Avec un taux de mutation de  $1/1000$ , la population comprendrait 40 % de mutants homozygotes à la 1000<sup>e</sup> génération et pratiquement 100 % à la 100 000<sup>e</sup> génération. Les poissons n'ayant habituellement qu'une seule génération par an et la régression de l'œil étant sous la dépendance de nombreux gènes, il faudrait malgré tout, pour obtenir une espèce aveugle

par le mécanisme invoqué, admettre soit des taux de mutation élevés, soit des origines très anciennes. A titre purement indicatif, car les spéculations dans ce domaine sont sujettes à de sérieuses réserves, signalons que la pénétration d'un *Clarias* épigé dans les eaux souterraines de la Somalie date au maximum de 1 000 000 d'années. Ce chiffre exprime également, par voie de conséquence, la durée maximale admissible pour les processus de régression ayant abouti à l'*Uetgiglanis* actuel.

La théorie génétique de Kosswig présente l'avantage de ne pas faire intervenir directement les facteurs du milieu et par suite d'échapper à tout lamarckisme avoué ou déguisé. Elle permet d'expliquer les orthogénèses régressives par des mécanismes bien connus en génétique des populations, faisant appel uniquement à un polygénisme étendu et à la valeur sélective neutre des mutations invoquées quant à la capacité de survie qu'elles confèrent à leur porteur. Or c'est sur ce dernier point que la théorie prête à critique. En effet il est généralement admis qu'un changement dans la constitution de certains gènes affecte toutes les autres actions génétiques de l'organisme, y compris celles déterminant ses rapports avec le milieu. Il est donc difficile de concevoir que des modifications héréditaires aussi importantes que celles observées chez les poissons aveugles soient physiologiquement et par conséquent adaptativement neutres.

Partant de cette idée et ayant étudié plus particulièrement le cas de *Caecobarbus geertsi*, Heuts fait remarquer que la croissance ralentie et le métabolisme réduit par exemple doivent posséder une valeur sélective fondamentale pour des formes cavernicoles qui habitent un milieu où les réserves nutritives sont très limitées. Pour cet auteur, l'adaptation à la vie hypogée, fousseuse ou abyssale, est un phénomène d'ordre physiologique et les pertes d'organes, telles que les régressions oculaires, doivent être considérées comme des épiphénomènes sans signification adaptative en eux-mêmes. L'importance qui leur est habituellement attribuée proviendrait de la facilité avec laquelle on les observe et aussi d'un finalisme anthropomorphique dont il est bien difficile de se défaire entièrement lorsqu'on cherche à les interpréter.

Il est à remarquer que malgré l'importance reconnue aux processus génétiques et physiologiques dans les évolutions régressives, la théorie de la préadaptation, que l'on devrait plutôt appeler

prédétermination selon Heuts, n'est pas abandonnée pour autant. G. Thinès estime que, indépendamment du ou des mécanismes responsable(s) des orthogénèses, la préadaptation est un concept dont la nécessité est évidente si l'on veut comprendre le moment initial du peuplement d'un milieu quel qu'il soit. Toutefois, ayant pour les biologistes actuels un contenu beaucoup plus physio-éthologique que morphologique, la préadaptation pourrait se réduire, dans le cas particulier des poissons aveugles, à la capacité de produire des mutations impliquant une régression oculaire, capacité que possédaient à un haut degré certaines espèces mais non toutes. Cette potentialité latente était nécessaire mais non suffisante. Pour se réaliser et pour que finalement une espèce aveugle se différencie et subsiste, il fallait aussi que des circonstances favorables à la survie des mutants persiste durant un laps de temps impossible à chiffrer, probablement très long.

L'ouvrage de G. Thinès n'apporte ni réponse définitive aux problèmes posés par l'évolution régressive, ni théorie nouvelle concernant l'origine des poissons aveugles. En ce qui concerne ces derniers, il a du moins le mérite d'inventorier systématiquement les données dont on dispose actuellement, de souligner la complexité des processus impliqués et de mettre en évidence les lacunes qui subsistent dans nos connaissances. Si les poissons aveugles ont depuis longtemps retenu l'attention des biologistes et fait l'objet de nombreuses recherches, les trogliphiles et les troglaxènes ont été jusqu'à présent trop négligés. Or parmi eux il y a tout lieu de croire que se trouvent des troglobiontes en puissance ou en formation dont la génétique, la physiologie et le comportement pourraient sans doute aider à mieux comprendre l'origine des faunes hypogées et des formes aveugles. Il faut donc « souhaiter que les recherches s'intensifient dans ce domaine et que non seulement des formes marines, dans la mesure où elles se prêtent à l'observation, mais aussi des formes cavernicoles plus diversifiées fassent l'objet de recherches nombreuses et systématiques ».

22 octobre 1969

J. DAGET