Table des matières

Table des matières……...1

Table des illustrations.....…….. 3

Introduction…….5

I. PRESENTATION DU PROTEE…….....6

1. Histoire et mythologie…….6

1.1 La découverte du protée……....6

1.2 Mythologie……7

2. Le protée (*Proteus anguinus* Laurenti)……..14

2.1 Classification……14

2.2 Un curieux animal……....16

a) sa morphologie externe……..16

b) la dépigmentation de la peau…….21

c) la régression oculaire…….21

2.3 Problématique de la néoténie……22

II. ECOLOGIE DU PROTEE…….25

1. Localisation et habitat…….25

1.1 Répartition géographique……..25

1.2 Habitat……...27

1.3 Le protée : une espèce protégée……....28

2. La nutrition du protée…….29

2.1 L'alimentation……...29

2.2 Le métabolisme des protées……..31

2.3 La respiration……32

III. ADAPTATIONS SENSORIELLES ET COMPORTEMENTALES……..34

1. Détection des proies……...34

2. Communication chimique et comportement social du protée…….....35

2.1 Interactions sociales entre protées adultes non actifs sexuellement 36

2.2 Interactions sociales entre congénères actifs sexuellement.....37

2.3 Interactions entre jeunes et adultes.....38

3. La magnétoréception…….....38

IV. LA REPRODUCTION DU PROTEE…….39

1. L'élevage des protées……40

1.1 La grotte-laboratoire de Moulis……...40

1.2 Les conditions d'élevage……..40

1.3 Bilan de l'élevage……42

1.4 Le cycle vital du protée ……...43

2. Une reproduction ovipare……...44

3. Développement et croissance……47

3.1 Développement embryonnaire……..47

3.2 Développement larvaire……47

3.3 La croissance……49

Conclusion.....53

Références bibliographiques.....54

Table des illustrations

Figures

Figure 1 : Monographie du protée, planche I (d'après De Configliachi et Rusconi [10])…….....8

Figure 2 : Monographie du protée, planche II (d'après De Configliachi et Rusconi [10])….....9

Figure 3 : Monographie du protée, planche II bis (d'après De Configliachi et Rusconi [10]).....10

Figure 4 : Monographie du protée, planche III (d'après De Configliachi et Rusconi [10])….....11

Figure 5 : Monographie du protée, planche IV (d'après De Configliachi et Rusconi [10])….....12

Figure 6 : Monographie du protée, planche IV bis (d'après De Configliachi et Rusconi [10])…13

Figure 7: Le necture (*Necturus maculosus*), de la famille des *Proteidae* (d'après Arkive [2])....15

Figure 8: Le necture (*Necturus maculosus*) : vue latérale de la tête (d'après Arkive [2]).....15

Figure 9 : *Proteus anguinus parkelj*, nouvelle sous-espèce découverte en 1993(d'après Arkive [2]).....17

Figure 10: Le protée. Morphologie externe. Vue dorsale (d'après Duckeck [14]).....18

Figure 11 : Le protée. Morphologie externe. Vue ventrale (d'après Duckeck [14])….....…...18

Figure 12 : Tête de protée (d'après Duckeck [14]).....…….....20

Figure 13 : Répartition de *Proteus anguinus anguinus* en Slovénie, Italie, Croatie et Bosnie-Herzégovine (d'après Kletecki et al [39]; Sket [51])…….....26

Figure 14 : Tête de protée. Houppes branchiales (d'après Hodalic [33])…….....33

Figure 15 : Bassins d'élevage de protées dans la grotte-laboratoire du Centre National de la Recherche Scientifique à Moulis (Ariège) (d'après Durand [18]).....…….....41

Figure 16 : Cycle vital du protée (d'après Durand [16]).....…...41

Figure 17 : Représentation de spermatophores déposés par un protée adulte (d'après Guillaume, Durand et Juberthie [24])…….....46

Figure 18 : Œufs de protées (d'après Vandel [58]).....…….....46

Figure 19 : Œuf de protée à l'éclosion (d'après Vandel [58])…….....…….....48

Tableaux

Tableau 1 : Développement embryonnaire et larvaire du protée jusqu'à la taille de 15 mm (d'après Durand [20])....50

Tableau 2 : Tableau 2 : Développement embryonnaire et larvaire du protée de la taille de 17 mm à 22 mm (d'après Durand [20])....51

Tableau 3 : Développement embryonnaire et larvaire du protée de la taille de 23 mm à 40 mm (d'après Durand [20])....52

Introduction

Le protée. Un animal fascinant qui a toujours suscité l'intérêt des biologistes. En effet, la plupart des cavernicoles sont les représentants de types très anciens qui ont disparu de la surface de la terre et dont seuls quelques représentants attardés ont persisté dans les profondeurs de la terre. Les naturalistes les nomment « relictes » ou fossiles vivants.

S'il a été minutieusement décrit depuis le XVII^{ème} siècle, on ne connaissait par contre rien de son comportement, de sa physiologie, de son développement. L'observation de cet animal dans son milieu naturel, les eaux obscures et profondes du Karst , étant impossible, les questions sur cet animal et sa biologie se sont multipliées durant trois siècles.

Avec la construction en 1948 de la grotte-laboratoire du Centre National de la Recherche Scientifique à Moulis (Ariège), et la mise en place avec succès d'un élevage de protées, l'expérimentation rendue possible a permis de lever le voile sur ce curieux animal.

Après une présentation du protée et de son histoire, ce travail regroupe les connaissances actuelles sur son écologie, son comportement et sa reproduction.

I- PRESENTATION DU PROTEE (*Proteus anguinus Laurenti*)

1- HISTORIQUE ET MYTHOLOGIE

Le protée est connu depuis fort longtemps : au XVII ème siècle, les paysans de la région d'Adelsberg, actuellement Postjona en Slovénie, les ramassaient fréquemment dans leurs champs inondés lors de fortes crues et l'on pouvait acheter sur les marchés d'Adelsberg et de Trieste, pour 2 ou 3 lires, d'étranges créatures auxquelles était attribué le nom vernaculaire de « Olms » [43, 46]. En ces temps, seuls quelques audacieux armés de torches osaient s'aventurer dans la nuit et le grondement des eaux et du fait de son aspect et de son mode de vie cavernicole, la légende populaire fit de lui un être fabuleux. Ainsi le « Cloveske ribice », « le poisson à figure humaine », peuplant la province de la Carniole (actuelle Slovénie) était tenu pour responsable des crues saisonnières [46].

1.1- La découverte du protée

C'est en braconnant les truites du ruisseau Bella que Herr Hoffman, maître des postes de l'Empereur d'Autriche, brisa des concrétions qui obturaient une source. L'irruption subite du flot d'eau amena au jour un « bébé dragon blanchâtre » qu'il s'empressa de montrer dans sa petite ville de Vrhnika. C'est à partir de ce spécimen que les premiers dessins furent réalisés, en 1689, par le Baron Johan Weichard von Valvasor, seigneur de la région, dans son ouvrage « Die Ehre des Erzgothums crain » [18, 19, 43].

Ce n'est qu'en 1768 que Josephi Nicolai Laurenti, un zoologiste autrichien, lui donne le nom de *Proteus anguinus*, dans sa thèse de médecine « *Synopsis reptilium* » [41]. Il aurait, selon certains, acheté cet écrit à M.J Winterl, un auteur impécunieux [18, 19, 43]. On prétend qu'il aurait étudié un spécimen que Giovanni A. Scopoli , qui s'apprêtait à dévoiler ses travaux sur le protée, avait envoyé à un ami de la région et qu'il lui aurait ainsi volé l'exclusivité de la découverte [33].

A la fin du 18ème siècle, avec la révolution française et la montée au pouvoir de Napoléon Bonaparte, les découvertes scientifiques se firent de moindre importance et le protée fût oublié jusqu'en 1795, lorsque Karl von Schreibers, conservateur de la galerie des espèces du musée impérial de Vienne, découvrit dans les collections oubliées du musée un spécimen du protée. Fasciné par l'animal, il le disséqua et fit importer d'autres individus depuis la Carniole afin de l'étudier plus en détail. Il publia le résultat de ces observations dans le « Philosophical Transactions of the London Royal Society » [11, 50].

Suite à la publication de ses travaux, de nombreux scientifiques se sont attachés à décrire cet étrange vertébré et particulièrement ses aspects morphologiques, comme dans l'ouvrage admirable de 1819 de De Configliachi et Rusconi « Monographia del Proteo Anguino di Laurenti » [10] (figures 1, 2, 3, 4, 5 et 6).

1.2- Mythologie

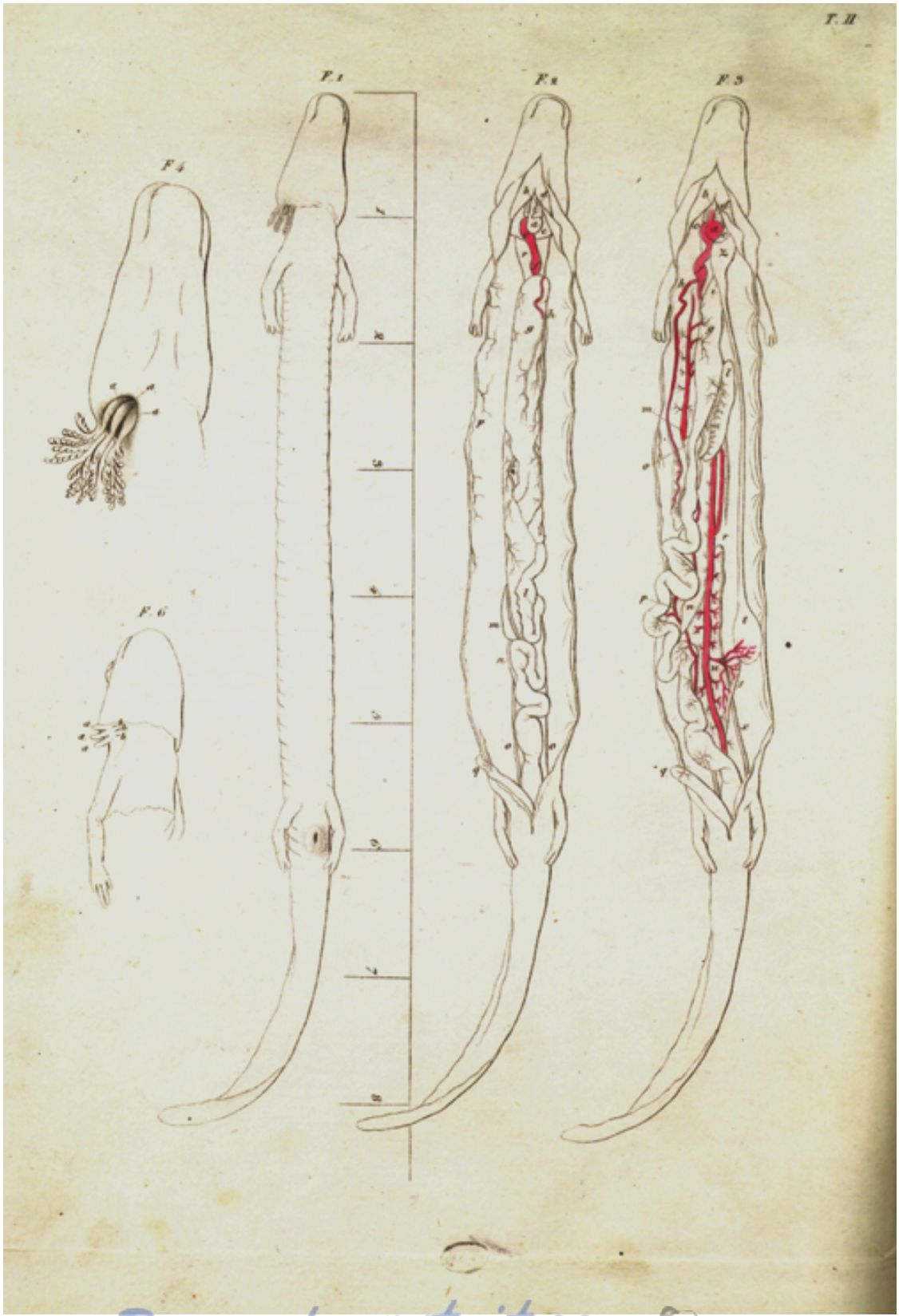
Josephi Nicolai Laurenti lui attribua le nom de *Proteus anguinus :* de *Protée*, personnage de la mythologie grecque et de *anguis* qui veut dire serpent en latin.

Protée, fils de Téthys et Poséidon, est une divinité secondaire de la mer. Selon Homère, il résidait sur l'île de Pharos, près de l'embouchure du Nil, et selon Virgile sur l'île de Carpathos entre la Crète et Rhodes. Gardien du troupeau de Poséidon composé de phoques, de poissons et de veaux marins, il était capable de prédire l'avenir, pouvoir que lui avait accordé son père, mais se refusait toujours à proférer ses prédictions. Pour le faire parler, il fallait le surprendre, à l'heure de la sieste, dans la grotte où il se reposait avec les phoques. Mais Protée pouvait se métamorphoser en toutes sortes d'animaux, de monstres effrayants, ou bien encore en eau et en feu, et échapper ainsi à ses inquisiteurs, à moins que ceux-ci ne le capture et ne l'enchaîne, sans lui laisser le temps de changer d'apparence. Il consentait alors à parler avant de plonger et disparaître dans l'océan [8, 49, 52].

Rapport-Gratuit.com

Figure 1 : **Monographie du protée, planche I (d'après De Configliachi et Rusconi [10]).**

Figure 2 : Monographie du protée, planche II (d'après De Configliachi et Rusconi [10]).



Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Figure 3 : Monographie du protée, planche II bis (d'après De Configliachi et Rusconi [10]).

