

Analyse du comportement alimentaire du poisson  
cavernicole aveugle *Anoptichthys* Gen. et d'hybrides  $F_1$   
(*Astyanax* × *Anoptichthys*) et  $F_2$

PAR GEORGES THINES, MONIQUE SOFFIE et ERIK VANDENBUSSCHE<sup>1)</sup>

### Introduction

L'étude des comportements des poissons cavernicoles aveugles révèle, par comparaison avec les espèces oculées normales apparentées, un certain nombre de caractéristiques qui manifestent l'existence de régressions typiques, probablement liées aux régressions sensorielles et particulièrement à l'anophtalmie. Diverses observations que nous avons effectuées semblent toutefois suggérer que ces réductions comportementales doivent être interprétées autrement que comme de simples lacunes ou de simples vices d'exécution motrice consécutifs à la perte d'une sensibilité, comme, par exemple, l'absence pratiquement totale de réactions vibratoires que l'on observe chez le poisson aveugle *Typhlogarra widdowsoni* (Cyprinidae) en raison de la régression morphologique de la ligne latérale (Marshall et Thines, 1958), ou encore l'imprécision dans la localisation de la nourriture que l'on trouve chez la plupart des poissons anophtalmes, par suite de la disparition du contrôle visuel. Il faut admettre, semble-t-il, avec Kosswig (1965) que l'étude des comportements des animaux cavernicoles peut fournir des indices de l'évolution régressive de ces organismes, au même titre que l'étude anatomo-physiologique. Il n'est donc pas illégitime de supposer, dans une semblable perspective, que les formes cavernicoles manifesteraient des régressions éthologiques typiques qui auraient atteint les comportements dans leurs capacités régulatrices mêmes.

Les observations que nous avons effectuées portent sur le comportement alimentaire d'alevins et d'adultes du genre *Anoptichthys*, poisson aveugle originaire d'une série de grottes situées dans le Mexique

<sup>1)</sup> Laboratoire de Psychologie Animale de l'Université de Louvain - Centre de Psychologie Expérimentale et Comparée - Pellenberg (Belgique).

central<sup>1)</sup>. Elles nous ont permis, pensons-nous, de mettre en évidence des déficits caractéristiques susceptibles d'être interprétés comme des régressions fondamentales dans l'organisation des comportements.

### Analyse du comportement alimentaire

Le comportement alimentaire des poissons cavernicoles aveugles du genre *Anoptichthys* que nous avons pu observer en aquarium, présente une stéréotypie marquée. L'introduction dans le milieu liquide, de petites particules de nourriture (*Tubifex* haché) détermine une accélération notable de la nage, suivie d'une plongée rapide vers le fond et d'une exploration active de celui-ci, jusqu'au moment où la nourriture est rencontrée et happée. Cette exploration est tellement caractéristique, que Thines et Kähling (1957) ont pu l'utiliser comme réaction conditionnée dans des expériences de dressage destinées à étudier les réactions chromatiques différentielles de la forme *Anoptichthys jordani*.

On peut également provoquer sans difficulté cette exploration du fond chez ces poissons aveugles, en introduisant simplement dans l'aquarium une baguette de verre trempée au préalable dans une population de *Tubifex* ou même dans de l'eau ayant contenu les vers pendant quelques minutes, en évitant toute perturbation mécanique. Il s'agit donc, principalement, d'une réaction de nature chémoréceptrice, indépendante de l'impact de la nourriture sur la surface de l'eau ou du faible courant local consécutif à sa descente. Le temps qui s'écoule entre l'introduction de la nourriture dans le milieu et les premiers signes d'exploration active est assez variable. Quant à l'exploration, hormis les cas assez exceptionnels où le poisson heurte par hasard la nourriture de la bouche au moment où celle-ci atteint le fond, elle est relativement longue comme on le verra plus loin. La

