

## **CAMPUS VÉTÉRINAIRE DE LYON**

Année 2022 - Thèse n° 113

# **HISTOIRE DE VIE ET ENJEUX DE CONSERVATION DES CHONDRICHTHYENS, EXEMPLE DE LA RAIE PASTENAGUE VIOLETTE (*PTEROPLATYTRYGON VIOLACEA*)**

## **THÈSE**

Présentée à l'Université Claude Bernard Lyon 1  
(Médecine – Pharmacie)

Et soutenue publiquement le 2 décembre 2022  
Pour obtenir le titre de Docteur Vétérinaire

Par

JACQUIER Marie



## **CAMPUS VÉTÉRINAIRE DE LYON**

Année 2022 - Thèse n° 113

# **HISTOIRE DE VIE ET ENJEUX DE CONSERVATION DES CHONDRICHTHYENS, EXEMPLE DE LA RAIE PASTENAGUE VIOLETTE (*PTEROPLATYTRYGON VIOLACEA*)**

## **THÈSE**

Présentée à l'Université Claude Bernard Lyon 1  
(Médecine – Pharmacie)

Et soutenue publiquement le 2 décembre 2022  
Pour obtenir le titre de Docteur Vétérinaire

Par

JACQUIER Marie



## Liste des enseignants du campus vétérinaire de Lyon (14-09-2022)

Pr	ABITBOL	Marie	Professeur
Dr	ALVES-DE-OLIVEIRA	Laurent	Maître de conférences
Pr	ARCANGIOLI	Marie-Anne	Professeur
Dr	AYRAL	Florence	Maître de conférences
Dr	BECKER	Claire	Maître de conférences
Dr	BELLUCCO	Sara	Maître de conférences
Dr	BENAMOU-SMITH	Agnès	Maître de conférences
Pr	BENOIT	Etienne	Professeur
Pr	BERNY	Philippe	Professeur
Pr	BONNET-GARIN	Jeanne-Marie	Professeur
Dr	BOURGOIN	Gilles	Maître de conférences
Dr	BRUTO	Maxime	Maître de conférences
Dr	BRUYERE	Pierre	Maître de conférences
Pr	BUFF	Samuel	Professeur
Pr	BURONFOSSE	Thierry	Professeur
Dr	CACHON	Thibaut	Maître de conférences
Pr	CADORÉ	Jean-Luc	Professeur
Pr	CALLAIT-CARDINAL	Marie-Pierre	Professeur
Pr	CHABANNE	Luc	Professeur
Pr	CHALVET-MONFRAY	Karine	Professeur
Dr	CHAMEL	Gabriel	Maître de conférences
Dr	CHETOT	Thomas	Maître de conférences
Dr	DE BOYER DES ROCHES	Alice	Maître de conférences
Pr	DELIGNETTE-MULLER	Marie-Laure	Professeur
Pr	DJELOUADJI	Zorée	Professeur
Dr	ESCRIOU	Catherine	Maître de conférences
Dr	FRIKHA	Mohamed-Ridha	Maître de conférences
Dr	GALIA	Wessam	Maître de conférences
Pr	GILOT-FROMONT	Emmanuelle	Professeur
Dr	GONTHIER	Alain	Maître de conférences
Dr	GREZEL	Delphine	Maître de conférences
Dr	HUGONNARD	Marine	Maître de conférences
Dr	JOSSON-SCHRAMME	Anne	Chargé d'enseignement contractuel
Pr	JUNOT	Stéphane	Professeur
Pr	KODJO	Angeli	Professeur
Dr	KRAFFT	Emilie	Maître de conférences
Dr	LAABERKI	Maria-Halima	Maître de conférences
Dr	LAMBERT	Véronique	Maître de conférences
Pr	LE GRAND	Dominique	Professeur
Pr	LEBLOND	Agnès	Professeur
Dr	LEDOUX	Dorothée	Maître de conférences
Dr	LEFEBVRE	Sébastien	Maître de conférences
Dr	LEFRANC-POHL	Anne-Cécile	Maître de conférences
Dr	LEGROS	Vincent	Maître de conférences
Pr	LEPAGE	Olivier	Professeur
Pr	LOUZIER	Vanessa	Professeur
Dr	LURIER	Thibaut	Maître de conférences
Dr	MAGNIN	Mathieu	Maître de conférences
Pr	MARCHAL	Thierry	Professeur
Dr	MOSCA	Marion	Maître de conférences
Pr	MOUNIER	Luc	Professeur
Dr	PEROZ	Carole	Maître de conférences
Pr	PIN	Didier	Professeur
Pr	PONCE	Frédérique	Professeur
Pr	PORTIER	Karine	Professeur
Dr	POUZOT-NEVORET	Céline	Maître de conférences
Pr	PROUILLAC	Caroline	Professeur
Pr	REMY	Denise	Professeur
Dr	RENE MARTELLET	Magalie	Maître de conférences
Pr	ROGER	Thierry	Professeur
Dr	SAWAYA	Serge	Maître de conférences
Pr	SCHRAMME	Michael	Professeur
Pr	SERGENTET	Delphine	Professeur
Dr	TORTEREAU	Antonin	Maître de conférences
Dr	VICTONI	Tatiana	Maître de conférences
Pr	VIGUIER	Eric	Professeur
Dr	VIRIEUX-WATRELOT	Dorothée	Chargé d'enseignement contractuel
Pr	ZENNER	Lionel	Professeur



## Remerciements au jury

**À Monsieur le Professeur François MION,**

De l'Université Claude Bernard Lyon 1, Faculté de médecine de Lyon,  
Pour m'avoir fait l'honneur d'accepter la présidence de mon jury de thèse,  
Pour le temps que vous m'avez accordé,  
Hommages respectueux.

**À Madame la Docteure Emmanuelle GILOT-FROMONT**

De VetAgroSup, Campus vétérinaire de Lyon,  
Pour m'avoir accompagné et conseillé tout au long de ce sujet de thèse,  
Pour votre encadrement, votre aide et votre bienveillance,  
Mes sincères remerciements.

**À Madame la Docteure Magalie RENE MARTELLET**

De VetAgroSup, Campus vétérinaire de Lyon,  
Pour avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse,  
Mes sincères remerciements.