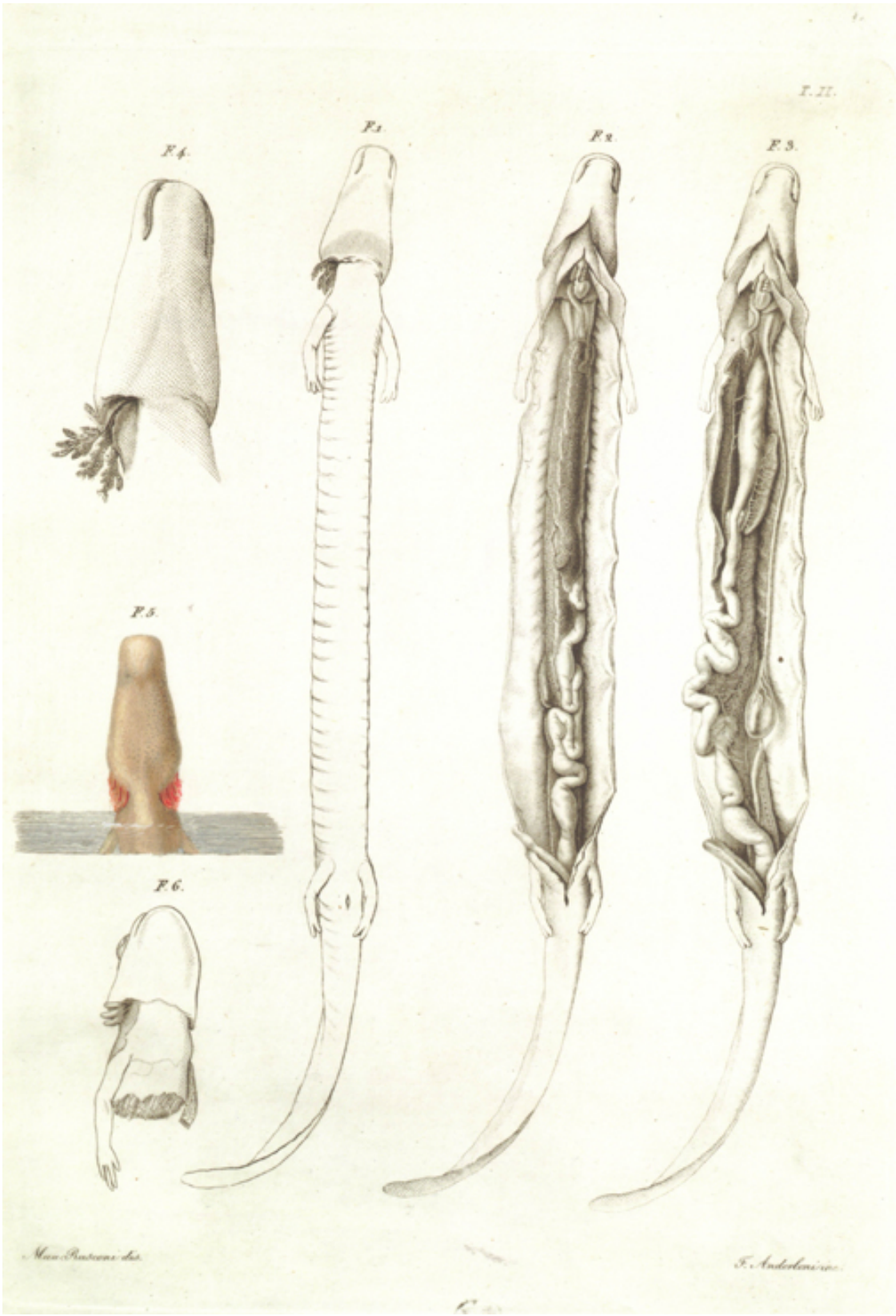


Figure 4 : Monographie du protée, planche III (d'après De Configliachi et Rusconi [10]).

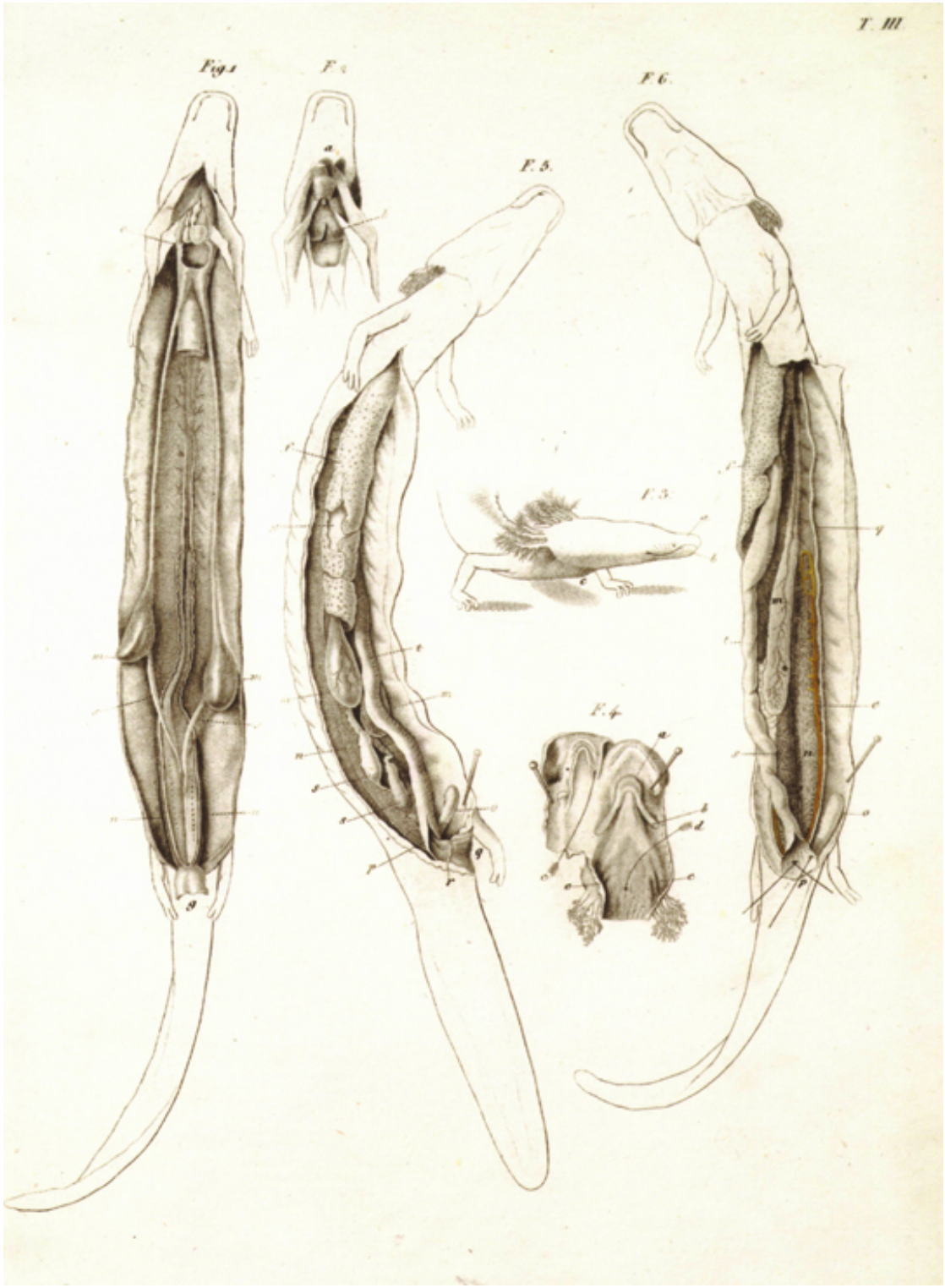


Figure 5 : Monographie du protée, planche IV (d'après De Configliachi et Rusconi [10]).

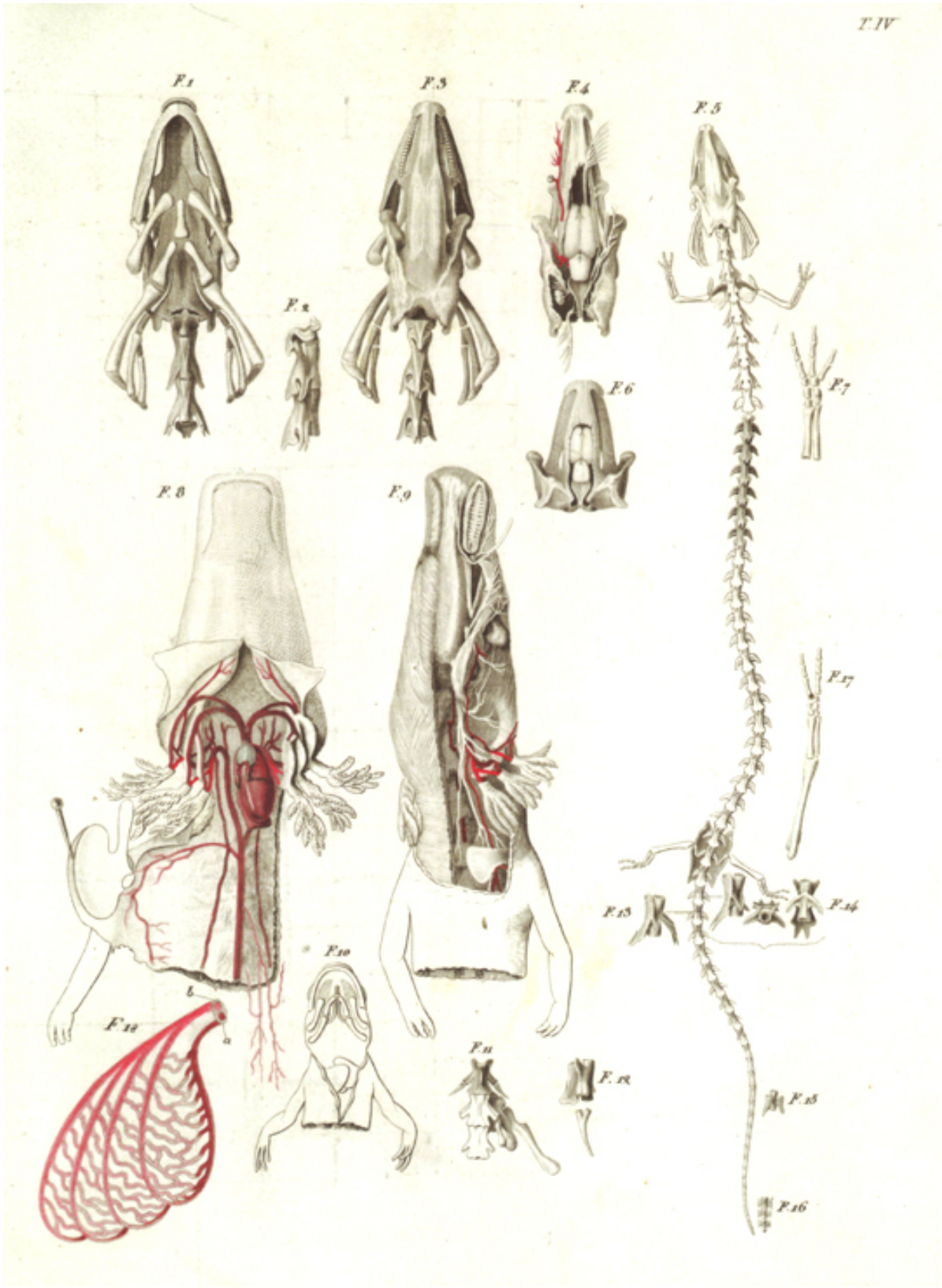
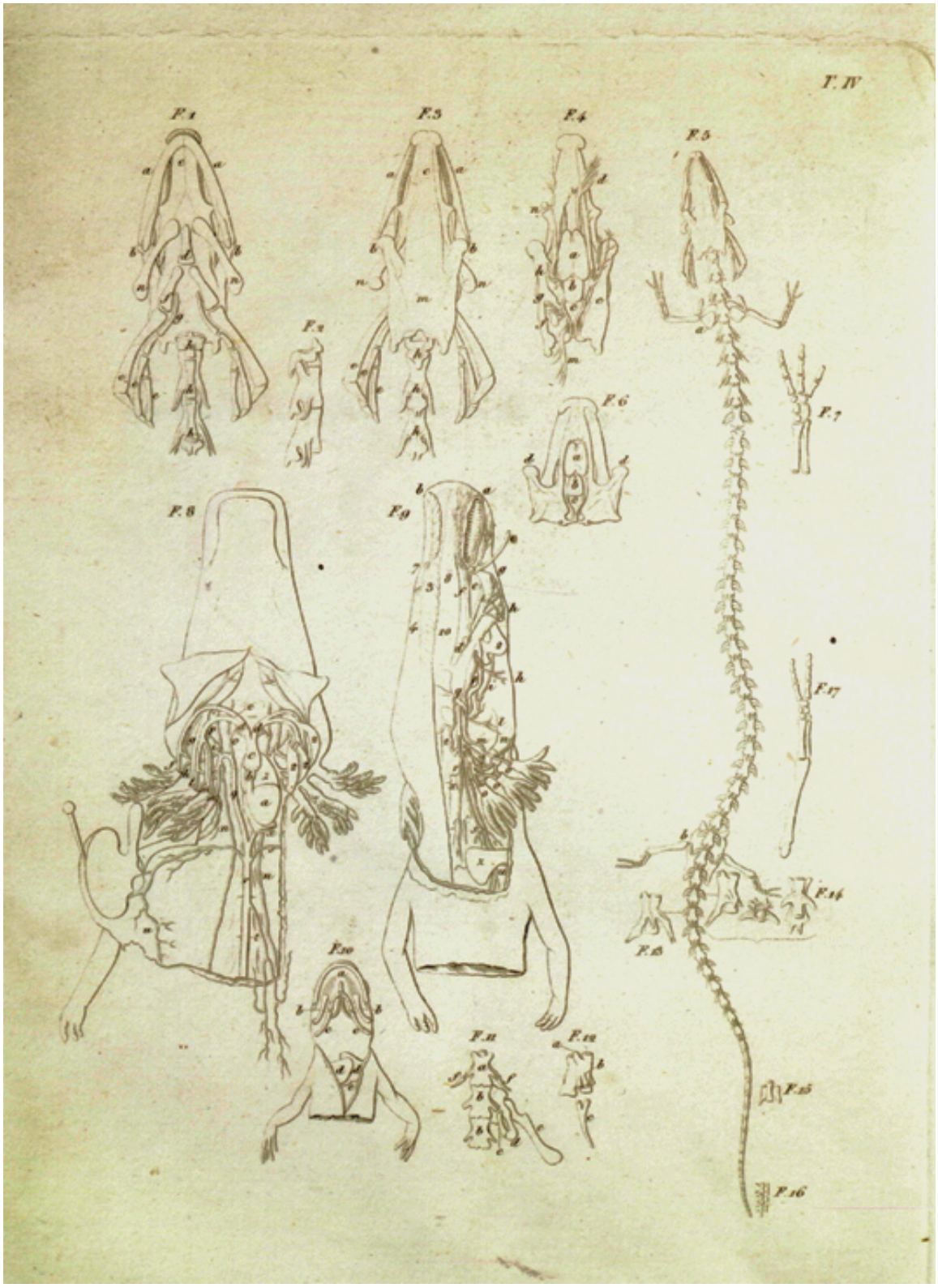


Figure 6 : Monographie du protée, planche IV bis (d'après De Configliachi et Rusconi [10]).