<sup>1)</sup> A la suite des recherches génétiques de Sadoglu (1956-1967) et de Kosswig (1960-1965), les trois formes *Anoptichthys jordani* Hubbs et Innes, *Anoptichthys hubbsi* Alvarez et *Anoptichthys antrobius* Alvarez doivent être considérées comme des sous-espèces plutôt que comme des espèces distinctes différentes de l'espèce ancestrale oculée *Astyanax mexicanus* Filippi. La question n'étant toutefois pas tranchée par les taxinomistes, nous utilisons exclusivement ici pour des raisons de commodité, la dénomination générique. Il y a lieu de signaler que le matériel adulte dont nous nous sommes servis appartient à des populations originaires de Cueva del Pachon, grotte du Mexique central abritant la forme décrite sous *Anoptichthys antrobius*. Ce matériel, de même que les hybrides, nous a été fourni gracieusement par le Professeur C. Kosswig, Directeur de l'Institut de Zoologie et du Musée Zoologique de la ville de Hambourg. Puisse-t-il trouver ici l'expression de notre gratitude pour l'aide ainsi apportée à nos recherches. Les alevins proviennent d'élevages génétiquement non contrôlés et ne permettent aucune détermination au-delà du genre tel qu'il est actuellement décrit.

structure typique de la nage sur le fond qui suit la stimulation chimique initiale semble bien être une caractéristique générique de l'*Anoptichthys*. Nous ne l'avons jamais notée chez les Cyprinidae cavernicoles *Caecobarbus geertsii* et *Typhlogarra widdowsoni* que nous avons pu longuement observer en aquarium. Chez le *Caecobarbus*, la stimulation chimique détermine une accélération de la nage, laquelle devient saccadée. Après un certain temps de recherche active, le poisson conclut dans la plupart des cas par une plongée brusque à proximité de la nourriture. La durée totale d'exploration peut parfois atteindre plusieurs minutes. Il en va de même du *Typhlogarra*. De plus, ce poisson peut passer plusieurs fois au voisinage immédiat de la nourriture sans manifester aucun comportement de recherche, puis virevolter brusquement et saisir celle-ci lors d'un passage ultérieur. Il est à noter que chez l'*Anoptichthys*, la recherche de nourriture sur le fond s'observe déjà chez des alevins de 1 cm de long sous la même forme que chez les adultes.

Le tableau ci-dessous reproduit les temps observés, sous lumière naturelle, sur 5 alevins et sur 5 adultes du genre *Anoptichthys*. Dans toutes les observations, on introduisait au moyen d'une pipette une faible quantité de *Tubifex* toujours identique (0,5 cm de la longueur de la pipette) dans l'aquarium (longueur : 35 cm - largeur : 20 cm - profondeur de l'eau : 20 cm), au moment où le poisson se trouvait le plus éloigné de l'observateur dans le sens de la longueur. Toutes les observations ont été effectuées sur des spécimens qui n'avaient reçu aucune nourriture depuis 2 jours. Le temps était noté au moyen d'un chronomètre de poche.

Tableau 1

Temps de réaction à la présence de *Tubifex* observés sur 5 alevins et sur 5 adultes du genre *Anoptichthys*. TR-1 : temps en secondes entre l'introduction de la nourriture dans l'aquarium et les premiers signes d'exploration active. TR-2 : temps en secondes entre les premiers signes d'exploration active et la saisie de la nourriture. Temps total = TR-1 + TR-2

Spécimen N°	Alevins (longueur: ± 25 mm)			Spécimen N°	Adultes (longueur: ± 55 mm)		
	TR-1	TR-2	Temps total		TR-1	TR-2	Temps total
1	9	45	54	1	15	42	57
2	10	30	40	2	10	22	32
3	7	35	42	3	6	15	21
4	15	35	50	4	5	17	22
5	16	30	46	5	7	24	31
Moyennes	11	35	46		9	24	33
Variations moyennes	3	4			3	7	

Les moyennes de TR-1 sont très semblables chez les alevins et chez les adultes (11 et 9 secondes respectivement). Bien que ces données soient purement indicatives et ne se prêtent à aucune analyse statistique, on peut remarquer que dans l'ensemble le temps de réaction total tend à diminuer chez les adultes.