# Table des matières

<b>TABLE DES ANNEXES</b> .....	<b>13</b>
<b>TABLE DES FIGURES</b> .....	<b>15</b>
<b>LISTE DES ABREVIATIONS</b> .....	<b>19</b>
<b>GLOSSAIRE</b> .....	<b>21</b>
<b>INTRODUCTION</b> .....	<b>29</b>
<b>PARTIE I. HISTOIRE EVOLUTIVE ET STRUCTURES IMPLIQUEES DANS LA REALISATION DU CYCLE DE VIE DE PTEROPLATYTRYGON VIOLACEA</b> .....	<b>31</b>
I/ PHYLOGENIE ET CLASSIFICATION DE <i>PTEROPLATYTRYGON VIOLACEA</i> .....	31
A/ <i>Des Placodermes aux raies : histoire évolutive des Chondrichthyens</i> .....	31
B/ <i>Les difficultés de classification rencontrées</i> .....	32
C/ <i>La taxonomie de Pteroplatytrygon violacea</i> .....	33
II/ MORPHOLOGIE ET ANATOMO-PHYSIOLOGIE DES STRUCTURES IMPLIQUEES DANS LA REALISATION DES FONCTIONS MAJEURES DU CYCLE DE VIE DE <i>PTEROPLATYTRYGON VIOLACEA</i> .....	35
A/ <i>Apparence de Pteroplatytrygon violacea</i> .....	35
1. Caractéristiques morphométriques.....	36
1.1. Repères anatomiques de mesures chez les raies de la famille des Dasyatidés .....	36
1.2. Taille et poids de <i>Pteroplatytrygon violacea</i> .....	36
2. Le squelette .....	37
2.1. Le tégument et les écailles placoides .....	37
2.2. Les aiguillons de la famille des Dasyatidés .....	38
B/ <i>La locomotion et la navigation chez les raies</i> .....	39
1. Les structures anatomiques impliquées dans la locomotion .....	39
1.1. La colonne vertébrale .....	39
1.2. Les nageoires pectorales et pelviennes .....	40
1.3. Les ceintures thoracique et pelvienne.....	42
2. La physiologie de la locomotion .....	42
2.1. Le type de locomotion chez <i>Pteroplatytrygon violacea</i> .....	42
2.2. Les structures impliquées dans le mouvement .....	43
3. Le système électrosensoriel, implications dans l'orientation et la navigation .....	44
3.1. Présentation morpho-anatomique et physiologique du système électrosensoriel .....	44
3.2. Des mécanismes d'orientation dans l'océan encore incertains .....	47
C/ <i>L'alimentation</i> .....	48
1. Les structures anatomiques impliquées dans l'alimentation .....	48
1.1. Le tube digestif antérieur : préhension de la nourriture .....	48
1.1.1. Les mâchoires et les lèvres .....	48
1.1.2. Les dents .....	49
1.1.3. Morphologie de la face ventrale de la tête chez <i>Pteroplatytrygon violacea</i> .....	51
1.2. L'œsophage et l'estomac.....	51
1.3. L'intestin .....	51
2. Les sens impliqués dans la détection et la capture des proies .....	53
2.1. Le système visuel .....	53
2.1.1. Les structures anatomiques.....	54
2.1.2. Rôle dans la détection des proies .....	55
2.2. Écomorphologie de l'organe olfactif : une chimioréception longue distance .....	55
2.3. Les systèmes mécanosensoriels et électrosensoriels .....	55
2.3.1. Les structures anatomiques.....	56
a) La ligne latérale mécano-sensorielle au sens strict.....	56
b) Les organes à fosses.....	58
c) La mécanosensibilité cutanée .....	59
2.3.2. Rôle dans la détection des proies .....	59
3. La physiologie de la digestion.....	60

<i>D/ La reproduction</i> .....	61
1. Les structures anatomiques impliquées dans la reproduction.....	61
1.1. Le système reproducteur femelle.....	61
1.1.1. Les ovaires .....	61
1.1.2. La glande oviducale.....	62
1.1.3. L'oviducte ou utérus postérieur.....	62
1.2. Le système reproducteur mâle.....	63
1.2.1. Les testicules.....	63
1.2.2. Les ptérygopodes.....	64
1.2.3. Les glandes alcalines et la glande de Leydig .....	65
2. La détection des partenaires .....	66
3. La diversité reproductive.....	66
3.1. Évolution des modes de reproduction chez les Chondrichthyens.....	66
3.2. La physiologie de la reproduction chez <i>Pteroplatytrygon violacea</i> .....	68
<b>PARTIE II. LIENS ENTRE L'ÉCOLOGIE ET LA PHYSIOLOGIE DE <i>PTEROPLATYTRYGON VIOLACEA</i></b> .....	<b>71</b>
I/ UNE ÉCOLOGIE UNIQUE DANS LA FAMILLE DES DASYATIDES .....	71
A/ <i>L'écologie spatiale d'une espèce majoritairement pélagique</i> .....	71
1. Aire de répartition et habitat .....	71
1.1. Une espèce circumglobale épipélagique .....	71
1.2. ... et parfois benthopélagique et côtière .....	73
2. L'écologie du mouvement .....	74
2.1. Les moteurs des migrations annuelles de <i>Pteroplatytrygon violacea</i> .....	74
2.1.1. Les ressources alimentaires .....	74
2.1.2. Une étape importante du cycle de vie, la reproduction .....	74
a) Dans des eaux de surface plus chaudes ... ..	74
b) ... ou vers des zones de ressources alimentaires .....	75
2.2. Les mouvements verticaux dans la colonne d'eau .....	76
3. Estimation de l'abondance des populations.....	77
B/ <i>L'alimentation</i> .....	77
1. Le régime alimentaire.....	77
1.1. Des proies majoritairement pélagiques ... ..	77
1.2. ... mais également benthopélagiques voire côtières .....	79
2. Le comportement alimentaire.....	79
3. Une évolution au cours de l'ontogénie .....	80
4. Le niveau trophique et les rôles dans l'écosystème .....	80
4.1. Les prédateurs de <i>Pteroplatytrygon violacea</i> .....	80
4.2. Rôles des Élasmobranches et de <i>Pteroplatytrygon violacea</i> dans la structuration des réseaux trophiques..	81
C/ <i>La reproduction</i> .....	83
1. Le comportement reproducteur.....	83
2. Taille et âge de maturité sexuelle.....	84
3. Le cycle reproducteur et la fécondité.....	84
3.1. Une saisonnalité de la reproduction non prouvée .....	84
3.2. Nombre de petits par portée.....	86
4. Taille à la naissance et taux de croissance.....	86
4.1. Taille et morphologie à la naissance.....	86
4.2. Croissance et mortalité juvénile .....	86
5. Sexe ratio .....	87
5.1. Des embryons .....	87
5.2. Des adultes .....	87
6. Espérance de vie.....	87
D/ <i>Traits d'histoire de vie, dynamiques des populations et conséquences sur la vulnérabilité</i> .....	88
1. Traits d'histoire de vie et stratégies évolutives .....	88
2. Modèles de dynamiques des populations .....	89
II/ ÉCOPHYSIOLOGIE .....	91
A/ <i>L'écophysiologie, une discipline à la croisée de l'écologie et de la physiologie</i> .....	91
B/ <i>Écologie sensorielle</i> .....	91