On peut dire que depuis sa découverte et la révélation de son existence à la communauté scientifique, le protée n'a cessé d'intriguer et d'intéresser. Ainsi, à ce jour, est-il l'objet de plus de deux cents ouvrages. Son étude fut limitée par son mode de vie cavernicole et la difficulté à l'observer dans son milieu naturel. En outre, les chercheurs ne disposant pas d'embryons, ni de larves, l'étude de son développement n'était pas permise. Avec la construction à Moulis, en 1948, de la Grotte laboratoire du CNRS, et l'obtention d'une première portée en 1959, beaucoup de barrières ont été levées et les connaissances sur la biologie du protée n'ont cessé de s'étendre.

2- LE PROTEE (*Proteus anguinus Laurenti*)

Le protée fût le premier vertébré cavernicole remarqué, probablement à cause de sa grande taille [43, 47]. Il est l'unique vertébré troglobie européen et le cavernicole le plus anciennement connu [43, 58].

2.1- Classification

Le protée est un amphibien urodèle. Il ne subit pas de métamorphose et conserve toute sa vie son aspect de larve. En particulier, il conserve ses branchies larvaires : c'est un pérennibranche. Les urodèles cavernicoles sont regroupés en trois catégories : les salamandres lucifuges, que l'on trouve aux entrées des grottes, les urodèles proprement cavernicoles et le type intermédiaire. Le protée appartient aux urodèles proprement cavernicoles [47].

Les urodèles sont regroupés en 8 familles; le protée appartient à la famille des *Proteidae*, qu'il ne partage qu'avec un autre genre, le necture (*Necturus maculosus*), vivant en Amérique du nord à la surface des lacs, des étangs et des cours d'eau [44, 47, 16] (Figure 7). Longtemps s'est posée la question pour ces deux espèces de savoir s'ils appartenaient à la même famille ou s'ils étaient les membres de deux familles ayant évolué parallèlement. Hecht et Edwards en 1976 [30] les classent, à partir de comparaisons anatomiques et ostéologiques, dans deux familles distinctes : les *Necturidae* et les *Proteidae*.

Figure 7 : Le necture (*Necturus maculosus*), de la famille des *Proteidae* (d'après Arkive [2]).

Figure 8 : Le necture (*Necturus maculosus*) : vue latérale de la tête (d'après Arkive [2]).

Mais on ne peut nier un pool génique commun et original, 2n = 38 [16], ainsi que de nombreux caractères communs chez la larve comme chez l'adulte. Nombreux sont les auteurs qui par la suite les classent dans une même famille. J.P Durand, en 1983, déduit des caractères morphologiques, ostéologiques, écophysiologiques, éthologiques, paléontologiques et paléoclimatiques que ces deux espèces appartiennent bien à une même famille, les *Proteidae*, et que les différences entre ces deux genres témoignent d'une évolution disjointe [16, 17, 44].

A l'intérieur de l'espèce *Proteus anguinus*, deux sous-espèces : *Proteus anguinus anguinus* ou *Proteus anguinus* Laurenti, ici étudié, et *Proteus anguinus parkelj*, découvert en 1993 dans les sources Doblicia et Bela Krajina en Slovénie et décrit comme sous-espèce nouvelle en 1994 [16]. Ces animaux sont très différents de la sous-espèce *anguinus*, puisqu'ils sont pigmentés en noir, présentent de petits yeux ainsi qu'un museau court (Figure 9). Dans cette étude, nous nous sommes limités à la sous-espèce *anguinus* Laurenti.

2.2- Un curieux animal

a) sa morphologie externe

« Pedibus posticis gradientibus, truco tereti elongato, candidissimo impini, apendiculis branchiorum corallinis ; cauda compressa, membrana cincta ; oculis nullis » (« Les pattes postérieures servent à la marche, le corps allongé, de section circulaire, du blanc le plus parfait, est boudiné, les appendices branchiaux sont semblables à du corail ; la queue aplatie, est entourée d'une membrane ; les yeux sont absents ») [46]. C'est ainsi que Josephi Nicolai Laurenti décrit le protée dans sa thèse « *Synopsis Reptilium* », publiée en 1768 [41].

Le protée présente une forme générale très allongée (Figure 10). Son corps est cylindrique et flexible, et mesure de 16 à 30 cm pour un diamètre de 2 cm. Ces dimensions font de lui un géant de la faune cavernicole, la plupart des cavernicoles européens ne mesurant que quelques millimètres de longueur [56]. Il possède plus de 38 vertèbres (jusqu'au sacrum) et de nombreux sillons costaux sont visibles.

Figure 9 : *Proteus anguinus parkelj*, nouvelle sous espèce découverte en 1993 (d'après Arkive [2]).

Rapport-Gratuit.com

Figure 10 : Le protée. Morphologie externe. Vue dorsale (d'après Duckeck [14]).

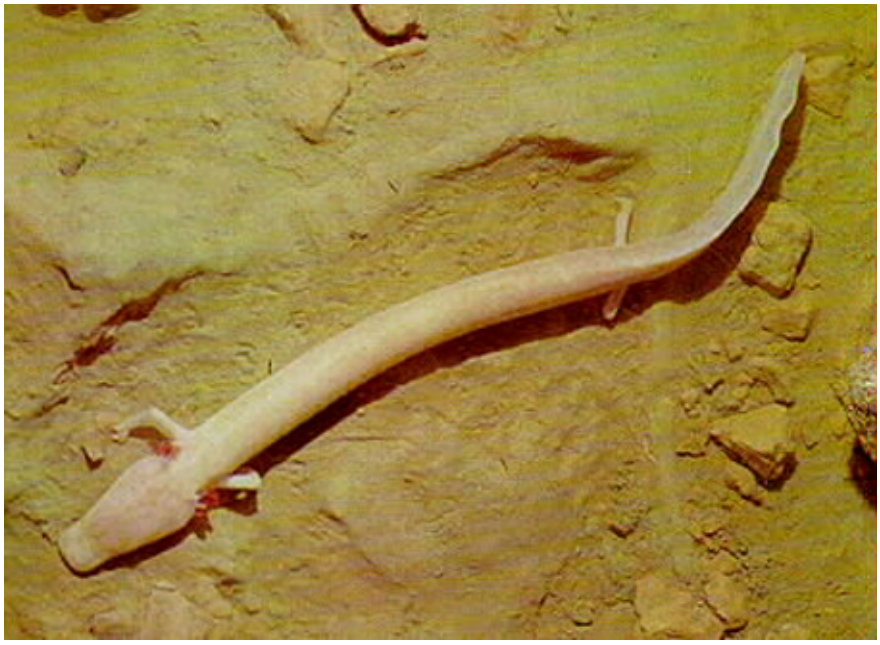


Figure 11 : Le protée. Morphologie externe. Vue ventrale (d'après Duckeck [14]).

Les membres sont grêles, munis de 3 doigts pour les antérieures tandis que les postérieures ne possèdent que 2 orteils (Figure 11), et ne servent que pour des déplacements lents sous l'eau et, occasionnellement hors de l'eau où l'animal s'affaisse [19]. En effet, les ceintures scapulaire et pelvienne ne permettent pas de soulever le corps du sol [46].

Sa peau présente une coloration blanche à rosée avec quelques taches mélaniques et laisse transparaître le contour des organes internes, ce qui rend le sexage aisé [54]. Le corps est recouvert d'un mucus hyalin qui s'opacifie lors d'état de souffrance, ce qui donne un aspect terne à l'animal. Une pigmentation grise peut être induite par exposition à la lumière [46].

La tête (Figure 12) est aplatie dorso-ventralement et présente l'aspect cunéiforme d'un bec de canard : le crâne est allongé et sans orbite, large et tronqué au niveau des narines clairement visibles. Les yeux sont réduits (300 à 700 µm) et enfoncés sous la peau chez l'adulte où ils n'apparaissent plus que comme un petit point noir ; ils sont présents chez la larve et jusqu'à l'âge de 3 ans [16]. La bouche est fine et largement fendue, de petites dents ornent les mâchoires et le palais [52] : on compte environ 60 dents maxillaires et 50 mandibulaires [43]. En avant des membres antérieures, se situent trois houppes branchiales d'un rouge corallien, ainsi que deux fentes branchiales, et ce en dépit de la présence de poumons rudimentaires [33].

La présence d'une queue aplatie latéralement, mesurant le tiers de la longueur totale du corps et munie d'une membrane natatoire, lui permet de nager habilement.

En arrière des racines des membres postérieures, on peut observer ventralement une fente cloacale allongée longitudinalement. Les mâles sont plus petits que les femelles et peuvent être distingués de celles-ci durant la période de reproduction par leur cloaque plus large [2] .

Au toucher le protée est froid, lisse et glissant.

La durée de vie du protée est de l'ordre de 50 années [37].

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Figure 12 : Tête de protée (d'après Duckeck [14]).

b) la dépigmentation de la peau

La peau présente une dépigmentation caractéristique des cavernicoles (tout du moins à l'état adulte puisque les larves sont pigmentées) et laisse transparaître les capillaires sous-jacents, responsables d'une coloration rosée de l'animal.

Un protée placé à la lumière acquière une coloration gris foncé ou noirâtre, entremêlée de taches jaunes : le protée n'est donc pas atteint d'albinisme comme il est communément pensé, puisqu'il est capable de produire de la mélanine, grâce aux chromatophores présents dans le téguments et qui se multiplient en présence de lumière [54,56]. La mélanine se développe rapidement chez le jeune animal, plus lentement chez l'adulte et plus du tout chez l'animal âgé [55]. Les processus de pigmentogenèse ne sont donc point supprimés mais seulement affaiblis et peuvent aboutir si un facteur stimulant tel que la lumière entre en jeu [56].

Elevés sous une lumière voisine en intensité de la lumière du jour, les protées se développent normalement montrant que le facteur lumière n'est pas un facteur physiologique limitant exclusivement la vie du protée dans les grottes. En revanche sa photophobie prononcée est certainement le facteur comportemental qui induit le protée à fuir les habitats éclairés [16].

c) la régression oculaire

Chez l'adulte on trouve, enfoncé dans les tissus de l'orbite, un kyste oculaire tout à fait rudimentaire, cornée et cristallin ayant disparu et la peau recouvrant le tout. Les muscles oculaires persistent mais ils ne sont pas fonctionnels.

Les yeux se développent quasi normalement chez l'embryon et à l'éclosion, la larve naît avec une cornée et un cristallin transparents, une rétine très simple mais présentant les couches habituelles de neurones. On trouve également les indicateurs fonctionnels habituels de l'œil. Ce n'est que chez le jeune de 10-12 cm que les yeux dégénèrent de façon synchrone avec la dégénérescence des centres nerveux visuels de façon centripète.

En un mot, la structure si particulière de l'œil du protée est le résultat d'un arrêt du développement et de la dégénérescence du cristallin [19,55].

On peut se demander si l'organe visuel joue un rôle dans la vie du protée. Dubois en 1890 [13] avait affirmé que des protées adultes dont on avait recouvert les yeux d'un mélange de gélatine et de noir de fumée montraient une réaction à la lumière plus lente que des protées normaux. Hawes en 1946 [29] prouve que le comportement de protées chaussés de lunettes noires est identique à celui des témoins : les réactions du protée à la lumière sont déterminées par une sensibilité dermatoptique qui met en jeu les cellules sensorielles de la peau [55].

La régression de l'œil du protée est-elle la conséquence de la vie souterraine ? Lamarck, dans la *Philosophie zoologique,* publiée en 1809 [40], cite l'œil du protée comme exemple de réduction par effet du non-usage. En fait, cette conclusion n'est rien moins que certaine. Il est remarquable de constater que les Pérennibranches, vivant tous dans les eaux superficielles, à l'exception du protée, possèdent des yeux réduits et même parfois fortement régressés. On ne saurait invoquer dans ce cas l'absence de lumière. Par contre, on peut penser que néoténie et réduction de l'œil sont liés l'un à l'autre ou relèvent d'un même déterminisme. La néoténie résulte soit d'un hypofonctionnement thyroïdien, soit d'une insensibilité des tissus à l'hormone thyroïdienne. Or le développement de l'œil est lui aussi sous la dépendance de cette hormone. C'est donc dans l'insensibilité des tissus du protée à l'hormone thyroïdienne qu'il faut chercher le facteur de la régression oculaire [19, 55, 58].

2.3- Problématique de la néoténie.

Dès les débuts de son étude, la principale problématique posée par le protée fut : cet animal est-il une larve néoténique, c'est à dire un animal resté au stade larvaire capable, grâce au développement plus rapide de la lignée germinale, de se reproduire ou est-il un animal parfait, représentant d'un groupe d'urodèles primitifs? Les auteurs se sont partagés entre l'hypothèse de la néoténie (Dolivo-Dubrovolsky 1922-1926 [12], Hawes 1946 [29]), ou bien celle de l'animal parfait (Vandel 1966 [57], Durand 1971 [19]).

Le terme de *Néoténie*, crée par Kolmann en 1884, définit la capacité d'un animal à se reproduire en dépit de ses caractères infantiles [58], avec l'exemple classique de l'axolotl (*Ambystoma mexicanum*), forme larvaire d'amblystome, capable de se reproduire dans cet état imparfait. Il est établi que la métamorphose de l'axolotl en amblystome est sous dépendance de la thyroxine, hormone produite par la thyroïde [57]. Dès lors, la néoténie s'explique par une insuffisance thyroïdienne [55].