La saisie de la nourriture se produit donc, chez *Anoptichthys*, une demi-minute environ après que le poisson ait remarqué sa présence dans le milieu. Des observations semblables ont été effectuées sur 5 hybrides adultes  $F_1$  (*Astyanax* × *Anoptichthys*) ainsi que sur 5 hybrides  $F_2$  (Tableau 2). Tous les individus utilisés présentaient de nettes déficiences de la morphologie oculaire. Celles-ci ont été décrites en détail par Kosswig (1965) sur des spécimens semblables. Parmi nos spécimens, l'individu le mieux équipé au point de vue oculaire ( $F_2$  N° 5) était microphthalmue, son diamètre oculaire étant moitié moindre que celui d'un *Astyanax* normal. De plus, bien que l'organe visuel réduit fût visible de l'extérieur, aucune réaction à des objets en mouvement ne fut jamais observée, ce qui indique que la vision était très faible, voire absente.

Tableau 2

Temps de réaction à la présence de *Tubifex* observés sur 5 hybrides  $F_1$  (*Astyanax* × *Anoptichthys*) et sur 5 hybrides  $F_2$  (Spécimens adultes)  
(Indications comme au tableau 1)

$F_1$ (longueur : ± 70 mm)				$F_2$ (longueur : ± 70 mm)			
Spécimen N°	TR-1	TR-2	Temps total	Spécimen N°	TR-1	TR-2	Temps total
1	4	20	24	1	5	24	29
2	4	12	16	2	7	16	23
3	6	16	22	3	2	51	53
4	6	7	13	4	2	11	13
5	4	9	13	5	2	12	14
Moyennes	5	13	18		4	23	27
Variations moyennes	1	4			2	12	

Les valeurs de TR-2 sont très variables. La constatation la plus intéressante qui se dégage de l'examen du tableau 2 a trait à la durée du processus total. Celui-ci, on le voit, oscille chez tous les hybrides entre un quart de minute et une demi-minute environ, sauf dans un seul cas où il atteint l'ordre de la minute, l'allongement étant imputable, dans ce dernier cas, à la durée d'exploration. Chez la forme cavernicole aveugle, la durée du processus total, nous l'avons noté, est

également de l'ordre de la demi-minute. Les hybrides observés se comportent donc, dans l'ensemble, comme des poissons aveugles, en ce qui concerne la recherche de la nourriture.

### Discussion

Pour interpréter ces observations, il y a lieu de les rapprocher de quelques autres que nous avons effectuées sur le comportement alimentaire de l'espèce oculée ancestrale *Astyanax mexicanus*. Et ici, le tableau est tout différent. L'*Astyanax* est un poisson rapide équipé d'une vision excellente. Dès que la nourriture est introduite dans l'aquarium (l'observateur restant caché derrière un écran pour éviter toute réaction conditionnée anticipative), les animaux se précipitent sur celle-ci et la happent dans sa presque totalité avec une extrême précision avant qu'elle ait pu atteindre le fond. Dans un aquarium comportant une hauteur d'eau de 40 cm, l'*Astyanax* peut happer successivement 4 à 5 particules différentes en l'espace de 3 à 4 secondes. La durée de la réaction chémoréceptrice initiale est tellement brève qu'il faut renoncer à l'estimer à l'ordre de la seconde par les moyens ordinaires. Quant à l'exploration ultérieure, elle fait totalement défaut en raison de la rapidité du repérage visuel. Une première conclusion que l'on peut tirer de ces données d'observation comparatives, est que les poissons cavernicoles et les hybrides étudiés, manifestent à l'égard de la présence de nourriture dans le milieu une réaction beaucoup plus lente que celle de la forme oculée ancestrale. Néanmoins, considérée isolément, la phase la plus courte du processus d'ensemble reste, tant chez l'*Anoptichthys* que chez les hybrides, la réaction chémoréceptrice initiale, ce qu'il faut probablement attribuer au fait que ces formes dégénérées au point de vue visuel, possèdent encore de très bonnes capacités chémoréceptrices.