1. Spécificité sensorielle et écologie spatiale .....	91
2. Utilisation de l'habitat .....	91
3. Évolution conjointe du régime alimentaire et du système électrosensoriel au cours du développement .....	92
<i>C/ Métabolisme et dépenses énergétiques.....</i>	<i>92</i>
<i>D/ Écomorphologie et morphophysiologie de la locomotion.....</i>	<i>93</i>
<i>E/ Écophysiologie des systèmes sensoriels .....</i>	<i>94</i>
<b>PARTIE III. MENACES, ENJEUX DE CONSERVATION ET PERSPECTIVES DE PROTECTION DES CHONDRICHTHYENS ET PLUS SPECIFIQUEMENT DE <i>PTEROPLATYTRYGON VIOLACEA</i>.....</b>	<b>97</b>
<b>I/ MENACES SUBIES PAR LES CHONDRICHTHYENS ET RISQUE D'EXTINCTION AU XXI<sup>ÈME</sup> SIECLE .....</b>	<b>97</b>
<i>A/ Des menaces avec des répercussions sur le statut de conservation des Chondrichthyens .....</i>	<i>97</i>
1. Statut de conservation des espèces .....	97
2. La surexploitation .....	99
2.1. Indice de vulnérabilité intrinsèque et risque d'extinction .....	99
2.2. État de menace des Chondrichthyens par l'exploitation .....	101
3. Trois causes aggravantes majeures .....	103
4. Les autres menaces .....	106
<i>B/ Les menaces décrites chez <i>Pteroplatytrygon violacea</i> .....</i>	<i>106</i>
1. Espèce majeure des captures accidentelles lors des pêches.....	106
1.1. Les techniques de pêche utilisées dans l'aire de répartition de <i>Pteroplatytrygon violacea</i> .....	106
1.1.1. La pêche à la palangre pélagique.....	106
1.1.2. Les filets maillants dérivants.....	106
1.1.3. La pêche à la senne coulissante .....	107
1.1.4. Le chalut de fond et le chalut pélagique .....	107
1.2. Les pêcheries qui touchent <i>Pteroplatytrygon violacea</i> .....	107
1.2.1. Évolution de son occurrence dans les prises accessoires .....	107
1.2.2. Des manipulations à bord des bateaux coûteuses pour l'espèce .....	108
1.2.3. Un rejet des individus à la mer qui n'est pas sans conséquences .....	109
1.3. Une espèce de faible valeur commerciale ? .....	109
2. Impacts du réchauffement climatique .....	110
3. Impacts de la pollution .....	111
4. Bilan : état de conservation de <i>Pteroplatytrygon violacea</i> .....	111
<b>II/ LES MESURES DE PROTECTION .....</b>	<b>112</b>
<i>A/ Les mesures de conservation et de protection actuelles.....</i>	<i>112</i>
1. Limiter la surexploitation et promouvoir une pêche durable .....	112
1.1. Les outils législatifs nationaux et internationaux .....	112
1.1.1. La Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction.....	112
1.1.2. La Convention sur les espèces migratrices .....	112
1.1.3. Le plan d'action international pour la conservation et la gestion des requins .....	113
1.1.4. La Convention de Barcelone .....	114
1.2. Mise en place de quotas de pêche et restrictions des débarquements .....	115
1.3. Diminuer la mortalité due aux captures accidentelles .....	115
1.3.1. Augmenter la sélectivité des pêcheries .....	116
1.3.2. Diminuer le taux de parturitions induites .....	117
1.3.3. Repousser les espèces non ciblées .....	118
1.4. Les aires marines protégées .....	118
2. La sécurité alimentaire mondiale, un facteur majeur en faveur de la protection des Chondrichthyens .....	120
3. <i>Pteroplatytrygon violacea</i> , une espèce non protégée.....	120
<i>B/ Les perspectives de recherche afin d'améliorer les moyens de protection et de conservation de Chondrichthyens .....</i>	<i>121</i>
1. Retracer l'histoire de vie à partir de l'étude de la minéralisation vertébrale.....	121
2. Améliorer nos connaissances sur les systèmes sensoriels pour comprendre et diminuer l'impact de nos activités anthropiques .....	122
3. Enjeux des études liées à l'écologie du mouvement .....	123
4. Intégrer les résultats de l'écophysiologie dans les stratégies de conservation.....	124
5. D'une gestion spécifique vers une gestion écosystémique .....	124

<b>CONCLUSION .....</b>	<b>127</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE .....</b>	<b>131</b>
<b>ANNEXES .....</b>	<b>149</b>

## Table des annexes

ANNEXE 1 : CARACTERISTIQUES TAXONOMIQUES DES CHONDRICHTHYENS AUX BATOÏDES .....	149
ANNEXE 2 : COMPLEMENTS SUR L'ANATOMIE DES CHONDRICHTHYENS.....	151
ANNEXE 3 : COMPLEMENTS SUR LA MORPHOLOGIE DES BATOÏDES .....	171
ANNEXE 4 : COMPLEMENTS SUR LA PHYSIOLOGIE DES CHONDRICHTHYENS .....	175
ANNEXE 5 : OBJECTIFS D'AICHI ET PLAN STRATEGIQUE POUR LA DIVERSITE BIOLOGIQUE 2011-2020 .....	183
ANNEXE 6 : FICHE DE SYNTHESE SUR <i>PTEROPLATYTRYGON VIOLACEA</i> .....	185