La plupart des urodèles pérennibranches sont des formes néoténiques plus ou moins permanentes et un traitement thyroxinien provoque chez eux la métamorphose. C'est le cas des *Plethodontidae*, avec l'exemple du typhlomolge (*Eurycea rathbuni*), *Plethodontidae* cavernicole [57]. Mais cette interprétation ne s'applique pas aux représentants de la famille des *Proteidae*. Des ingestions de thyroïde, des injections de thyroxine ou encore des greffes de peau sur d'autres urodèles n'ont jamais donné lieu à aucune métamorphose [57]. Les deux genres que renferme cette famille sont des pérennibranches permanents [20]. Selon les biologistes, la métamorphose et la phase adulte auraient définitivement disparu. La « néoténie occasionnelle » de l'axolotl se serait transformée en « néoténie permanente et obligatoire » [6, 55].

L'appareil thyroïdien du protée est un organe nullement rudimentaire, constitué de 3 lobes dont les follicules sont bien développés, bien que certains soient anormaux [43]. La métamorphose de têtards de grenouille peut être obtenue en leur implantant des thyroïdes de protée, preuve que la thyroïde du protée est un organe fonctionnel, dont l'activité se trouve sous influence de l'antéhypophyse [6, 20]. A l'opposé, aucune métamorphose n'a pu être déclenchée chez le protée [43, 55], ni même sur un greffon de protée transplanté sur un axolotl et soumis à un traitement thyroxinien. Par contre, l'expérience inverse entraîne la métamorphose de la peau d'axolotl mais pas celle du protée : la thyroxine circule librement dans le sang du protée mais reste sans action sur lui. Les protées possèdent donc une thyroïde fonctionnelle, mais leurs tissus sont totalement insensibles à l'hormone thyroïdienne [55]. Durand en 1963, démontre même « l'extraordinaire résistance des embryons et des larves de protée à la thyroxine » [20].

Cette insensibilité à la thyroxine confirme l'hypothèse du protée comme représentant d'un groupe d'urodèles primitifs et l'origine de sa néoténie obligatoire doit remonter à des époques fort anciennes [55].

Notons également que la « métamorphose » des Batraciens rassemble des manifestations diverses, mais dont les plus essentielles correspondent au passage de la vie aquatique à la vie terrestre. Les activités hypophysaire et thyroïdiennes qui se manifestent à cette occasion permettent d'assurer les régulations osmotiques et biochimiques nécessaires pour le passage d'un milieu à l'autre. L'ammocoete (*Petromyzon marinus*), forme larvaire de la lamproie, subit la métamorphose mais sans pour autant changer de milieu. Dans ce cas la thyroïde n'intervient pas, l'ammocoete est insensible à l'action de la thyroxine. Le protée se comporte exactement comme l'ammocoete. Les protées sont donc des formes originellement aquatiques et qui le sont demeurées. Ils n'ont donc jamais subi de métamorphose [57].

La métamorphose des urodèles et en parallèle l'adaptation à la vie terrestre, est datée du milieu de l'époque tertiaire, ce qui en fait un phénomène relativement récent, géologiquement parlant. Cette métamorphose ne se retrouve que chez les types modernes d'urodèles (tritons, salamandres..) et comme le confirment les données paléontologiques, ainsi que les dispositions anatomiques, les types archaïques de la famille des *Proteidae* ont, eux, conservé un mode de vie analogue à celui des urodèles du Crétacé et de l'Eocène [55,57]. Selon Jarvick, les *Proteidae* auraient évolué différemment des autres urodèles, conservant un mode de vie exclusivement aquatique [35].

Ces diverses observations convergent vers une même conclusion : le protée, dit « à néoténie obligatoire » du fait de son insensibilité à la thyroxine, n'est pas une forme néoténique comme l'axolotl mais le représentant d'un groupe d'urodèles primitifs datant au moins de l'époque tertiaire et ultime rélicte d'une faune très ancienne, à peu près totalement disparue aujourd'hui [57].

II- ECOLOGIE DU PROTEE

1- Localisation et habitat

1.1- Répartition géographique

Proteus anguinus est un animal troglobie qui peuple de façon endémique les régions karstiques des Alpes Dinariques, dont le Karst classique, qui bordent l'Adriatique. Son territoire s'étend du sud-est de l'Italie, à la frontière du Monténégro, en passant par la moitié sud de la Slovénie, le sud de la Croatie et une partie de la Bosnie-Herzégovine. Approximativement 250 localités sont connues [51, 39] (Figure 13) et rien que sur le territoire croate, 46 stations sont recensées, dont 43 sont certaines et 3 sont probables [39].

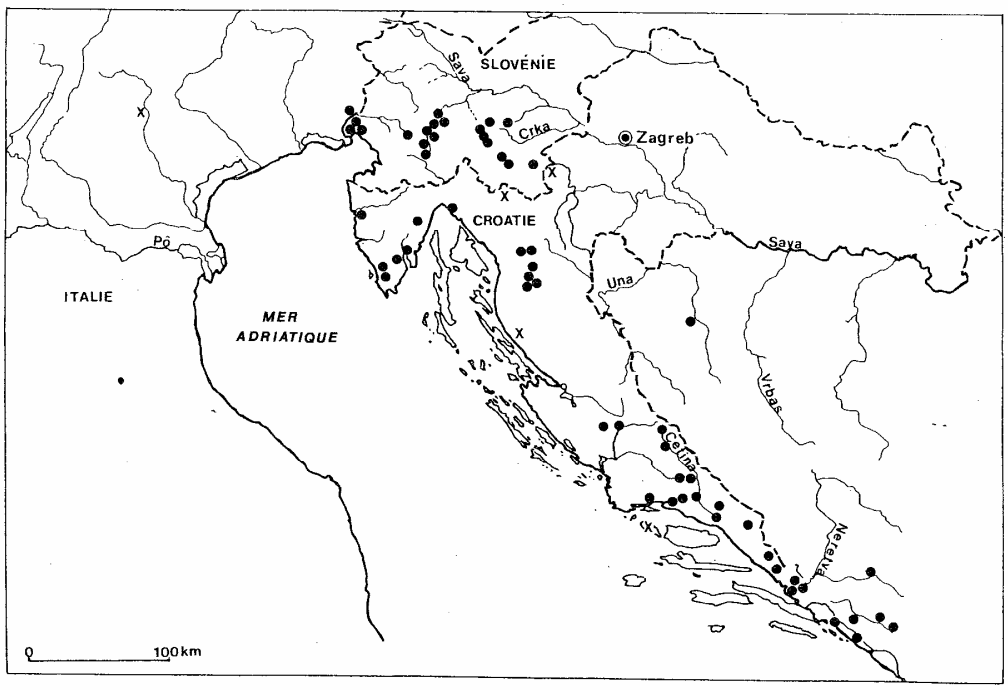
Boris Sket en 1997, effectue un registre des localités où le protée peut être rencontré et définit ainsi une approximation de son territoire [51].

Dans ces zones, les cours d'eau se sont enfoncés au sein des terrains calcaires. Les eaux se regroupent alors dans des bassins et pénètrent dans le sol par des pertes ou « ponors ». Après un parcours souterrain, elles réapparaissent en surface par des résurgences et peuvent, lors de crues, inonder les vallées [19]. Le protée se rencontre exclusivement dans ce réseau hydrographique souterrain, rattaché à la mer Adriatique et à la mer Noire [16, 46, 51, 55].

Les zones karstiques occupent environ le tiers de la surface de ces pays, et de nombreuses grottes n'ont pas encore fait l'objet de prospections spéléologiques [1]. La localisation du protée dans la région dinarique est liée aux énormes dimensions des ces cavités souterraines, ainsi qu'à l'abondance de la nourriture endogène et exogène [16, 56]. Ces grottes sont remarquables car parcourues par une rivière souterraine et peuplées de nombreux troglobies : le protée bien sûr, mais aussi des coléoptères, des crustacés aquatiques, des arachnides et des insectes très évolués [1].

Quelques individus importés d'Adelsberg ont été introduits en 1885 dans la « grotta Parolini» à Oliero, au nord de l'Italie, mais cette tentative d'acclimatation a échoué. Le protée semble préférer les eaux calmes et profondes des formations du Karst, mieux oxygénées, à température quasi-constante [2, 54].

Figure 13 : Répartition de Proteus anguinus anguinus en Slovénie, Italie, Croatie et Bosnie-Herzégovine (d'après Kletecki et al [39]; Sket [51]).



1.2- Habitat

Le protée a été observé dans de nombreuses grottes, mais de façon sporadique, et les pontes ainsi que les larves n'ont jamais été observées dans le milieu naturel: son lieu de vie se situe dans les eaux profondes et obscures de ces grottes [52].

Il aime fréquenter les petites plages argileuses noyées bordant les cours d'eau souterrains et se loge avec aisance entre les blocs rocheux tombés de la voûte et les parois de la grotte [16]. C'est dans ces interstices que le protée établit sa demeure.

Il vit dans l'aquifère karstique dont les eaux fraîches et aérées, de type bicarbonaté calcaire, varient autour de 10 °C. La température des eaux souterraines est plus constante que celle des eaux de surface mais des températures plus basses peuvent être atteintes lors de la fonte des neiges ou après de fortes pluies au printemps, les eaux froides de surfaces pénétrant alors les eaux profondes. Un minimum de 5 °C a été recensé dans la grotte de Rokina Bezdana (Croatie) mais aucun animal ne saurait vivre longtemps à une température si basse. Un maximum de 14 °C a été enregistré sur la péninsule d'Istrie (Croatie) [51].

La teneur en oxygène dissous de ces eaux est de l'ordre de 7 à 12 mg/L, le pH compris entre 7,4 et 8,7 [19, 43]. Son biotope est constitué de fissures et d'interstices dans lequel il se loge mais exceptionnellement des individus adultes ou sub-adultes peuvent être observés à l'extérieur, entraînés après de fortes pluies par des résurgences, des puits ou bien des galeries de mines [19, 43].

Quelquefois les protées, durant la nuit, sortent volontairement de leur réseau souterrain. Ceci semble s'expliquer par une nourriture plus abondante dans les eaux de surface [51]. Quoi qu'il en soit ce phénomène n'a pas été étudié à ce jour.

Rapport-Gratuit.com

1.3- Le protée : une espèce protégée

Le protée ne possède dans son milieu naturel qu'un unique prédateur : l'homme. Dès sa découverte, le protée a suscité l'intérêt de la communauté scientifique. Il s'est alors crée dans les pays où l'on rencontre le protée, un véritable « marché du protée » et des milliers de spécimens furent chassés et collectés, afin d'approvisionner les scientifiques d'Autriche, d'Italie et de bien d'autres pays. Les fermiers locaux les collectaient également en grand nombre pour nourrir leurs cochons [54].

Il est difficile d'atteindre le véritable habitat des protées et de ce fait l'estimation de la population est impossible. Il y a quelques années, dans la grotte Kocevje, les spéléologues devaient surveiller chacun de leurs pas afin de ne pas écraser un protée, aujourd'hui il est exceptionnel d'en apercevoir un. Le protée est en haut de la liste des espèces menacées de disparition [33].

Le protée est protégé de façon internationale par la convention CITES de Washington qui interdit le trafic des animaux en voie de disparition [39], mais également de façon nationale comme par exemple en Croatie, où la faune souterraine et son environnement sont protégés par la Législation Croate pour La Protection de l'Environnement (1995) [23]. Le gouvernement slovène quant à lui fournit des individus à plusieurs fondations scientifiques dans le monde afin de court-circuiter le trafic illégal (principalement des individus mâles, pour protéger la reproduction) [14]. Malheureusement, le protée est toujours victime de ces trafics, comme par exemple en Italie où il est régulièrement proposé à la vente, dans certains magasins visant les aquariophiles fortunés [33].

Au delà du trafic, les protées sont menacés essentiellement par la pollution urbaine et industrielle. Sa survie dépend du réseau aquatique souterrain du Karst et de la conservation du territoire environnant. Le tourisme et la pollution industrielle sont les principaux facteurs menaçants de cette espèce [2,54]. D'importantes populations ont déjà disparu dans deux grottes du Kocevsko Polje au sud-est de la Slovénie pour ces raisons. Les populations réfugiées dans le Karst profond ne semblent pas être en danger mais les eaux de la région de Lika ainsi que les eaux du sud-est de la Bosnie-Herzégovine sont polluées et mettent en danger les populations locales dont la nourriture se raréfie [51].

2- La nutrition du protée :

2.1- L'alimentation :

Dans les conditions naturelles, le protée se nourrit de larves d'insectes, de lombrics, de crustacés cavernicoles (*Asellus, Niphargus, Troglocaris*) et également des apports extérieurs drainés à partir des lacs ou des poljés [11, 19, 33, 54, 55]. Parfois la nuit, il s'aventure jusqu'à la sortie de la grotte pour y chasser de petits animaux à la surface de l'eau [32]. En captivité, au laboratoire souterrain de Moulis, il est nourri une fois par semaine avec des vers de vase, des larves de chironomes et de gammares [18,19].

Tout autant que ces petites proies, la vase riche en microorganismes qui remplit le fond des cuvettes habitées par le protée, est une source alimentaire nécessaire et non négligeable [55, 58]. Depuis longtemps les biospéléologues soupçonnaient le rôle que devaient jouer l'argile de grotte et le limon des rivières souterraines dans l'alimentation du protée étant donné les quantités considérables qu'ils en absorbent. Victor Caumartin, à l'époque sous-directeur du laboratoire de Moulis, découvre en 1957 une bactérie présente dans les argiles de grottes mais aussi dans certaines pierres comme la dolomie et propre au domaine souterrain, *Perabacterium spelaei*. C'est une ferrobactérie, anaérobie dans son milieu naturel et autotrophe. Elle fixe l'azote de l'air et tire son énergie et son carbone de la décomposition du carbonate de fer, de la libération d'oxyde ferreux et de sa décomposition en oxyde ferrique. Caumartin met en évidence dans ces argiles une flore bactérienne variée et originale puisque certaines espèces sont propres au domaine souterrain. L'argile n'est donc pas seulement un composé minéral, c'est aussi un milieu vivant susceptible de jouer un rôle nutritif vis à vis des cavernicoles. Les bactéries et les protistes mélangés aux limons et aux argiles constituent la nourriture normale des jeunes protées. Dans la grotte-laboratoire de Moulis, des jeunes n'ont reçu comme nourriture au cours de leur première année que de l'argile et du limon et cependant leur taille est passée de 22 à 60 mm. Les argiles et les limons sont donc capables d'assurer l'alimentation des jeunes. Il est nécessaire par la suite d'ajouter des apports extérieurs pour satisfaire les besoins alimentaires des protées, mais ils ne peuvent pas pour autant se passer d'argile : les oligo-éléments , et en particulier les vitamines nécessaires à l'organisme sont normalement fournis par les plantes vertes, mais dans l'obscurité des grottes, les plantes vertes ne se développant

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

pas, tous ces éléments sont fournis par les bactéries des argiles de grottes ainsi que par certains champignons, tous capables de réaliser la synthèse des vitamines en l'absence de lumière [19, 58].