Dans des expériences utilisant la méthode du dressage, Humbach (1960) a en effet pu établir que l'*Anoptichthys* est capable de distinguer de manière fort nette différentes qualités gustatives, de même qu'une certaine diversité de stimuli olfactifs. Le poisson semble même posséder un sens olfactif supérieur à celui du Vairon (*Phoxinus phoxinus*). Le temps relativement long que met le poisson cavernicole à découvrir sa proie est donc principalement imputable à sa cécité, laquelle l'empêche de localiser la nourriture avec précision après l'intervention du message chimique, et l'oblige en conséquence à se livrer à une exploration laborieuse et prolongée. La régression comportementale résulte donc simplement dans ce cas, de l'efficacité moindre de la coordination chémoréceptomotrice par rapport à la coordination visuelle-motrice des poissons oculés normaux.

Une seconde conclusion a trait aux conséquences biologiques de ce déplacement de la coordination sensori-motrice. Nos observations ont toutes été effectuées en utilisant des proies passives qui descendaient par gravité sur le fond de l'aquarium où, une fois arrivées, elles conservaient une localisation pratiquement invariable. Or, si dans ces conditions, les poissons aveugles éprouvent déjà pour les découvrir les difficultés signalées plus haut, il n'est pas étonnant que ces mêmes animaux éprouvent des difficultés plus grandes encore à établir le contact avec des proies mouvantes, même si celles-ci se déplacent lentement.

Lüling (1954) a observé que les jeunes larves et les alevins d'*Anoptichthys jordani* ne peuvent saisir des *Cyclops* vivants que dans les cas où ils les heurtent par hasard. Lorsque les petits Copépodes arrivent au cours de leurs déplacements à proximité immédiate des poissons (1 à 2 mm), ceux-ci exécutent des mouvements buccaux de saisie dans la zone de turbulence locale, mais manquent néanmoins la proie dans la majorité des cas. C'est, à notre avis, la raison pour laquelle les *Anoptichthys* ont développé au cours de leur évolution régressive, pour rechercher leur nourriture, le comportement d'exploration du fond qui les caractérise, et qui s'observe du reste chez les Silures et chez d'autres Téléostéens à vision faible. Ce comportement, rappelons-le, n'existe pas chez la forme ancestrale oculée *Astyanax mexicanus*.

Il faut également remarquer que si les informations chémoréceptrices peuvent suffire au poisson pour détecter l'odeur d'un prédateur éventuel, la localisation de ce dernier doit en principe être aussi laborieuse que celle de la nourriture. Nous reviendrons sur ce point au paragraphe suivant, mais nous pouvons supposer dès maintenant qu'un poisson qui met au moins 30 secondes pour localiser une proie immobile, ne posséderait que des chances de survie très réduites s'il était mis en compétition dans le milieu épigé avec un prédateur mouvant armé contrôle visuel. Le milieu hypogé, dans lequel la vision n'est d'aucune utilité et où les prédateurs des vertébrés régressés sont exceptionnels<sup>1)</sup>, apparaît donc bien, dans le cas qui nous occupe comme dans beaucoup d'autres, comme le seul capable de permettre la survie d'espèces aussi imparfaitement équipées au point de vue du contrôle sensori-moteur. Cette conclusion rejoint, du point de vue des struc-

<sup>1)</sup> La seule indication que nous possédions à ce sujet est celle fournie par Heuts et Leleup (1954) qui signalent la présence occasionnelle dans certaines grottes à *Caecobarbus* (Bas-Congo), de Silures prédateurs du poisson aveugle. Il est à noter toutefois que dans le milieu hypogé, le prédateur oculé ne peut utiliser, lui non plus, aucune information visuelle.

tures du comportement des poissons aveugles, l'hypothèse de la troglobiose obligatoire émise par Fage (1931) à propos des déficits dans la régulations hygrométrique qui expliqueraient selon lui le peuplement des milieux hypogés par certaines espèces d'Araignées cavernicoles.

### Le rôle substitutif du comportement alimentaire chez *Anoptichthys*

L'analyse du comportement alimentaire des poissons aveugles, et particulièrement de l'*Anoptichthys*, nous a révélé l'existence chez ces formes zoologiques dégénérées, d'imperfections notables dans la localisation spatiale, liées à la cécité et entraînant un délai considérable dans la saisie des proies par comparaison avec la forme ancestrale oculée. Cependant, les composantes mêmes du comportement alimentaire ne sauraient être considérées, en elles-mêmes, comme des régressions. Elles apparaissent au contraire comme des actions substitutives exigées par la disparition du contrôle visuel, et supposent un développement normal (même partiellement sus-normal d'après les travaux de Humbach, 1960) des sensibilités chimiques.