# Table des figures

FIGURE 1 : FRISE DES TEMPS GEOLOGIQUES ET PRINCIPALES DATES DE L'HISTOIRE EVOLUTIVE DES RAIES .....	31
FIGURE 2 : ILLUSTRATIONS DES TROIS AUTRES ESPECES DE LA FAMILLE DES DASYATIDES POUVANT ETRE CONFONDUES AVEC <i>PTEROPLATYTRYGON VIOLACEA</i> .....	35
FIGURE 3 : REPERES ANATOMIQUES DE MESURES CHEZ LES RAIES PASTENAGUES.....	36
FIGURE 4 : DISTRIBUTION DES LARGEURS DE DISQUE (DW) CHEZ DES MALES (NOIR) ET DES FEMELLES (BLANC) DE <i>PTEROPLATYTRYGON VIOLACEA</i> CAPTURES EN 2009 ET 2014 DANS L'ATLANTIQUE SUD-OUEST.....	37
FIGURE 5 : MICROGRAPHIE ELECTRONIQUE A BALAYAGE MONTRANT LES ECAILLES PLACOÏDES D'UN SPECIMEN DE PRISTIURE A BOUCHE NOIRE, <i>GALEUS MELANOSTOMOUS</i> .....	38
FIGURE 6 : COMPARAISON DE L'APPARENCE VISUELLE ET DE LA COULEUR DE <i>PTEROPLATYTRYGON VIOLACEA</i> , VIVANTE (A) ET APRES CAPTURE (B).....	38
FIGURE 7 : RADIOGRAPHIE D'UNE NAGEOIRE PECTORALE DE RAIE MOURINE AMERICAINE, <i>RHINOPTERA BONASUS</i> .....	40
FIGURE 8 : DISQUE PECTORAL (TRAIT NOIR) D'UNE RAIE FORME PAR LA FUSION DES NAGEOIRES PECTORALES AVEC LA TETE ET LE TRONC.....	41
FIGURE 9 : ILLUSTRATION DE LA MORPHOLOGIE DE LA FACE DORSALE DE LA TETE DE <i>PTEROPLATYTRYGON VIOLACEA</i> .....	41
FIGURE 10 : SCHEMATISATION D'UN SQUELETTE DE RAIE EN VUE LATERALE .....	42
FIGURE 11 : SECTION TRANSVERSALE DES FIBRES MUSCULAIRES ROUGES ET BLANCHES AU NIVEAU D'UNE NAGEOIRE PECTORALE DE RAIE PASTENAGUE AMERICAINE, <i>HYPANUS AMERICANUS</i> .....	44
FIGURE 12 : REPRESENTATION D'UNE SEULE AMPOULE DE LORENZINI D'UNE RHINOBATIDE, <i>APTYCHOTREMA ROSTRATA</i> .....	45
FIGURE 13 : SCHEMATISATION DE L'AGENCEMENT DES PORES VENTRAUX ET DORSAUX DU SYSTEME ELECTROSENSORIEL CHEZ TROIS ESPECES DE RAIES.....	46
FIGURE 14 : SCHEMATISATION DE L'ARC MANDIBULAIRE DROIT DE <i>PTEROPLATYTRYGON VIOLACEA</i> .....	48
FIGURE 15 : SCHEMATISATION ET PHOTOGRAPHIE DE L'ANATOMIE DE L'ARC MANDIBULAIRE CHEZ UN REQUIN .....	48
FIGURE 16 : SCHEMATISATION DE L'ANATOMIE DU CRANE ET DE LA CEINTURE THORACIQUE D'UN REQUIN EN VUE LATERALE .....	49
FIGURE 17 : MICROGRAPHIE D'UNE SECTION LONGITUDINALE DE LA MACHOIRE INFERIEURE ET DE DENTS MINERALISEES DE <i>SQUALUS</i> <i>ACANTHIAS</i> .....	50
FIGURE 18 : PHOTOGRAPHIE D'UNE MACHOIRE INFERIEURE DE REQUIN, ESPECE INCONNUE.....	50
FIGURE 19 : ILLUSTRATION DE LA MORPHOLOGIE DE LA FACE VENTRALE DE LA TETE DE <i>PTEROPLATYTRYGON VIOLACEA</i> . .....	51
FIGURE 20 : SCHEMATISATION DES 4 TYPES D'ILEONS TROUVES CHEZ LES ÉLASMOBRANCHES.....	52
FIGURE 21 : LOCALISATIONS SCHEMATIQUES ET PHOTOGRAPHIES DES ORGANES CONSTITUANTS LE SYSTEME DIGESTIF CHEZ LA RAIE PASTENAGUE AMERICAINE, <i>HYPANUS AMERICANUS</i> .....	53
FIGURE 22 : SCHEMATISATION D'UN CŒIL DE REQUIN.....	54
FIGURE 23 : SCHEMATISATION DE LA DISTRIBUTION DES CANAUX DE LA LIGNE LATERALE AU NIVEAU DES SURFACES VENTRALE (A GAUCHE) ET DORSALE (A DROITE) DE <i>DASYATIS SABINA</i> .....	56
FIGURE 24 : SCHEMATISATION DES CANAUX DE LA LIGNE LATERALE DE <i>MUSTELUS CANIS</i> , EN SECTION LONGITUDINALE .....	57
FIGURE 25 : SCHEMATISATION DE L'AGENCEMENT DES CANAUX DE LA LIGNE LATERALE MECANO-SENSORIELLE VENTRALE ET DORSALE CHEZ TROIS ESPECES DE RAIES .....	58
FIGURE 26 : MICROSCOPIQUE ELECTRONIQUE D'UN ORGANE A FOSSE DE <i>PASTINACHUS SEPHEN</i> (A GAUCHE) ET <i>RHINOBATOS TYPUS</i> (A DROITE) .....	59
FIGURE 27 : LOCALISATION SCHEMATIQUE ET IN SITU DE L'OVAIRE GAUCHE EN VUE VENTRALE CHEZ LA MOURINE AMERICAINE, <i>RHINOPTERA BONASUS</i> .....	62
FIGURE 28 : LOCALISATION IN SITU DE LA GLANDE OVIDUCALE EN VUE VENTRALE CHEZ LA RAIE PASTENAGUE AMERICAINE, <i>HYPANUS</i> <i>AMERICANUS</i> .....	62
FIGURE 29 : LOCALISATION SCHEMATIQUE ET IN SITU DE L'UTERUS EN VUE VENTRALE CHEZ LA MOURINE AMERICAINE, <i>RHINOPTERA</i> <i>BONASUS</i> .....	63
FIGURE 30 : LOCALISATION SCHEMATIQUE ET PHOTOGRAPHIE DES TESTICULES CHEZ LA RAIE PASTENAGUE AMERICAINE, <i>HYPANUS</i> <i>AMERICANUS</i> .....	63
FIGURE 31 : ANATOMIE DES PTERYGOPODES ET GLANDES ASSOCIEES CHEZ <i>UROLOPHUS JAMAICENSIS</i> .....	64
FIGURE 32 : ILLUSTRATION DE LA MORPHOLOGIE DE LA FACE VENTRALE DE <i>PTEROPLATYTRYGON VIOLACEA</i> .....	65
FIGURE 33 : PHOTOGRAPHIE D'UN SYSTEME REPRODUCTEUR MALE MATURE D'UNE RAIE, <i>RAJA ERINACEA</i> .....	65