Ainsi, l'alimentation des protées est assurée par des apports extérieurs ou exogènes qui étaient, pendant plusieurs années, le seul mode nutritionnel connu. Il est aujourd'hui prouvé que sous terre se déroule également un cycle endogène sous la dépendance de bactérie autotrophes et qui peut s'effectuer en dehors de tout apport extérieur [56].

Le cannibalisme existe chez le protée mais il reste rare et ce sont en général de grands adultes qui s'attaquent à de très jeunes individus, car leur museau peu tranchant et leurs dents de petite taille ne font pas d'eux de redoutables prédateurs [11,33,54].

Un fait remarquable chez le protée en captivité est sa capacité à jeûner pendant de très longues périodes. Plusieurs cas ont été signalés : Henri Gadeau de Kerville en 1926 [22] rapporte l'histoire d'un protée qui a vécu en captivité pendant 14 ans et qui, au cours des 8 dernières années, n'a reçu aucune nourriture. Un spécimen de la faculté de biotechnologie de Ljubljana, maintenu dans un petit bocal et conservé à 6°C, a survécu 12 ans sans se nourrir. Lorsque les scientifiques l'ont disséqué, ils ont découvert que l'appareil digestif avait totalement disparu [11, 33]. Le protée est donc capable de jeûner durant de longues périodes et il est capable d'autophagie pour survivre dans ces conditions de jeûne.

Cependant, bien qu'il soit capable de supporter de longues périodes de jeun, le protée a besoin de nourriture, et même d'une nourriture abondante. Les cavernicoles de grande taille tel que le protée ne peuvent se perpétuer que dans des stations suffisamment riches en nourriture pour satisfaire leurs exigences énergétiques et reproductrices. Ils ne peuvent subsister que dans les grandes cavités du Karst adriatique, approvisionnées d'énormes quantités de matières alimentaires [56].

2.2- Le métabolisme des protées :

Parallèlement à l'élevage des cavernicoles, des expériences sur le métabolisme de ces animaux ont été entreprises. Il s'agissait de comparer par l'intermédiaire de leur consommation d'oxygène le métabolisme de différents cavernicoles, principalement des crustacés, à leur parents de surface. Il ressortit de ces expériences que le métabolisme de ces cavernicoles est fortement ralenti par rapport à celui des formes de surfaces.

Le protée est le seul vertébré européen tenu pour troglobie, fort bien adapté au milieu souterrain ; il est donc légitime de penser qu'il doit présenter des adaptations métaboliques comme il est de règle chez les véritables cavernicoles.

Dans des ouvrages du milieu du siècle dernier, on peut lire que le protée présente une consommation d'oxygène normale, semblable à celle des amphibiens épigés (Tritons, Amblystomes ou Axolotls), et que la vie souterraine n'a entraîné aucune diminution de son métabolisme [55]. Des études récentes montrent que ces affirmations sont inexactes [32].

La consommation d'oxygène ainsi que l'activité ont été comparées chez *Proteus anguinus* et chez *Euproctus asper*, un salamandridé épigé, cavernicole facultatif. Il apparaît que le protée consomme moitié moins d'oxygène que le cavernicole facultatif, et beaucoup moins que la plupart des amphibiens de surface.

Le protée présente également une activité quotidienne plus faible. De plus, l'activité métabolique et locomotrice du protée est complètement soustraite aux rythmes circadiens. Le comportement, la physiologie, le métabolisme de nombreuses espèces sont sous l'influence de rythmes journaliers, ou cycles circadiens, fonction de l'alternance de lumière et d'obscurité et des variations de température du milieu. En l'absence de variations dans son milieu de vie, le protée ne présente aucun rythme d'activité, alors que chez *Euproctus asper* on observe une rythmicité de l'activité métabolique et locomotrice qui persiste même si l'animal évolue en milieu souterrain.

Tout processus évolutif requière du temps, et les espèces selon qu'elles vivent de façon permanente ou bien temporaire en milieu souterrain présentent des adaptations à

différents niveaux de régression. Chez les formes troglobies qui ne subissent jamais les facteurs du système circadien, celui-ci a totalement dégénéré [32].

Le métabolisme du protée lui permet de subir de longues périodes de jeûnes. Dans ces conditions, son catabolisme est tout d'abord glucidique puis lipidique et devient finalement lipido-protéique. Il est étonnant de voir sa remarquable résistance à ces jeûnes prolongés et la façon dont il récupère rapidement de ces stress alimentaires. Cela s'explique par sa capacité à demeurer dans un état de torpeur et à supporter ainsi l'hypo protéinémie pendant de longs moments [31].

Le protée constitue un excellent exemple de vertébré envisagé comme un système à faible énergie. La rudesse du milieu en ce qui concerne la nourriture et l'oxygène est certainement la principale responsable de ces adaptations métaboliques [32].

2.3- La respiration :

Le protée possède deux modes respiratoires. De chaque côté en arrière de la tête se trouvent trois houppes branchiales ramifiées, où circule le sang ce qui leur donne une coloration rouge (Figure 14). Ce sont ces branchies qui constituent l'appareil principal et lui permettent de respirer en milieu aquatique, les échanges de gaz, O_2 et CO_2, ayant lieu directement entre le sang et le milieu à leur niveau. Lorsqu'il sort de l'eau, le protée utilise une respiration cutanée, l'oxygène diffusant par la peau, ce qui est rendu possible par le fort taux d'humidité dans les grottes [11,18,33].

Fait étonnant, le protée possède également des poumons et des choanes (Figure 4), cependant les poumons ne sont pas fonctionnels ; en effet le protée ne possède pas de cage thoracique, ni la musculature correspondante pour pouvoir les gonfler. La présence de ces poumons est en faveur de l'hypothèse selon laquelle le protée aurait raté son passage de la vie aquatique à la vie terrestre.

Figure 14 : Tête de protée. Houppes branchiales (d'après Hodalic [33]).

III- ADAPTATIONS SENSORIELLES ET COMPORTEMENTALES

L'obscurité des grottes dans lesquelles ils vivent contraint les animaux cavernicoles à développer et à utiliser d'autres sens que la vue, tels que la perception de signaux chimiques, mécaniques, ou bien électriques. Le protée montre une excellente capacité à distinguer à distance ses congénères, leur sexe, les biotopes de pontes mais aussi ses proies.

1- La détection des proies :

Grâce à son appareil olfactif, il perçoit les molécules véhiculées par l'eau ayant passé sur des proies vivantes ou mortes situées plusieurs mètres en amont. Le seuil de perception du protée est situé entre 0,1 et 1g de proie dans un courant d'eau de 250 cm3/mn [16]. Les possibilités olfactives du protée sont plus performantes que chez son parent de surface le *Necturus* ou que chez d'autres amphibiens : ceci est dû à une augmentation d'épaisseur de la plaque sensorielle de son appareil olfactif, ainsi qu'à un plus grand nombre de neurones correspondants [16, 44].

Il possède également une ligne latérale céphalique et troncale bien développée. Le système mécanorécepteur de la ligne latérale, constitué de neuromastes pour la partie troncale, de neuromastes et de « pits-organs » pour la partie céphalique, lui permet de détecter les vibrations de l'eau, même faibles et ainsi de percevoir une proie mobile. Là aussi, le protée possède plus de neuromastes sensoriels que son parent de surface et également plus que les autres amphibiens [46, 47].

Grâce à une séries d'expériences menées sur la détection de larves de chironomes par le protée, on sait désormais que celui-ci détecte des proies en mouvement plus rapidement que des proies immobiles. Plus les larves sont actives et plus le temps de détection est court. Si on lui présente simultanément des larves vivantes et des larves

mortes, il choisit significativement les larves vivantes. Il perçoit également les différences de densité de proies : si on lui présente deux micro aquariums dans lesquels sont enfermés un nombre différent de larves, 15 dans l'un, 5 dans l'autre, il choisit de façon significative l'ensemble formé par les 15 larves [21, 53].

Des expériences ont été menées afin de savoir si le protée pouvait détecter des proies uniquement à l'aide de signaux mécaniques : des protées sont placés individuellement dans des aquariums et un ver en plastique est placé à la surface de l'eau. Cinq fois par jour durant 5 jours, pendant 5 mn, on fait tourner le leurre avec une certaine amplitude et suite à la vibration crée par la rotation du leurre, on fournit au protée une larve de chironome. On espère ainsi conditionner le protée vis à vis du signal mécanique. Par la suite on envoie la même vibration et on observe la réaction du protée. Lorsque l'on fait tourner le leurre, le protée lève la tête vers lui de façon significative : il a bien associé le signal mécanique à la distribution de proie. C'est le même résultat si l'on recommence mais avec une vibration d'une autre amplitude : le protée ne semble pas faire la différence entre les deux amplitudes de rotation. De plus, les vibrations seules ne provoquent pas de mouvements ou de comportement d'attaque vers le leurre [53].

Le protée semble se fier en priorité aux signaux chimiques. Les signaux mécaniques retiennent son attention dans la phase initiale de détection des proies, mais ne sont pas à eux seuls suffisants pour déclencher l'attaque. Ils peuvent faciliter la recherche de proies mais ils doivent coïncider avec la présence de signaux chimiques [53].

Quand il a faim, il se tapit dans une zone tranquille, sur les petites plages de limon, entre les blocs de roches. Il reste à l'affût sans bouger, et lorsqu'il détecte une proie, venue se nourrir des résidus organiques du limon, il la saisit avec une étonnante précision lorsqu'elle passe à proximité [18].

2- Communications chimiques et comportement social du protée

Il est légitime de penser que la communication chimique joue un rôle prépondérant dans le comportement social des formes souterraines, qui ne peuvent faire appel à la

vision pour réguler leurs comportements. Les résultats d'expériences menées dans le but de vérifier cette hypothèse chez le protée montrent le rôle prépondérant de la communication chimique dans le comportement social de cette espèce.

2.1- Interactions sociales entre protées adultes non actifs sexuellement [26, 27] :

Les adultes non sexuellement actifs se regroupent dans des refuges, sous une pierre ou dans une anfractuosité. Ils utilisent toujours les mêmes refuges, ce qui laisse suggérer qu'ils établissent des gîtes ou sites-résidences communautaires. Si on propose aux protées le choix entre leur gîte et un refuge témoin (vierge), les protées retournent de façon significative dans leur refuge, même si celui-ci a été déplacé. Les protées montrent un attachement à leur refuge qu'ils marquent chimiquement. La marque olfactive leur sert d'indicateur directionnel et permet le retour au gîte.

Cette marque olfactive joue également un rôle dans leur comportement entre congénères : en effet le protée préfère le refuge d'un congénère à un refuge vierge ou bien même à son propre refuge.

Les mêmes expériences réalisées avec des refuges marqués par les fèces des protées donnent les mêmes résultats.

Les protées marquent leurs sites-résidences à l'aide d'une marque olfactive ou bien de fèces. Ils sont capables de distinguer leur propre marque de celle de leurs congénères et la marque olfactive du congénère les attire.

Le marquage olfactif est couplé à un comportement grégaire : si on propose à deux protées le choix entre deux refuges témoins, les deux cohabitent dans le même refuge. S'ils ont le choix entre leurs sites respectifs, ils utilisent indifféremment l'un et l'autre mais cohabitent toujours. Les protées expriment un comportement grégaire et le marquage chimique des refuges renforce ce grégarisme. Ils forment des groupements où tout individu est accepté et ces groupements sont stables dans le temps et dans l'espace (dynamique de type sédentaire).

En plus du marquage olfactif de leur site-résidence, les protées sont capables de garder le contact entre eux, même à une certaine distance et de communiquer plusieurs

informations, à travers leur milieu aquatique par un marquage de l'eau : si on propose à un protée le choix entre deux courants d'eau, l'un venant du circuit général de l'eau, l'autre ayant passé dans un aquarium d'élevage regroupant quelques individus, il préfère l'eau qui a passé sur ses congénères. Si on recommence l'expérience avec un courant d'eau « neutre » et un courant d'eau ayant passé sur un *Necturus* , son parent de surface, il choisit l'eau « neutre » [45].

Ce marquage de l'eau avec le marquage des refuges régit le comportement social intra et inter espèces [45].

2.2- Interactions sociales entre congénères actifs sexuellement [26, 27] :

Lorsqu'un individu mâle s'engage dans la reproduction, il s'isole et délimite un territoire de reproduction. Il se montre agressif à l'égard de tout individu, à l'exception des femelles prêtes à se reproduire. Nous avons vu que la marque olfactive de ses congénères attire le protée. Il en est de même pour le marquage d'un mâle reproducteur et ce n'est qu'une fois agressé que le protée fait le lien entre la marque olfactive et l'agression. Il reconnaît la marque olfactive et évite le territoire-refuge. Le couplage entre le comportement agressif et la marque renforce le territoire de reproduction.

Le mâle reproducteur est donc capable de distinguer un intrus ou plutôt de reconnaître une femelle reproductrice. Cette reconnaissance passe par un contact étroit et un reniflement du cloaque.

Enfin, le territoire de ponte est également délimité par des signaux olfactifs répulsifs émis par les œufs au moment de la ponte.