Tel que nous l'avons décrit, le comportement alimentaire du poisson aveugle met essentiellement en œuvre une coordination chémorécepto-motrice dont les effets adaptatifs sont, à égalité de conditions extérieures<sup>2)</sup>, nettement inférieurs à ceux qu'assurent les mécanismes dont dispose la forme oculée.

Certaines observations semblent en outre indiquer que cette modification de la coordination sensori-motrice dominante a entraîné chez la forme cavernicole des altérations dans les montages comportementaux; ces altérations peuvent être interprétées, semble-t-il, comme des indices de régression éthologique. Et à ce propos, quelques observations intéressantes peuvent être signalées. Nous noterons en premier lieu que chez l'*Anoptichthys*, la plongée caractéristique vers le fond suivie de l'exploration active de celui-ci, peut être déclenchée par d'autres stimuli que les stimuli chimiques. Une perturbation

<sup>2)</sup> Cette égalité des conditions vise avant tout nos conditions expérimentales. Nous avons travaillé sous lumière naturelle et nous pensons qu'il était légitime de procéder de cette manière. La sensibilité photique diffuse établie chez plusieurs poissons aveugles (Thines, 1953-1954; Kuhn et Kähling, 1954; Thines et Kähling, 1957; Marshall et Thines, 1958) n'apporte aucun avantage à ceux-ci dans la localisation précise d'un objet sous lumière naturelle. Par contre, l'obscurité rend celle-ci impossible chez le poisson oculé, ainsi que nous le signalons à la note précédente. Les comportements respectifs des deux formes restent donc comparables dans la lumière. L'observation dans l'obscurité exige d'ailleurs des procédés spéciaux d'enregistrement.

mécanique nette, tel qu'un choc appliqué aux parois de l'aquarium, ou un tourbillon local obtenu par la rotation d'une baguette de verre dans l'eau, détermine immédiatement la même réaction. Sans doute pourrait-on invoquer ici un processus de conditionnement, reposant sur l'association entre les bruits accompagnant la présentation régulière de nourriture et celle-ci même, supposition d'autant plus plausible à première vue que l'*Anoptichthys* peut être conditionné avec une relative facilité (Thines et Kähling, 1957). Il faut toutefois remarquer que des *Anoptichthys* vivant sans précautions particulières dans les conditions ordinaires du laboratoire, subissent de nombreuses stimulations mécaniques dont la grosse majorité ne sont pas associées à la nourriture. De plus, les formes jeunes de provenance lointaine réagissent immédiatement de la même manière. Sans exclure de façon absolue une acquisition réalisée à un moment particulier de l'ontogénèse, les observations très fréquentes que nous avons pu faire suggèrent que l'extériorisation du comportement alimentaire dans ces conditions survient comme substitut des réactions phobiques telles qu'elles se présentent chez l'*Astyanax*. Ces dernières se traduisent, comme chez la plupart des poissons oculés vivant en aquarium, par une nage rapide en zig-zag, au terme de laquelle l'animal va finalement se terrer dans un coin où il reste immobile.