FIGURE 34 : REPRESENTATION DU NOMBRE DE TRANSITIONS EVOLUTIVES ENTRE LES DIFFERENTS MODES DE REPRODUCTIONS CHEZ LES CHONDRICHTHYENS .....	67
FIGURE 35 : REPRESENTATION ET PROPORTIONS DES DIFFERENTS MODES DE REPRODUCTION AU SEIN DES CHONDRICHTHYENS.....	67
FIGURE 36 : VISUALISATION DES TROPHONEMES D'UN UTERUS OUVERT, EN SUSPENSION DANS DE L'EAU CHEZ <i>HYPANUS AMERICANUS</i> .....	68
FIGURE 37 : MODELISATION DE L'AIRE DE DISTRIBUTION ET DE LA PROBABILITE D'OCCURRENCE DE <i>PTEROPLATYTRYGON VIOLACEA</i> A PARTIR DE SON AIRE DE REPARTITION NATURELLE.....	72
FIGURE 38 : AIRE DE DISTRIBUTION DE <i>PTEROPLATYTRYGON VIOLACEA</i> DANS LES EAUX FRANÇAISES METROPOLITAINES .....	73
FIGURE 39 : REPARTITION DES PROIES INGEREES PAR LES RAIES PASTENAGUES VIOLETTES COLLECTEES DANS L'OUEST DE L'OCEAN ATLANTIQUE NORD.....	78
FIGURE 40 : GRAPHIQUE REPRESENTANT LA DISTRIBUTION MENSUELLE DES STADES DE MATURITE DES FEMELLES DE <i>PTEROPLATYTRYGON VIOLACEA</i> , SANS SAISONNALITE APPARENTE DE LA REPRODUCTION.....	85
FIGURE 41 : POURCENTAGE DE LA SURFACE DU DISQUE COUVERTE PAR LA LIGNE LATERALE MECANOSENSORIELLE DORSALE ET VENTRALE, ET LE SYSTEME ELECTROSENSORIEL VENTRAL CHEZ TROIS ESPECES DE RAIES : <i>UROBATUS HALLERI</i> , <i>PTEROPLATYTRYGON VIOLACEA</i> , ET <i>MYLIOBATUS CALIFORNICA</i> .....	94
FIGURE 42 : EVOLUTION DU POURCENTAGE D'ESPECES DE CHONDRICHTHYENS MENACES ENTRE 2014 ET 2021, SELON DEUX METHODES D'ESTIMATION .....	98
FIGURE 43 : REPRESENTATION DE L'EVOLUTION DE L'INDICE PLANETE VIVANTE, POUR 18 ESPECES DE RAIES ET REQUINS OCEANIQUES, DE 1970 A 2018 SELON LES OCEANS, LES TRAITS DES ESPECES (HABITAT, TAILLE MAXIMALE DU CORPS, TEMPS DE GENERATION) ET LES ESPECES.....	99
FIGURE 44 : PROPORTION DES ESPECES MENACEES EN FONCTION DE LA RICHESSE TOTALE DES ESPECES DE CHONDRICHTHYENS, DANS L'HABITAT PELAGIQUE.....	100
FIGURE 45 : MENACES PESANT SUR LES CHONDRICHTHYENS ET POURCENTAGE D'ESPECES MENACEES PAR UNE MENACE UNIQUE OU UNE COMBINAISON DE MENACES.....	102
FIGURE 46 : MODELISATION DE L'AIRE DE DISTRIBUTION ET DE LA PROBABILITE D'OCCURRENCE DE <i>PTEROPLATYTRYGON VIOLACEA</i> A HORIZON 2050 A PARTIR DE SON AIRE DE REPARTITION ACTUELLE.....	110
FIGURE 47 : ILLUSTRATION DE DIFFERENTES CATEGORIES D'HAMEÇONS UTILISEES DANS LA PECHE A LA PALANGRE PELAGIQUE .....	116
FIGURE 48 : PHOTOGRAPHIE DE L'ANATOMIE D'UNE VERTEBRE D'ÉLASMOBRANCHE .....	122
FIGURE 49 : STRUCTURE D'UNE ECAILLE PLACOÏDE DE REQUIN ANCRÉE DANS LE DERMIS ET SE PROJÉTANT A TRAVERS ET AU-DESSUS DE L'ÉPIDERME .....	152
FIGURE 50 : SCHEMATISATION DE LA COLONNE VERTEBRALE DE <i>CENTROSCYLLIUM FABRICII</i> .....	154
FIGURE 51 : VUE LATÉRALE DES VERTEBRES AU NIVEAU DE LA DEUXIÈME NAGEOIRE DORSALE A LA TRANSITION ENTRE MONOSPONDYLE ET DIPLOSPONDYLE CHEZ <i>CENTROSCYLLIUM FABRICII</i> .....	154
FIGURE 52 : ILLUSTRATION DE L'ÉMERGENCE ET DE L'ÉVOLUTION DE L'AUTOPODE.....	155
FIGURE 53 : RADIOGRAPHIES DU DÉVELOPPEMENT ET DE LA SEGMENTATION DE L'AUTOPODE CHEZ L'AIGUILLAT NOIR, <i>CENTROSCYLLIUM FABRICII</i> .....	155
FIGURE 54 : SCHEMATISATION DU SYSTEME DIGESTIF PRÉSENT AU NIVEAU DE LA CAVITÉ ABDOMINALE DE LA RAIE <i>RAJA CLAVATA</i> ...	156
FIGURE 55 : LOCALISATION SCHEMATIQUE ET IN SITU DU FOIE EN VUE VENTRALE CHEZ LA RAIE PASTENAGUE AMÉRICAINNE, <i>HYPANUS AMERICANUS</i> .....	156
FIGURE 56 : LOCALISATION SCHEMATIQUE ET PHOTOGRAPHIE DE LA VÉSICULE BILIAIRE EN VUE DORSALE CHEZ LA RAIE AIGLE DE L'ATLANTIQUE, <i>MOBULA HYPOSTOMA</i> .....	157
FIGURE 57 : LOCALISATION SCHEMATIQUE ET PHOTOGRAPHIE DU PANCRÉAS EN VUE VENTRALE CHEZ LA RAIE PASTENAGUE AMÉRICAINNE, <i>HYPANUS AMERICANUS</i> .....	157
FIGURE 58 : SCHEMA DES RAPPORTS DE LA GLANDE RECTALE AVEC L'INTESTIN SPIRALE EN VUE LATÉRALE GAUCHE CHEZ L'AIGUILLAT COMMUN, <i>SQUALUS ACANTHIAS</i> .....	158
FIGURE 59 : LOCALISATION SCHEMATIQUE ET IN SITU DE LA GLANDE RECTALE EN VUE VENTRALE CHEZ LA RAIE LEOPARD, <i>AETOBATUS NARINARI</i> .....	158
FIGURE 60 : LOCALISATION IN SITU DES REINS EN VUE VENTRALE CHEZ LA RAIE LEOPARD, <i>AETOBATUS NARINARI</i> .....	159
FIGURE 61 : SCHEMATISATION DES DEUX ZONES RENALES RETROUVEES CHEZ LES ÉLASMOBRANCHES.....	159
FIGURE 62 : COUPES HISTOLOGIQUES D'UNE LAMELLE OLFRACTIVE ET DE L'ÉPITHÉLIUM OLFRACTIF DE <i>PTEROPLATYTRYGON VIOLACEA</i> .....	163
FIGURE 63 : SCHEMATISATION EN VUE LATÉRALE DE L'OREILLE INTERNE DE LA RAIE ÉLECTRIQUE, <i>TORPEDO NOBILIANA</i> .....	164