Ainsi la communication chimique joue un rôle prépondérant dans le comportement social des individus sexuellement actifs en participant à la formation des territoires de reproduction par les mâles, à la reconnaissances des partenaires sexuels et à la formation du territoire de ponte par les femelles.

Rapport-Gratuit.com

2.3- Interactions entre jeunes et adultes [26, 27]:

On note cependant que selon l'âge la réponse au marquage diffère : les jeunes ne montrent pas de réaction au marquage d'adulte mais sont repoussés par le marquage d'autres jeunes. Les protées adultes sont attirés par le marquage d'un autre adulte mais évitent le marquage des jeunes. Ces observations sont en accord avec une théorie de séparation spatiale des diverses couches de la population en fonction de l'âge et qui est observée par ailleurs dans la nature ou bien en élevage.

La communication chimique, au delà de la recherche de proies et donc de la survie individuelle, intervient dans le comportement social du protée et dans des fonctions essentielles comme la reproduction et donc la pérennité de l'espèce dans un milieu où les conditions ne sont pas favorables (milieu labyrinthique, obscur et à faible biomasse spécifique).

3- La magnétoréception :

Une question reste encore actuellement sans réponse, le protée s'oriente-t-il à l'aide de signaux magnétiques?

Il semblerait que le protée soit capable d'utiliser le champ magnétique terrestre pour s'orienter et naviguer dans les eaux souterraines du Karst. Les électrorecepteurs dont la fonction biologique n'est pas encore bien établie, seraient excités par des courants induits par le magnétisme terrestre. Cependant, il a été prouvé que la force du champ géomagnétique n'est pas assez puissante pour exciter par induction les électrorecepteurs du protée. L'hypothèse la plus probable restait alors qu'ils utilisent les cristaux de magnétite comme des aimants permanents. Des mesures faites sur des protées ont montré que les signaux magnétiques émis par la partie basse de leur corps ne correspondent pas à ceux de la magnétite, et ne correspondent pas non plus à ceux de l'environnement de l'animal si bien qu'il n'y a pas de lien direct apparent entre la nourriture absorbé dans son environnement et la rémanence de l'animal. De nouvelles expérimentations sont en cours pour déterminer si la magnétite est la seule source de magnétisme possible dans le milieu de vie du protée [3, 48].

IV- LA REPRODUCTION DU PROTEE

Durant deux siècles, le protée fut étudié par de nombreux scientifiques, mais personne ne connaissait son mode de reproduction. Les individus collectés correspondaient à des adultes, exceptionnellement quelques jeunes, qui s'étaient aventurés hors du réseau souterrain, probablement en quête d'une nourriture plus abondante en surface. A l'exception de deux œufs, collectés en Slovénie récemment après une forte de crue, aucun embryon, ni aucune larve n'ont été capturés dans la nature et la rencontre d'individus reproducteurs reste exceptionnelle. Aujourd'hui encore on ignore le lieu de reproduction des protées. Seuls sont connues les petites plages argileuses où les protées, logés dans leurs interstices, viennent se reposer ou chasser [11, 19, 33].

Les animaux sexuellement matures s'isoleraient de leur congénères, à moins que ce ne soit les individus sub-adultes qui soient chassés vers ces « réseaux de fentes » où il est possible de les observer.

Au cours du XIX^{ème} siècle, des élevages de protées donnent lieu à des pontes mais sans jamais aboutir à leur développement. En 1882, Marie von Chauvin [7] obtient la ponte d'une femelle en captivité depuis 4 ou 5 ans : cet auteur décrit l'apparition des caractères sexuels secondaires du mâle et de la femelle, ainsi que les œufs et la taille du vitellus et de leur enveloppe, mais n'obtient que les premiers stades du développement. C'est en 1888 que Ernst Zeller obtient le développement et l'éclosion de deux larves, démontrant clairement le mode de reproduction ovipare du protée [59, 14].

La réussite d'un élevage de protées s'avérait alors le seul moyen d'étudier avec précision la reproduction et le développement de cette espèce. L'événement clé fût la construction d'une grotte-laboratoire à Moulis dans les Pyrénées françaises et la mise en place avec succès d'un élevage de protées qui permit l'étude précise de cet animal et de son développement.

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

1-L’élevage des protées

1.1- La grotte laboratoire de Moulis :

La reproduction du protée ne peut être obtenue en aquarium : en effet, l’élevage nécessite un volume d’eau important, localement courante pour la reproduction, une eau de type karstique provenant d’un bassin versant non sujet à pollution, ainsi qu’une stabilité thermique sur le long terme ce qui ne peut être garanti que dans les conditions naturelles d’une grotte [37].

C’est en 1948 que fut construit le laboratoire souterrain du Centre National de la Recherche Scientifique destiné, en ce qui concerne la biologie, à l’élevage et l’expérimentation des animaux cavernicoles. Ce laboratoire situé à Moulis dans l’Ariège comprend une grotte-laboratoire (Figure 15) aménagée dans la première partie de la grotte naturelle de Moulis, alimentée par les eaux naturelles d’un lac souterrain [43,46]. En 1973, une seconde grotte est aménagée pour l’élevage des protées, la grotte d’Aulignac, alimentée en eau par gravité à partir d’un ruisseau souterrain [37].

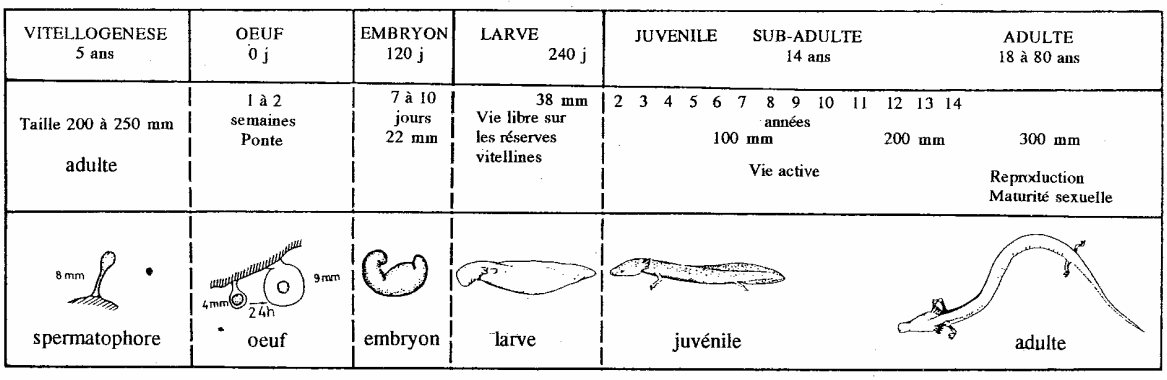
Le biotope naturel des protées a ainsi été reproduit avec succès, puisque les protées s’y reproduisent régulièrement depuis la première ponte de 1959 [43, 44, 58]. La répartition des pontes et l’obtention d’un grand nombre d’embryons concrétisa ensuite la réussite des élevages de protée et permit aux expérimentateurs de disposer du matériel indispensable à des études anatomiques, physiologiques, et comportementales [44].

1.2- Les conditions d’élevage :

Les protées sont répartis dans plusieurs bassins en ciment dont le fond est incliné, alimentés par un courant continu d’eau de grotte, renouvellement d’eau indispensable au maintien des individus en parfaite santé. La température est de 11,5°C, ce qui est légèrement supérieur à la température du biotope naturel et le taux d’oxygène est maintenu à 9-10 mg/L [19, 36, 43, 55].

Figure 15 : Bassins d'élevage de protées dans la grotte-laboratoire du Centre National de la Recherche Scientifique à Moulis (Ariège) (d'après Durand [18]).

Figure 16 : Cycle vital du protée (d'après Durand [16]).



Le fond des bassins est tapissé d'une couche de sable et de gravier. De l'argile est mise à disposition des protées qui s'y enfoncent et, s'ils n'ont pas d'autres abris, ils y creusent des galeries dans lesquelles ils demeurent enfoncés à l'exception du bout du museau et de la queue. Quelques blocs de dolomie sont empilés de façon à laisser entre eux un interstice de l'épaisseur d'un protée et dans lesquels ils viennent se loger par groupe de trois ou quatre [19, 36, 55].

Des regards vitrés ont été aménagés sur le côté des bassins pour faciliter les observations et recouvert d'une toile plastique opaque qui protège les animaux d'élevage de l'éclairage artificiel de la grotte [19, 43].

En 1991, l'installation de la grotte de Moulis se composait de 4 grands bassins pour la reproduction, 4 bassins de taille moyenne pour les sub-adultes, 24 aquariums pour le développement des œufs et l'élevage des jeunes larves et 9 aquariums pour l'expérimentation et le soin des animaux. Dans la grotte d'Aulignac se trouvent 7 bassins pour l'élevage des adultes et la reproduction et 29 aquariums pour l'élevage des jeunes [37].

1.3- Bilan de l'élevage :

L'élevage des protées s'est formé à partir de 17 individus importés en 1952 de la grotte de Jama pod Gradom (Slovénie) par M. Henri Coiffait, alors régisseur de Laboratoire souterrain du C.N.R.S (43, 55). Une période de trois à quatre ans furent nécessaire pour que les protées s'accoutument à leur captivité et présentent les premiers indices de maturité sexuelle. Les premières pontes ont eu lieu en 1955 mais les œufs ne se sont pas développés. En 1959, la ponte fut suivie de l'éclosion de sept larves qui permirent de suivre la croissance du protée jusqu'à l'état adulte. Depuis 1960 les pontes sont régulières. Initialement de une par an, le nombre de pontes a augmenté au fil des années [19] pour atteindre en 1991 le chiffre de 5 à 8 pontes par an donnant de 250 à 350 œufs et de 70 à 100 larves [37].

Près de 40 ans après la mise en place du premier lot d'animaux, l'élevage renfermait 30 reproducteurs de 30 à 40 années d'âge et 71 sub-adultes pour la grotte

de Moulis et quelques adultes, 82 jeunes de 4 à 10 ans et 20 larves et jeunes pour la grotte d'Aulignac [37].

En 1996, le bilan était de 133 pontes, 4035 œufs et 1311 larves de plus de 6 mois [36].

La réussite de l'élevage de Moulis permit de mener à bien un grand nombre d'études concernant le protée, dont l'étude de sa reproduction et de son développement.

1.4- Le cycle vital du protée (tel qu'il se déroule dans la grotte-laboratoire de Moulis) (Figure 16) :

Après une vitellogenèse qui dure de 18 à 24 mois, la femelle dépose de 30 à 60 œufs sous la face inférieure d'une pierre qu'elle colle individuellement et surveille. Après 120 jours de développement embryonnaire, les larves éclosent ; elles vivent sur leur réserves vitellines sans se nourrir pendant 4 mois, puis elles s'alimentent et les jeunes grandissent et atteignent la maturité sexuelle à l'âge de 11 ans pour les mâles et de 15 ans pour les femelles [36,37]. La température de l'eau semble être un facteur limitant pour la maturité sexuelle puisque des femelles à 11-12°C sont sexuellement matures à 15 ans tandis que des femelles à 9-10°C ne seront sexuellement matures qu'à 17 ans [36].

La femelle adulte se reproduit pendant une période de 20 à 30 ans mais les femelles plus âgées ont tendance à donner des œufs peu ou non fertiles [16, 34, 37]. L'espacement des pontes pour une même femelle est, en moyenne, de 6 ans dans les conditions d'élevage de la grotte de Moulis. Les pontes ont lieu tout au long de l'année. Cependant s'il n'y a pas de cycle de ponte, le nombre de ponte est plus élevé d'octobre à mars. Les variations saisonnières de débit étant atténuées par rapport aux conditions naturelles des ruisseaux souterrains de Slovénie, on peut penser que le maximum saisonnier dans les pontes est plus marqué dans le milieu naturel [16, 36].

2- Une reproduction ovipare :

Le mode de reproduction ovipare du protée fût prouvé par Zeller en 1888 [59], lorsqu'il obtient une ponte de 76 œufs et l'éclosion, au bout de 90 jours à 16°C, de deux larves de protées. Ce mode de reproduction sera confirmé ensuite par le Laboratoire souterrain du C.N.R.S. à Moulis. Une viviparité possible du protée fut longtemps discutée, suite à la publication d'observations ponctuelles, notamment de Kammerer en 1912 [38], de larves découvertes dans des aquariums, en dehors de tout suivi comportemental des génitrices [36]. Selon lui, le protée se reproduirait par oviparité, lorsque la température dépasse 15°C, et par viviparité lorsque la température tombe en dessous de 15°C, la viviparité correspondant au mode de reproduction normal du protée, dans son milieu naturel [55]. L'oviparité du protée ne fait aujourd'hui plus aucun doute et elle semble être également le mode de reproduction dans les conditions naturelles des cours d'eaux souterrains de Slovénie puisque récemment deux œufs de protées ont été récoltés à l'extérieur de la résurgence de Vic après une crue [16,36]. La viviparité du protée est une manifestation anormale, résultant de conditions d'élevage défavorables et provoquant l'inhibition de la ponte (manque de substrat propre à recevoir la ponte, nourriture insuffisante, température trop élevée, lumière) [55].

Le tractus de l'appareil génital de la femelle mature est bien visible par transparence chez la femelle ovigère. L'ovaire est muriforme et n'est pas lié au rein. Les ovules sont rassemblés en grappe de 20 à 30 dans chaque oviducte et sont expulsés dans la cavité générale par l'extrémité libre de l'oviducte. Au niveau du cloaque on note la présence d'une spermathèque. Chez le mâle, les testicules sont petits, allongés, blancs et collés au rein. Ils sont drainés par des canaux transverses qui se réunissent en un canal longitudinal, lequel se divise en canaux efférents. Ces derniers débouchent dans les canaux efférents rénaux : le canal de Wolff véhicule à la fois le sperme et l'urine. La spermatogenèse et la spermiogenèse se déroulent suivant les modalités habituelles : spermatogonies, spermatocytes, spermatides et spermatozoïdes sont visibles dans l'épithélium séminal. Les spermatozoïdes sont de type filiforme, leur taille dépasse 300 µM à 400µM [19, 43].

Peu après les crues saisonnières, les adultes d'habitude grégaires s'isolent. C'est le flood factor : d'immenses inondations submergent les régions karstiques et les cavités souterraines au moment de la fonte des neiges. Ceci semble exercer une influence sur la reproduction du protée [56].