Un autre fait, beaucoup plus probant et déjà interprété par Kosswig (1965) comme un indice de régression, semble plaider dans le même sens. Pfeiffer (1963) a en effet observé que la substance d'alarme spécifique, loin de déterminer la réaction phobique caractéristique connue chez les Ostariophysaires qu'il a recensés, induit les *Anoptichthys* à manifester une fois de plus leur comportement alimentaire typique. Ce dernier assume donc, dans ce cas encore, un rôle substitutif, mais cette fois à l'égard d'un comportement que les expériences étendues de l'auteur précité permettent de considérer comme un trait phylogénique essentiel des Cyprinoides. L'absence de cette réaction chez les Characidae dégénérés du genre *Anoptichthys*, doit être interprétée, à notre avis, comme une régression fondamentale des montages comportementaux typiques, surtout si l'on songe que la substance d'alarme agit de manière indiscutable chez 12 espèces de Characidae sud-américains, parmi lesquels figure l'*Astyanax bimaculatus*, proche parent de l'*Astyanax mexicanus*, ancêtre épigé de l'*Anoptichthys*. De plus, l'*Astyanax bimaculatus* réagit à la substance d'alarme sécrétée par l'épiderme de l'*Anoptichthys*. Pfeiffer (1963) attribue la perte de cette réaction phobique chez la forme cavernicole à une régression d'ordre neurophysiologique. Celle-ci comporte, on le voit, de nettes conséquences sur le plan de l'éthologie de la forme que nous avons observée.

### Discussion

Du point de vue éthologique, le rôle substitutif assumé par le comportement alimentaire dans les deux situations que nous avons décrites, permet les commentaires suivants :

1. Le fait que l'exploration du fond en quête de nourriture puisse se manifester sans que la stimulation chimique normalement associée à la présence d'une proie soit au préalable intervenue, indique que le registre comportemental de la forme cavernicole s'est notablement rétréci. Etant donné que la réaction à la substance d'alarme est innée et apparaît à un certain stade du développement indépendamment de l'expérience antérieure (Pfeiffer, 1963), les manifestations substitutives du comportement alimentaire résultent probablement d'une déficience génétique dans la différenciation normale des conduites propres au genre *Astyanax*. Pour l'*Anoptichthys*, il ne survient plus, dès que la stimulation chimique est présente, de discrimination entre un signal de fuite et un signal de nourriture.

2. L'exploration du fond en quête de nourriture remplace des comportements de défense porteurs d'une signification biologique essentielle pour la survie de l'espèce. A supposer qu'une transformation de ce genre ait quelque chance de survenir dans le milieu épigé, elle n'y aurait évidemment aucune valeur de survie, en raison des conditions de compétition qui caractérisent celui-ci. Une fois de plus, elle est simplement tolérable dans le milieu hypogé, où la compétition est réduite au minimum.

3. Les fait que le comportement alimentaire vienne se substituer à des réactions phobiques qui se manifestent dans des situations urgentes (perturbation mécanique intense, présence de substance d'alarme), permet de mieux comprendre le rétrécissement du registre comportemental auquel nous avons fait allusion plus haut. On pourrait supposer, à la rigueur, que le déclenchement du comportement alimentaire par des stimuli mécaniques résulte évolutivement du fait que dans les milieux hypogés, les seules perturbations mécaniques nettes atteignant les poissons seraient liées à la présence de proies et non à la présence de prédateurs. Cette hypothèse serait d'ailleurs physiologiquement acceptable dans le cas de l'*Anoptichthys*, dont la ligne latérale, contrairement à celle du *Typhlogarra*, est fort bien développée (Grobbe et Hahn, 1958). Cependant, cette interprétation n'aurait de sens que si les poissons cavernicoles étaient capables, en se livrant à leur exploration alimentaire, de capturer des proies vivantes en mouvement, ces dernières étant les seules susceptibles de révéler leur présence par un signal mécanique local. Or, nous avons vu qu'une telle performance dépassait les capacités de localisation de l'*Anoptichthys*,

et donc a fortiori de formes encore plus régressées comme *Caecobarbus* ou *Typhlogarra*.

L'obtention éventuelle d'une proie en mouvement ne constitue par conséquent pas, dans le cas qui nous occupe, le facteur positif hypothétique qui aurait pu orienter, d'une manière ou d'une autre, la substitution que nous observons actuellement. D'autre part, on laisse inexplicé de cette manière le fait que l'exploration alimentaire puisse également être provoquée par la substance d'alarme.