FIGURE 64 : LOCALISATION SCHEMATIQUE ET PHOTOGRAPHIE DE LA RATE EN VUE VENTRALE CHEZ LA RAIE PASTENAGUE AMERICAINE, <i>HYPANUS AMERICANUS</i> .....	165
FIGURE 65 : LOCALISATION SCHEMATIQUE ET PHOTOGRAPHIE DU CŒUR EN VUE VENTRALE CHEZ LA RAIE PASTENAGUE AMERICAINE, <i>HYPANUS AMERICANUS</i> .....	167
FIGURE 66 : SCHEMATISATION DE LA STRUCTURE DU CŒUR ET VISUALISATION DE LA DIRECTION DU FLUX SANGUIN .....	167
FIGURE 67 : LOCALISATION SCHEMATIQUE ET IN SITU DES FENTES BRANCHIALES EN VUE VENTRALE CHEZ LA RAIE PASTENAGUE AMERICAINE, <i>HYPANUS AMERICANUS</i> .....	168
FIGURE 68 : SCHEMATISATION DE LA MORPHOLOGIE BRANCHIALE DES ÉLASMOBRANCHES .....	169
FIGURE 69 : SCHEMATISATION DETAILLEE D'UNE COUPE TRANSVERSALE A TRAVERS L'ARC BRANCHIAL D'UN ÉLASMOBRANCHE .....	169
FIGURE 70 : ILLUSTRATION DE LA MORPHOLOGIE ET DES ELEMENTS ANATOMIQUES VISIBLES CHEZ UNE RAIE DE LA FAMILLE DES RAJIDES .....	171
FIGURE 71 : SCHEMATISATION DE LA REGION ORONASALE ET ILLUSTRATION DES FORMES DU RIDEAU NASAL CHEZ DIFFERENTES ESPECES DE RAIES.....	172
FIGURE 72 : ILLUSTRATION DES DIVERSITES MORPHOLOGIQUES DES FAMILLES DE RAIES AU SEIN DE L'ORDRE DES MYLIOBATIFORME	173
FIGURE 73 : FONCTIONNEMENT DE LA GLANDE RECTALE ET SON CONTROLE CHEZ LES ÉLASMOBRANCHES .....	176
FIGURE 74 : DIRECTIONS DES PROJECTIONS DES CANAUX ELECTROSENSORIELS PAR RAPPORT AU CORPS DU REQUIN. ....	178



## Liste des abréviations

### SIGLES ET ACRONYMES

**AMP** : Aire Marine Protégée

**AAGR** : Activité Alternative Génératrice de Revenus

**BM** : masse corporelle (Body Mass)

**CDB** : Convention sur la Diversité Biologique

**CITES** : Convention internationale sur le commerce des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction

**CMS** : Convention sur la conservation des espèces migratrices appartenant à la faune sauvage (Convention on the Conservation of Migratory Species of Wild Animals)