Les mâles délimitent un territoire et se montrent alors plus agressif vis à vis des autres individus. Une communication chimique dissuade les autres mâles de s'approcher d'un territoire marqué par un reproducteur [2, 26]. Seules les femelles sont admises sur ce territoire et lorsque l'une d'entre elles, ovigère, passe non loin d'un mâle, une courte parade nuptiale s'ensuit : les deux partenaires s'entrelacent, en position tête bêche, et se donnent de brusques coups de queues, le museau du mâle vient toucher le cloaque de la femelle et la femelle fait alors de même. Ensuite elle suit le mâle qui se déplace sur 5-10 cm puis émet un spermatophore qu'il colle sur une pierre, ou sur la paroi d'un bassin [43, 46, 54]. La parade peut être répétée plusieurs fois en quelques heures [2, 54].

Le spermatophore de 8mm de hauteur est fixé sur le substrat par un pédoncule surmonté d'une poche spermatique blanche, de 3mm de diamètre, dans laquelle les spermatozoïdes sont stockés [19, 24, 43] (Figure 17). Ces spermatozoïdes sont collés les uns aux autres ou bien entourée d'une matrice granuleuse, et de nombreuses mitochondries sont visibles dans la poche spermatique. Cette organisation permet la survie des spermatozoïdes jusqu'à leur stockage dans les spermathèques de la femelle [24]. Cette petite poche pédiculée peut rester ainsi plus ou moins longtemps, de quelques heures à plusieurs jours, avant que la femelle ne vienne l'introduire dans son cloaque [46]. La femelle quitte alors le territoire du mâle et établit son territoire de ponte [54].

Le sperme s'emmagasine dans la spermathèque de la femelle et lors du passage successif des ovules dans l'oviducte, la fécondation s'effectue. La ponte s'échelonne sur trois à quatre semaines et les œufs sont collés, un à un, sous une pierre [19, 43, 46]. Les œufs (Figure 18) riches en réserves vitellines ont un diamètre de 4 à 5 mm. Ils sont fixés à la face inférieure de grosses pierres, grâce à la couche externe de la gangue

Figure 17 : Représentation de spermatophores déposés par un protée adulte (d'après Guillaume, Durand et Juberthie [24]).

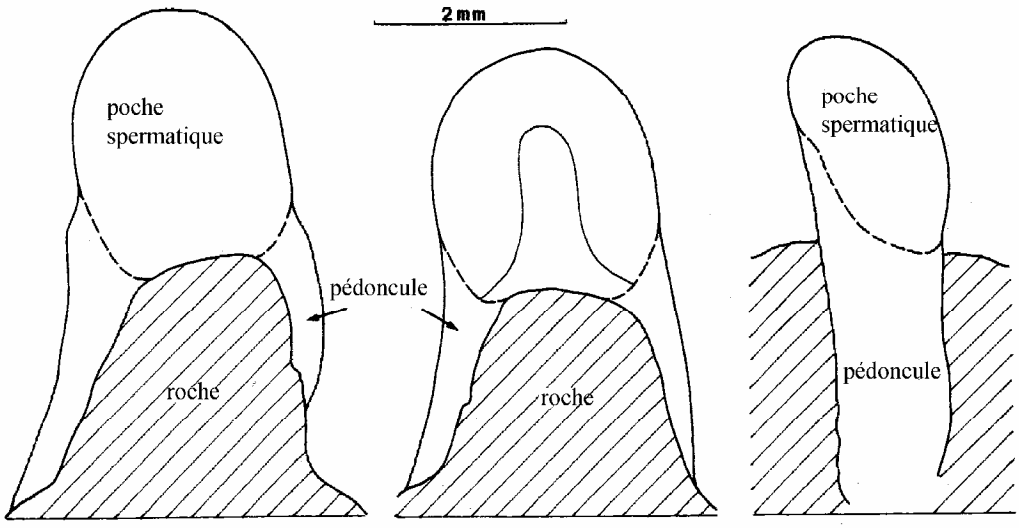


Figure 18 : Œufs de protée (d'après Vandel [58]).

mucilagineuse qui les entoure. Cette gangue s'imbibe d'eau après quelques heures et confère à l'œuf un diamètre définitif de 8 à 9 mm [19, 43].

Lors de cette ponte des substances chimiques sont produites et, véhiculées par l'eau, elles attirent la femelle vers sa ponte et dissuadent le reste de la population de s'approcher des œufs [15]. Briegleb en 1962 [4] avait signalé que les mâles recherchent leur ponte pour en consommer les œufs. Nous savons aujourd'hui que cela ne se produit que si les conditions d'élevage deviennent défavorables, si l'aquarium est de faible taille ou encore si la mère est dérangée ou manipulée et qu'elle abandonne ses œufs [15]. Parfois on peut observer le mâle monter la garde autour des œufs de sa femelle [2, 55]. Les femelles veillent leur ponte jusqu'à l'éclosion et chassent activement les quelques protées qui s'aventurent autour de la ponte. Avec de lents mouvements de la queue, elle crée un léger courant empêchant les particules argileuses de recouvrir les œufs [43, 55].

3- Développement et croissance :

3.1- Développement embryonnaire (Tableau 1 et 2) :

L'éclosion a lieu en moyenne après 100 jours +/- 5 jours de développement à 12°C, 100 jours +/- 10 jours à 9-10°C ou 100-130 jours à 11,6°C [16, 43]. La durée du développement est fonction de la température de l'eau, 16°C semble être la température optimale, proche de la température létale supérieure. Cette durée est exceptionnellement longue pour un urodèle [55].

Environ 50% des œufs éclosent [16] (Figure 19).

3.2- Développement larvaire (Tableau 2 et 3) :

La phase larvaire débute dès la percée de la larve de protée et l'éclosion de l'œuf. Les jeunes larves ont des mouvements de nage de courte durée puis reposent longuement sur le flanc [43]. La phase larvaire cesse à 110-120 jours à 11,6°C pour laisser place à la phase juvénile ou croissance.

Rapport-Gratuit.com

Figure 19 : Œuf de protée à l'éclosion (d'après Vandel [58]).

Les larves de protée sont étonnantes : alors que l'adulte est blanc ou rosé, et que l'œil dégénéré et enfoncé sous la peau est invisible, les larves nouveau-nées sont d'une couleur grisâtre, due à la présence de nombreuses cellules pigmentaires ou chromatophores sur la totalité du corps excepté la région ventrale. De plus, elles présentent un oeil noir très apparent [55, 58].

3.3- La croissance :

Cette phase débute par la résorption du vitellus, la prise de nourriture et le début de la vie active de l'animal [43].

Les branchies externes, la nageoire caudale impaire et la ligne latérale persistent. La pigmentation s'atténue pour disparaître vers 18 mois. L'œil reste visible jusqu'à l'âge de 2-3 ans puis il subit un arrêt de croissance ce qui entraîne sa réduction progressive chez l'adulte [55].

La croissance est tout d'abord relativement rapide après l'éclosion pour finalement devenir extrêmement lente chez le jeune et l'animal sub-adulte. Notons que le développement du protée présente des variations individuelles considérables [43].

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Tableau 1 : Développement embryonnaire et larvaire du protée jusqu'à la taille de 15 mm (d'après Durand [20]).

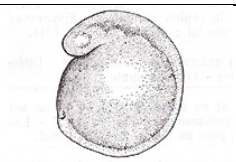
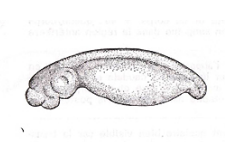
Taille moyenne (en mm)	Temps moyen (en jours) à 11,6°C	OBSERVATIONS	
Développement embryonnaire			
4-5	0-15	Segmentation totale et inégale de l'œuf – BLASTULA	
5-6	15-30	Gastrulation – Blastopore et bouchon vitellin –	
6-7	30-45	Neurulation – Formation de la plaque neurale puis rapprochement et fusion des bourrelets médullaires -	
7-8	45-50	Terme de la neurulation – Les bourrelets neuraux se soudent – Les sommites sont visibles – La tête se modèle -	
8-9	50-55	Apparition du bourgeon caudale et de la vésicule optique -	
9-10	55-60	Embryon recourbé en demi-cercle – Extension de la tête dont l'angle avec le corps est de 90° - Ebauche du pronephros et des bourgeons branchiaux –	
10-11	60-70	Le corps s'étire – l'angle de la tête et du tronc = 70° - Creusement d'une dépression pupillaire » - Différenciation de la région cardiaque – Epaisseur/longueur = 1/3,8 – Allongement du bourgeon caudal : queue :corps = 1/11 -	
11-13	70-80	Ebauche du membre antérieur – Les branchies externes se développent – Différenciation de la nageoire dorso-caudale impaire – Ligne latérale -	
13-15	80-90	Membre antérieur conique – L'angle de la tête et du tronc = 60° - La queue est dans l'axe du corps, queue/corps = 1/8 – Epaisseur/longueur = 1/ 4,5 – Les enveloppes de l'œuf s'amincissent – L'embryon peut se retourner dans l'œuf -	

Tableau 2 : Développement embryonnaire et larvaire du protée de la taille de 17 mm à 22 mm (d'après Durand [20]).

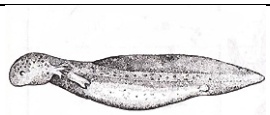
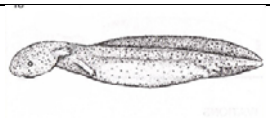
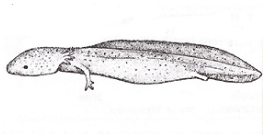
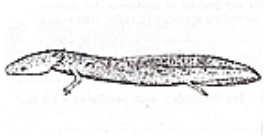
Taille moyenne (en mm)	Temps moyen (en jours) à 11,6°C	OBSERVATIONS	
17-18	100-110	Membre antérieur en palette – Début de l'apparition du pigment oculaire en demi-cercle – Extension des mélanophores sur la nageoire caudale et les flancs – Ramifications secondaires des branchies – Angla de la tête et du corps = 20° - queue/corps = ¼ - Circulation sanguine établie dans les régions postérieures et ventrales -	
18-19	110-115	Deux doigts au membre antérieur – Segment oculaire bien visible car la transparence des téguments au dessus de l'œil est maximale – La courbure de la tête disparaît – Irrigation vitelline – queue/corps = 1/3,6 -	
19-24	110-130	Eclosion : Les enveloppes de l'œuf se distendent et s'amincissent ; après plusieurs tentatives l'embryon réussit à les percer, puis à éclore.	
Phase larvaire du développement			
20	0-8	Bourgeon du membre postérieur – Branchies ramifiées, tête encore courte et comprimée, bouche non percée – Importantes réserves vitellines -	
21	8-16	Articulation du coude et 3ème doigt au membre antérieur – L'animal se soulève à 45° - Phototactisme négatif – queue/corps = 1/3,2 -	
22	16-24	La tête devient trapézoïdale – La bouche est percée et renferme des formations dentaires – L'œil est noir et circulaire – Au milieu apparaît la tache claire du cristallin -	

Tableau 3 : Développement embryonnaire et larvaire du protée de la taille de 23 mm à 40 mm (d'après Durand [20]).

Taille moyenne (en mm)	Temps moyen (en jours) à 11,6°C	OBSERVATIONS	
23-25	24-35	Le membre postérieur est conique – Le vitellus se résorbe – queue/corps demeure égal à 1/3,2 – Epaisseur/longueur = 1/9 – Les larves sont actives -	
27-30	50-70	Le membre postérieur est en forme de palette – La place de l'insertion de la nageoire impaire sur le dos recule – Le réflexe de marche apparaît – Epaisseur/longueur = 1/7,8 -	
30-33	70-90	Deux doigts au membre postérieur – Le vitellus est résorbé – Epaisseur/longueur = 1/9,8 -	
33-36	90-110	L'articulation de membre postérieur est fonctionnelle – Prise de nourriture – Epaisseur/longueur = 1/11,5 -	
36-40	110-120	Début de la phase juvénile - Epaisseur/longueur =1/12 – Allongement du corps – La tête est trapézoïdale, aplatie dorso-ventralement et pourvue d'un œil très visible -	

Conclusion

Ce travail regroupe les connaissances acquises jusqu'à ce jour sur la biologie du protée (*Proteus anguinus* Laurenti).

Connu par les paysans de la Carniole (actuelle Slovénie) depuis le XVII ème siècle, ce n'est qu'au cours du siècle dernier que les biologistes ont pu percer les secrets du protée. La mise en place d'un élevage a rendu l'expérimentation possible et permis de lever le voile sur cet animal.

Le protée est une relicte, un fossile vivant, qui présente un intérêt évolutif par les caractères primitifs qu'il porte, et un intérêt biologique par ses adaptations à la vie souterraine.

Mais malgré la grande avancée de ce siècle dernier sur la connaissance de la biologie du protée, des questions restent encore sans réponse. Finalement, seul un morceau du voile est levé sur cet animal, car n'oublions pas que toutes ces connaissances sont issues d'expérimentations menées en laboratoire. L'observation et l'étude du protée en milieu naturel étant impossible, certains comportements (comme par exemple les remontées nocturnes des protées à la surface) ne peuvent être étudiés et donc expliqués. Le protée garde donc une part de mystère que la science et les biologistes n'ont pu à ce jour élucider.

Références bibliographiques

1. AELLEN V, STRINATI P. *Guide des grottes d'Europe occidentale.* Paris : Delachaux & Niestlé, 1975, 316p.

2. Arkive. *Image of life on earth.* [en-ligne].Mise à jour le 20 Avril 2004. [http://www.arkive.org/species/GES/amphibians/Proteus_anguinus/more_info.html], (consulté le 16 Juin 2004).

3. BOUQUEREL H, VALET JP. Is the blind cave salamander *Proteus anguinus* equiped for magnetic orientation?. *Geophysical Research Abstracts,* 2003, **5**, 6833.

4. BRIEGLEB W. Zur Biologie und Onkologie des Grottenolms (*Proteus anguinus* Laur. 1768). *Z. Morph. Okol. Tiere,* 1962, **51**, 271-334.