L'absence de réaction typique à la substance d'alarme, considérée isolément, pourrait sans doute être rapprochée du fait que les poissons cavernicoles ne forment pas de bancs. Pfeiffer (1963) estime en effet que la réaction à la substance d'alarme protège essentiellement le banc et non l'individu isolé. La tendance à former des bancs existe chez la forme épigée ancestrale *Astyanax*; par ailleurs, la production par la forme régressée *Anoptichthys*, d'une substance d'alarme à laquelle elle ne réagit pas, mais à laquelle réagit l'*Astyanax*, semble indiquer l'existence chez la forme cavernicole d'un montage physiologique rémanent privé de la structure comportementale correspondante telle qu'elle existe chez l'ancêtre épigé. Dans cette perspective, la disparition de la réaction à la substance d'alarme, mécanisme essentiel de défense du groupe, pourrait être considérée comme concomitante à l'abolition de la tendance au groupement.

4. Une dernière question à laquelle il faudrait tenter de répondre est la suivante : comment se fait-il que ce soit le comportement alimentaire qui ait assumé le rôle substitutif que les observations relatives antérieurement permettent de lui attribuer? Il faut supposer que les réactions phobiques ancestrales typiques ont disparu chez la forme cavernicole régressée, en raison du fait que chaque fois que survenait une situation extérieure urgente, seule pouvait encore se manifester une forme de comportement qui, malgré les potentialités réduites du système nerveux, ne pouvait en aucune manière régresser et conservait nécessairement, dans le cadre écologique hypogé, la valeur de survie primordiale qu'elle possède dans n'importe quel habitat. Cette forme de comportement est la recherche active de la nourriture. Les réactions phobiques, présentant une valence de survie moindre dans le milieu hypogé, durent probablement être atteintes au premier chef au cours des processus de l'évolution régressive.

#### RÉSUMÉ

Le comportement alimentaire des poissons cavernicoles aveugles du genre *Anoptichthys* comprend deux phases, une phase chémoréceptrice initiale courte, et une phase d'exploration polarisée sur le fond relativement

longue. La durée moyenne du processus total est d'un peu plus d'une demi-minute, tant chez les alevins que chez les adultes. Les hybrides adultes *Astyanax* × *Anoptichthys* atteints de régressions oculaires marquées, se comportent comme la forme cavernicole aveugle. La recherche de la nourriture telle qu'elle s'effectue chez ces formes régressées, traduit les imperfections dans la localisation spatiale qui ont résulté de la disparition de la coordination visuelle-motrice par suite de la régression oculaire. Le comportement alimentaire se manifeste également à titre substitutif chez *Anoptichthys* lorsqu'interviennent des stimulations déterminant chez l'ancêtre épigé *Astyanax* des réactions phobiques caractérisées (stimulation mécanique intense, substance d'alarme — Pfeiffer, 1963). Cette substitution traduit un rétrécissement du registre comportemental chez la forme cavernicole, et est susceptible d'être interprété comme une régression dans la différenciation des comportements propres au genre ancestral. Les conséquences biologiques de cette situation font l'objet d'une discussion théorique.

### ZUSAMMENFASSUNG

Bei blinden Höhlensfischen der Gattung *Anoptichthys* zeigt die Verhaltensweise während der Nahrungsaufnahme zwei Phasen: eine anfängliche, kurze chemorezeptorisch orientierte (phase chemorezeptrice), der eine relativ längere, auf den Boden gerichtete Absuchungsphase (phase d'exploration) folgt. Der gesamte Prozeß dauert bei juvenilen und auch bei adulten Fischen der genannten Gattung etwa 30 Sekunden oder ein wenig mehr.

Bei erwachsenen Hybriden von *Astyanax* × *Anoptichthys*, die eine erhebliche Rückbildung der Augen aufweisen, ist eine ebensolche Verhaltensweise festzustellen. Diese Art des Vorgehens bei der Futtersuche kann als Ausdruck dafür angesehen werden, daß die Blindheit, also der Fortfall einer visuell-motorischen Koordination, eine gewisse Unvollkommenheit der räumlichen Orientierung zur Folge hat.

Das Suchen nach Futter erfolgt bei *Anoptichthys* auch bei Reizen, die bei den sehenden Vorfahren — *Astyanax* — typische Schreckreaktionen hervorrufen. Das ist nach schweren mechanischen Reizen der Fall, wie auch bei Einwirkung eines Schreckstoffes (Pfeiffer, 1963). Eine solche Abänderung der Verhaltensweise ist unseres Erachtens ein Beweis dafür, daß das Verhaltensregister sich bei der Höhlenform verengt und dementsprechend eine Rückbildung erfahren hat.