**CNUDM** : Convention des Nations Unies sur le Droit de la Mer

**COFI** : Comité des pêches (Committee on Fisheries)

**CPUE** : capture par unité d'effort (Catch Per Unit Effort)

**DCP** : Dispositif Concentrateur de Poissons

**DW** : largeur du disque (Disk Width)

**FAO** : Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture (Food and Agriculture Organization)

**GMF** : champ géomagnétique terrestre (GeoMagnetic Field)

**IFREMER** : Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer

**LPI** : Indice Planète Vivante (Living Planet Index)

**MdE Requins** : Mémoire d'entente sur la conservation des requins migrateurs

**MNHN** : Muséum National d'Histoire Naturelle

**NAO** : oscillation Nord-Atlantique (Nord-Atlantic Oscillation)

**NPOA** : plan national d'action (National Plan Of Action)

**OFB** : Office Français de la Biodiversité

**OSPAR** : convention OSlo/PARis

**PAI-Requins** : Plan d'Action International pour la conservation et la gestion des Requins

**PAM** : Plan d'Action pour la Méditerranée

**PNUE** : Programme des Nations Unies pour l'Environnement

**POP** : Polluant Organique Persistant

**RCP** : scénario d'émission des gaz à effet de serre (Representative Concentration Pathways)

**RLI** : indice Liste rouge (Red List Index)

**SAR** : rapport d'évaluation des requins (Shark Assessment Report)

**TL** : longueur totale du corps (Total Length)

**TL** : niveau trophique (Trophic Level)

**UICN** : Union Internationale pour la Conservation de la Nature

**ZEE** : Zone Économique Exclusive

## **ABRÉVIATIONS**

### Unités de mesures

**cm** : centimètre

**km** : kilomètre

**g** : gramme

**Hz** : hertz

**L** : litre

**m** : mètre

**mA** : millions d'années

**mg** : milligramme

**mm** : millimètre

**mmol** : millimoles

**mOsm** : milliosmoles

**mV** : millivolt

**nV** : nanovolt

**pH** : potentiel hydrogène

**PO<sub>2</sub>** : pression partielle en dioxygène

**µm** : micromètres

**µV** : microvolt

**°C** : degrés Celsius

**°** : degrés

### Composés chimiques et ions

**Azote 15** : <sup>15</sup>N ; **Carbone 13** : <sup>13</sup>C

**Cd** : cadmium ; **Cu** : cuivre ; **Hg** : mercure ; **Zn** : zinc

**Cl<sup>-</sup>** : ion chlorure ; **Na<sup>+</sup>** : ion sodium

**DDT** : dichlorodiphényltrichloroéthane ; **PCB** : polychlorobiphényles

**O<sub>2</sub>** : dioxygène

**TMAO** : oxyde de triméthylamine

### Indices de la liste rouge de l'UICN

**EX** : éteinte (Extinct)

**CR** : en danger critique d'extinction (Critically Endangered)

**EN** : en danger (Endangered)

**VU** : vulnérable (Vulnerable)

**NT** : quasi menacée (Near Threatened)

**LC** : préoccupation mineure (Least Concern)

**DD** : données insuffisantes (Data Deficient)

## Glossaire

**Abiotique** : en écologie se réfère aux facteurs environnementaux non vivants qui affectent les écosystèmes, comme le climat ou le champ géomagnétique terrestre.

**Accéléromètre** : capteur fixé sur des organismes vivants et qui permet la mesure de l'accélération non gravitationnelle linéaire.

**Accélérométrie** : méthode d'étude de l'activité physique quotidienne via un accéléromètre, permettant l'estimation de différents paramètres physiologiques (dépenses énergétiques, taux métabolique) et comportementaux (cycles d'activités journaliers).

**Actinoptérygien** : Vertébrés Gnathostomes avec un squelette osseux et des nageoires rayonnées. Cette classe est constituée de trois infra-classes dont les Téléostéens.

**Actinotriche** : rayon dermique cartilagineux formé de cératotriche qui soutient les nageoires des poissons cartilagineux.

**Aérobic** : processus physiologique du métabolisme qui consomme du dioxygène.

**Anabolisme** : processus physiologique de synthèse de molécules complexes à partir de molécules simples, qui consomme de l'énergie et permet par exemple le stockage d'énergie ou l'augmentation de la masse musculaire.

**Anaérobic** : processus physiologique du métabolisme qui ne consomme pas de dioxygène.

**Aplésodique** : qualifie les nageoires pectorales des raies dont les pièces radiales distales n'atteignent pas les extrémités.

**Autapomorphe** : caractère dérivé propre à un taxon.

**Autopode** : terme qui désigne la partie distale du membre chiridien d'un Vertébré. Il est composé du basipode, du métapode et de l'acropode.

**Autotrophe** : capacité d'un organisme à produire sa propre matière organique à partir de matière minérale.

**Avançon** : sur une ligne, ou un fil de pêche, partie terminale plus fine portant l'hameçon.

**Barotraumatisme** : c'est un traumatisme causé par une variation trop rapide de la pression extérieure de l'eau au niveau d'organes, comme la vessie natatoire des poissons Téléostéens, qui se contracte (augmentation de la pression) ou se dilate (diminution de la pression) de façon excessive.

**Bathymétrie** : étude des profondeurs et des reliefs des océans afin de déterminer leur topographie.

**Benthique** : désigne une espèce marine qui vit fixée au fond ou proche du substrat.

**Benthopélagique** : désigne une espèce qui vit indifféremment dans la colonne d'eau (espèce pélagique) ou au fond (benthique).

**Bioaccumulation** : processus d'absorption (à partir de l'environnement et/ou des proies consommées) et d'accumulation d'un produit chimique dans un organisme au cours du temps.

**Bioamplification** : processus d'accumulation d'un produit chimique dans un organisme suite à l'ingestion d'organismes de niveaux trophiques inférieurs.

**Biomasse** : ensemble de la matière organique source d'énergie.

**Biotique** : en écologie se réfère aux facteurs environnementaux vivants qui affectent les écosystèmes, comme les espèces animales ou végétales.

**Cartilage synarcual** : tube de cartilage présent chez les raies et formé par la fusion des vertèbres antérieures (synarcual cervico-thoracique) ou postérieures (synarcual thoraco-lombaire).

**Cératotriche** : tissu connectif élastique formant les actinotriches des nageoires.

**Champ géomagnétique terrestre** : champ magnétique généré au niveau du noyau terrestre externe et qui rayonne autour de la Terre.

**Chimioréception** : capacité des organismes à détecter et à répondre à des stimuli chimiques présents dans l'environnement.

**Chordés** : embranchement du règne animal caractérisé par la présence d'une notochorde ou chorde, qui est une structure semi-rigide dorsale au tube digestif présente au moins à l'état embryonnaire.