5. BULOG B. Differentiation and degeneration of *Proteus anguinus*. *Mém. Biospéol.*, 1995, **XXII**, 1-5.

6. CHANOINE C, DURAND J. Thyroïde, hormones thyroïdiennes et récepteurs aux hormones thyroïdiennes chez *Proteus anguinus* Laur. : Le problème de la néoténie obligatoire. *Mém. Biospéol.*, 1996, **XXIII**, 27-31.

7. CHAUVIN M. von. Die Art der Fortpflanzung des *Proteus anguinus*. *Zeit. f. wiss. Zool.*, 1883, **38**, 330-332.

8. CHEVALIER J., GHEERBRANT A. *Dictionnaire des symboles.* 2nde éd. Paris : Robert Laffont S.A et Jupiter, 1982, 1060p.

9. CHRIS B. Variation of chemical communication as a function of age in *Proteus anguinus*, a cavernicolous urodele. *Mém. Biospéol.*, 1997, **XXIV**, 151-156.

10. DE CONFIGLIACHI P, RUSCONI M. *Del Proteo anguino di LAURENTI Monografia.* Pavia, 1819, 119p.

11. Divernet. *Weird or what ?.* [en-ligne]. Mise à jour le 9 Octobre 1998. [http://www.divernet.com/biolog/prote997.htm], (consulté le 16 Juin 2004).

12. DOLIVO-DOBROVOLSKY V. L'anatomie du crâne du Protée. *Arch. Zool. exp. génér.*, 1922, **61**, 1-3.

13. DUBOIS R. Sur la perception des radiations lumineuses par la peau chez les Protées aveugles des grottes de la Carniole. *Compt. Rend. Ac. Sc. Paris,* 1890, **CX**, 358-361.

14. DUCKECK L. *P.A-Olm.* [en-ligne]. Mise à jour le 22 Août 2004. [http://www.showcaves.com/english/explain/Biology/ProteusAnguinus.html], (consulté le 24 Août 2004).

15. DURAND JP, BOUILLON M, PARZEFALL J. Réponse de *Proteus anguinus* L., amphibien cavernicole, à des stimuli provenant de la ponte. *Mém. Biospéol.*, 1983, **X**, 395-399.

16. DURAND JP. Amphibia. *In:* JUBERTHIE C, DECU V, editors. *Encyclopedia Biospeologica II.* Éd. Sté de biospéologie, 1998, 1215-1243.

17. DURAND JP. Données et hypothèses sur l'évolution des Proteidae. *Bull. Soc. Zool.*, 1983, **4**, 617-630.

18. DURAND JP. *Le Protée, un cavernicole qui se débrouille fort bien.* Moulis : JP Durand, 2000, 4p.

19. DURAND JP. Recherches sur l'appareil visuel du Protée. *Ann. Spéléol.*, 1971, **XXVI**, 497-825.

20. DURAND JP. Structures de l'œil et de ses annexes chez la larve de *Proteus anguinus*. *C. R. Acad. Sci.*, 1963, **CCLV**, 286-288.

21. ENGELKE S, PARZEFALL J. Prey choice behaviour in the blind *Proteus anguinus* (*Proteidae*) in comparison to the facultative cave dweller *Euproctus asper* (*Salamandridae*). *Mém. Biospéol.,* 1995, **XXII**, 21-24.

22. GADEAU DE KERVILLE H. Note sur un Protée anguillard (*Proteus anguinus* Laur.) ayant vécu huit ans sans aucune nourriture. *Bull. Soc. Zool. Fr.,* 1926, **51**, 81-84.

23. GOTTSTEIN MATOCEC S. An overview of the cave and intestinal biota of Croatia. *Nat. Croat.,* 2002, **11**, 1-112.

24. GUILLAUME O, DURAND J, JUBERTHIE C. Spermatophores of *Proteus anguinus* (Caudata, Proteidae) and *Euproctus asper* (Caudata, Salamandridae). *Mém. Biospéol.,* 1999, **XXVI**, 25-28.

25. GUILLAUME O. Development of the cloacal glands in *Proteus anguinus* (Caudata, Proteidae). *Mém. Biospéol.,* 1996, **XXIII**, 33-36.

26. GUILLAUME O. Importance des communications chimiques dans le comportement social des urodèles cavernicoles, comparaison entre un cavernicole strict (*Proteus anguinus* L., Proteidae) et un cavernicole facultatif (*Euproctus asper* D., Salamandridae). *Bull. Soc. Zool. Fr.,* 2002, **127**, 263-272.

27. GUILLAUME O. Role of chemical communication and behavioural interactions among conspecifics in the choice of shelters by the cave-dwelling salamander *Proteus anguinus* (Caudata, Proteidae). *Can. J. Zool.,* 2000, **78**, 167-173.

28. GUILLAUME O. The ventral skin glands, new additional cloacal glands in *Proteus anguinus* (Caudata, Proteidae). II. Male. *Acta Zoologica,* 2000, **81**, 223-234.

29. HAWES R.S. On the Eyes and Reactions to Light of *Proteus anguinus*. *Quart. Jour. Micros. Sc.,* 1946, **LXXXVI**, 1-53.

30. HECHT M.K, EDWARDS J.L. The determination of parallel or monophyletic relationship: the proteid salamanders. A test case. *Amer. Natur.,* 1976, **110**, 653-677.

31. HERVANT F, MATHIEU J, DURAND JP. Metabolism and circadian rythms of the European blind cave salamander *Proteus anguinus* and a tygfacultative cave dweller, the Pyrenean newt (*Euproctus asper*). *Can. J. Zool.,* 2000, **78**, 1427-1432.

32. HERVANT F. *et al.* Metabolism of cave and surface salamanders. *Nat. Croat.,* 2001, **10**(3), 141-152.

33. HODALIC A. *Mysterious rules of the Karst darkness.* [en-ligne]. Mise à jour le 18 Mai 1997. [http://www2.arnes.si/~ljjama4/proteus.htm], (consulté le 16 Juin 2004).

34. ISTENIC L, BULOG B. Some evidence for the ampullary organs in the european cave salamander. *Cell & tissue research.,* 1984, **235**, 393-402.

35. JARVIK E. *Théories de l'évolution des vertébrés reconsidérées à la lumière des récentes découvertes sur les vertébrés inférieurs.* Paris : Masson, 1960, 49p.

36. JUBERTHIE C, DURAND J, DUPUY M. La reproduction des Protées (*Proteus anguinus*) : bilan de 35 ans d'élevage dans les grottes-laboratoires de Moulis et d'Aulignac. *Mém. Biospéol.,* 1996, **XXIII**, 53-56.

37. JUBERTHIE C. Service d'élevage des Protées, laboratoire souterrain du C.N.R.S. *Mém. Biospéol.*, 1991, **XVIII**, 315-318.

38. KAMMERER P. Experimente über Fortpflanzug, Farbe, Augen und Körperreduktion bei *Proteus anguinus* Laurenti. *Arch. Entw. Meeh.,* 1912, **33**, 348-461.

39. KLETECKI E, JALZIC B, RADA T. Distribution of the Olm (*Proteus anguinus*, Laurenti) in Croatia. *Mém. Biospéol.*, 1996, **XXIII**, 227-231.

40. LAMARCK JB. *Philosophie Zoologique.* 2nd ed. Paris: F. Savy, 1873, 2 vol, 331p.

Rapport-Gratuit.com

41. LAURENTI JN. *Synopsis Reptilium.* 2nd ed. Amsterdam : ASHER & Co, 1966, 214p.

42. MAGNAN G, DURAND J. New data on the thyroidian endocrine system of *Proteus* (Proteus *anguinus L.*). *Mém. Biospéol.,* 1996, **XXIII**, 17-25.

43. MARCHE C. *Le Protée (Proteus anguinus Laurenti 1768).Recherches morphologiques et comparatives sur l'appareil hyobrachial.* Thèse Med. Vét., Toulouse, 1976, n°77, 100p.

44. MEUNIER M. *Recherches morphologiques et comparatives sur le développement de l'appareil olfactif du Protée.* Thèse Méd. Vét., Toulouse, 1984, n°103, 70p.

45. RICHARD PB, PARZEFALL J, DURAND J. Communication chimique chez deux *Proteidae, Proteus anguinus* et *Necturus maculosus*. Premiers résultats. *Bull. Soc. Zool. Fr.,* 1982, **107**, 597-605.

46. RONSIN R. *Recherches morphologiques et comparatives sur le développement du système de la ligne latérale chez le Protée. II. La ligne latérale céphalique.* Thèse Méd. Vét., Toulouse, 1985, n°122, 138p.

47. SALES A. *Recherches morphologiques et comparatives sur le développement du système acoustico latéral du Protée. I. La « ligne latérale postérieure » ou ligne latérale troncale.* Thèse Med. Vét., Toulouse, 1983, n°101, 95p.

48. SCHLEGEL PA. Magnetic orientation in *Proteus*. *Mém. Biospéol.,* 1996, **XXIII**, 5-16.

49. SCHMIDT J. *Dictionnaire de la mythologie grecque et romaine.* 2nde ed. Paris : Références Larousse, 1993, 221p.

50. SCHREIBERS C.H. A historical and anatomical description of a doubtful Amphibien animal of Germany called by Laurenti *Proteus anguinus*. *Philosophical Transactions Roy. Soc. Lon.,* 1801, 91.

51. SKET B. Distribution of Proteus (Amphibia: Urodela: Proteidae) and its possible explanation. *Journal of Biogeography,* 1997, **24**, 263-280.

52. The 1911 edition encyclopedia. *Online classic encyclopedia.* [en-ligne]. Mise à jour le 15 Janvier 2003. [http://www.36.1911ancyclopedia.org/P/PR/PROTEUS.htm], (consulté le 16 Juin 2004).

53. UIBLEIN F, PARZEFALL J. Does the cave salamander *Proteus anguinus* detect mobile prey by mechanical cues?. *Mém. Biospéol.*, 1993, **XX**, 261-264.

54. VAN DER MEIJDEN A, MAHONEY MJ. *Istria on the net.* [en-ligne]. Mise à jour le 11 Mai 2004. [http://www.istrianet.org/istria/fauna/amphibians/proteus-amphibiaweb.htm], (consulté le 16 Juin 2004).

55. VANDEL A, BOUILLON M. Le Protée et son intérêt biologique. *Ann. Spéléol.*, 1959, **XIV**, 111-127.

56. VANDEL A. *Biospéologie - La biologie des animaux cavernicoles.* Paris, 1964, 619p.

57. VANDEL A. Le Protée et sa place dans l'embranchement des Vertébrés. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 1966, **91**, 171-178.

58. VANDEL A. *Les activités du laboratoire souterrain du C.N.R.S.* Paris, 1962, 27p.

59. ZELLER E. Über die Larve des *Proteus anguinus*. *Zool. Anz.*, 1888, **11**, 570-572.

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

LE PROTEE (*PROTEUS ANGUINUS* LAURENTI 1768) : HISTORIQUE, MYTHOLOGIE, BIOLOGIE ET UTILISATION EN EXPERIMENTATION

NOM : MENAGE
Prénom : Ségolène

RESUME : Le protée, amphibien urodèle troglobie de la famille des *Proteidae*, est connu depuis le XVII^{ème} siècle. JN Laurenti lui donne en 1768 le nom de *Proteus anguinus*, en rapport au personnage mythologique de Protée, gardien du troupeau de Poséidon. La construction en 1948 d'une grotte-laboratoire du C.N.R.S à Moulis (Ariège) et la réussite d'un élevage de protées ont permis l'extension des connaissances sur la biologie de cet animal. Le protée présente un état néoténique permanent, il ne subit jamais de métamorphose. Son existence remonte à l'époque tertiaire. Il vit dans les eaux souterraines du Karst (Italie, Slovénie, Croatie, Bosnie-Herzégovine) et se nourrit de larves d'insectes, de lombrics, de crustacés cavernicoles mais aussi de l'argile et du limon des grottes. Son métabolisme ralenti est soustrait aux rythmes circadiens, sa respiration est branchiale et parfois cutanée. Une importante communication chimique intervient au niveau du comportement social, de la reproduction et de la prédation. Sa reproduction est ovipare. Le protée est une espèce protégée car menacée de disparition.
Mots clés : protée (*Proteus anguinus* Laurenti)- Amphibien- Amphibien urodèle- néoténie- biologie- cavernicole- troglobie- grotte-laboratoire C.N.R.S-

JURY :
Président : Pr.
Directeur : Dr. MAILLARD
Assesseur : Dr. MAILHAC

Adresse de l'auteur :
147 rue de la gare
95120 ERMONT
FRANCE

THE OLM (*PROTEUS ANGUINUS* LAURENTI 1768): HISTORY, MYTHOLOGY, BIOLOGY AND EXPERIMENTAL USE

SURNAME : MENAGE
Given name: Ségolène

SUMMARY: The olm, troglobitic Amphibian Urodele from the *Proteidae* family, has been known since the XVIIth century. JN Laurenti called him in 1768 *Proteus anguinus*, refering to myhtological figure of Proteus, shepherd to Poseidon's flocks. In 1948, the building of a subterranean laboratory of the C.N.R.S in Moulis (France) and the success of the P*roteus* breeding program has allowed the increase of the olm's biological knowledges. This animal is in a neotenic state, and metamorphosis never happens. It is existing since the Tertiary. It lives in the Karstic hydrographic subterranean system (Italia, Slovenia, Croatie, Bosnia-Herzegovina) and feeds with insect larvae, lumbricus, cavernicolous crustaceans but also with the cave's clay and limon. It shows a reduced standard metabolic rate, and lacked circadian periodicities of activity or metabolism. It has a branchial breathing, and sometimes a cutaneous breathing. An important chemical communication steps in its prey choice and also in its social and breeding behaviour. It has an oviparous reproduction. The olm is protected by law as a threatened species.

Keywords : olm (*Proteus anguinus* Laurenti)- Amphibia- Amphibia Urodele- neotenic state- biology-cavernicolous- troglobitic- subterranean laboratory of the C.N.R.S-

JURY :
President : Pr.
Director : Dr. MAILLARD
Assessor : Dr. MAILHAC

Author's address:
147 rue de la gare
95120 ERMONT
FRANCE