Die biologischen Folgen dieser Erscheinung werden auf theoretischer Basis erörtert.

### BIBLIOGRAPHIE

- PAGE, L. (1931) — Biospeologica I.V. Araneae, 5ème série, précédée d'un essai sur l'évolution souterraine et son déterminisme. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 71: 99-291.
- GROBBI, G., et HAHN, G. (1958) — Morphologie und Histologie der Seitenorgane des augenlosen Höhlensfisches *Anoptichthys jordani* im Vergleich zu anderen Teleostieren. *Z. Morph. u. Oekol. Tiere*, 47: 249-266.
- HUTTS, M. J., et LELEUP, N. (1954) — La géographie et l'écologie des grottes du Bas-Congo. Les habitats de *Caeobairhus geertsii* Blgr. *Ann. Mus. Royal du Congo Belge, Tervuren*, 35, 71 pp., 39 fig.

- HUMBACH, I. (1960) – Geruch und Geschmack bei den augenlosen Höhlenfischen *Anoptichthys jordani* Hubbs und Innes und *Anoptichthys hubbsi* Alvarez. Thèse non publ. Univ. Cologne. 88 pp.
- KOSSWIG, C. (1960) – Zur Phylogenese sogenannter Anpassungsmerkmalen bei Höhlentieren. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 45: 439–512.
- (1965) – Génétique et évolution régressive. *Rev. Quest. Scient.*, 136, 2: 227–257.
- KUHN, O., et KÄHLING, J. (1954) – Augenrückbildung und Lichtsinn bei *Anoptichthys jordani* Hubbs und Innes. *Experientia*, X, 9: 385–388.
- LULING, K. H. (1954) – Untersuchungen am Blindfisch *Anoptichthys jordani* Hubbs und Innes (Characidae). – II. Beobachtungen und Experimente an *Anoptichthys jordani* zur Prüfung der Einstellung zum Futter zum Licht und zur Wasserturbulenz. *Zool. Jahrb. (Abt. Zool.)*, 65: 9–42.
- MARSHALL, N. B., et THINES, G. (1958) – Studies of the brain, sense organs and light sensitivity of a blind cave fish (*Typhlogarra widdowsoni*) from Iraq. *Proc. Zool. Soc. London*, 131, 3: 441–456.
- PFEIFFER, W. (1963) – Alarm substances. *Experientia*, XIX: 113.
- SADOGU, P. (1956) – A preliminary report on the genetics of the Mexican cave Characins. *Copeia*, 1956: 113–114.
- (1957) – Mendelian inheritance in the hybrids between the Mexican blind cave fishes and their overground ancestor. *Verh. Deut. Zool. Gesell. Graz*, 432–439.
- THINES, G. (1953) – Recherches expérimentales sur la photosensibilité du poisson aveugle *Caecobarbus geertsii* Blgr. *Ann. Soc. Royale Zool. Belg.* 84, 2: 231–265.
- (1954) – Etude comparative de la photosensibilité des poissons aveugles *Caecobarbus geertsii* Blgr. et *Anoptichthys jordani* Hubbs et Innes. *Ann. Soc. Royale Zool. Belg.*, 85, 1: 35–58.
- THINES, G., et KÄHLING, J. (1957) – Untersuchungen über die Farbempfindlichkeit des blinden Höhlenfisches *Anoptichthys jordani* Hubbs und Innes (Characidae). *Z. Biol.*, 109: 150–160.

#### EXPLICATION DES PLANCHES 73 (1) – 76 (4)

Pl. 73 (1) Répartition d'un groupe d'alevins d'*Anoptichthys* dans un aquarium avant l'introduction de la nourriture. – Pl. 74 (2) Répartition typique du même groupe sur le fond après introduction de la nourriture. – Pl. 75 (3) *Anoptichthys* adulte plongeant vers le fond – Pl. 76 et (4) explorant activement celui-ci en quête de nourriture.