**Compromis évolutif** : optimisation des différents traits d'histoire de vie d'une espèce.

**Conceptus** : désigne un embryon et ses annexes (cordon ombilical, placenta, amnios, chorion, sac vitellin).

**Conspécifique** : individu appartenant à la même espèce que celle considérée.

**Corridor écologique** : connexion spatiale pour les espèces entre différents milieux naturels appartenant à un même habitat. Ces passages permettent la connexion des populations, la migration et dispersion des individus, et la recolonisation de milieux.

**Cryptochrome** : photorécepteur à la lumière bleue qui serait impliqué dans la détection du champ géomagnétique chez les Élasmobranchés.

**Démersale** : désigne une espèce qui se nourrit au fond sans y vivre de manière permanente. Désigne également les eaux, douces ou salées, proches du fond.

**Diapause embryonnaire** : phénomène de durée variable pendant lequel le développement embryonnaire est stoppé.

**Dipôle** : structure qui possède deux pôles électriques.

**Durophage** : poisson qui consomme des proies dures avec un exosquelette, comme les crustacés, et devant être broyées.

**Écogéographie** : zone géographique naturelle caractérisée par des paramètres écologiques spécifiques.

**Écologie sensorielle** : étude de l'écologie des sens.

**Écologie spatiale** : étude des interactions entre un organisme et son environnement dans l'espace.

**Écomorphologie** : étude de la relation entre l'écologie d'une espèce et ses caractéristiques morphologiques et anatomiques.

**Écophysiologie** : étude de la relation entre l'écologie d'une espèce et ses caractéristiques physiologiques.

**Ectotherme** : organisme dont la température interne dépend de la température du milieu extérieur.

**Épipélagique** : espèce pélagique qui vit dans les 200 premiers mètres de la colonne d'eau.

**Euryhaline** : espèce capable de vivre et d'accomplir des étapes de son cycle de vie en eau douce et en eau salée.

**Fécondité** : capacité de se reproduire.

**Fontanelle** : espace membraneux entre deux os qui permet la poursuite du développement osseux.

**Fourragère** : qualifie les petites espèces de poissons (maquereaux, sardines, anchois par exemple) et d'invertébrés (calmars) qui se nourrissent de petits invertébrés et qui servent de proies aux gros poissons pélagiques (thons, requins).

**Génération** : durée moyenne qui s'écoule entre la naissance des parents et celle de leurs descendants.

**Gnathostome** : parmi les Chordés, désigne le sous-embranchement des Vertébrés présentant une mâchoire.

**Homéostasie** : capacité d'un organisme à maintenir l'équilibre de son milieu intérieur indépendamment des conditions du milieu extérieur.

**Hydrodynamique** : relatif aux mouvements des fluides.

**Hyperosmotique** : milieu d'osmolarité plus élevée qu'un milieu de référence.

**Interspécifique** : qualifie des individus appartenant à des espèces différentes.

**Intraspécifique** : qualifie des individus appartenant à la même espèce.

**Isotope** : un type d'atomes d'un élément chimique qui diffère des autres isotopes par son nombre de neutrons (nombres de protons et électrons identiques).

**Isotope stable** : isotope qui ne se désintègre pas (absence de radioactivité).

**Kinocil** : cil unique et le plus long présent sur une cellule ciliée sensorielle.

**Lécitotrophie** : désigne un type d'alimentation dans lequel la totalité ou une partie de l'apport nutritif nécessaire au développement embryonnaire est fourni par le sac vitellin.

**Lépidotriche** : rayons osseux jointifs présents chez les Ostéichthyens.

**Lyodonte** : qualifie les dents des Élasmobranches ancrées dans le tissu conjonctif qui couvre le cartilage de la mâchoire.

**Matrotrophie** : désigne un type d'alimentation dans lequel la totalité ou une partie de l'apport nutritif nécessaire au développement embryonnaire est fourni par la mère via des structures spécialisées (par exemple le placenta ou les trophonèmes pour les espèces aplacentaires).

**Mécanoréceptif** : désigne une structure spécialisée (neurone, cellule ou récepteur) qui perçoit et répond aux stimuli mécaniques.

**Mésopélagique** : espèce pélagique qui vit de 200 à 1000 mètres de profondeur dans la colonne d'eau.

**Métabolisme** : ensemble des processus physiologiques, moléculaires ou énergétiques qui se déroulent en continu au sein des cellules d'un organisme.

**Monophylétique** : en taxonomie, désigne un groupe composé d'un ancêtre commun et de tous ses descendants.

**Morphophysiologie** : étude de la morphologie d'une structure en lien avec sa fonction.

**Niche écologique** : espace théorique à n dimensions (une dimension étant une ressource ou une condition du milieu) qui permet la croissance, la reproduction et le maintien d'une espèce dans un écosystème.

**Niche réalisée** : niche écologique dans laquelle l'espèce vit réellement. Elle est plus restreinte dans l'espace et le temps que la niche fondamentale, désignant la niche écologique théorique.

**Notochorde** : squelette axial primaire qui est ensuite remplacé par la colonne vertébrale. Il est non segmenté et composé de fibres denses de tissu connectif. C'est le premier élément du squelette à apparaître chez les Chordés.

**Ontogenèse** : développement d'un organisme.

**Ontogénie** : étude de l'évolution d'un organisme lors du développement embryonnaire et/ou larvaire.

**Osmolarité** : concentration de molécules osmotiquement actives, comme les ions et les protéines, dans un fluide comme les fluides internes d'un organisme.

**Osmorégulation** : ensemble de processus qui permettent de maintenir l'osmolarité d'un organisme à son niveau physiologique.

**Otoconie** : formation de carbonate ou phosphate de calcium retrouvée dans l'oreille interne respectivement des Ostéichthyens et des Chondrichthyens.

**Ovipare** : mode de reproduction caractérisé par la production d'œufs dans le milieu extérieur.

**Ovovivipare** : mode de reproduction caractérisé par la production d'œufs qui se développent et éclosent dans le système reproducteur de la femelle. L'embryon poursuit son développement jusqu'à maturité dans le tractus génital de la mère.

**Pélagique** : désigne une espèce marine qui vit loin du fond et des côtes, dans la haute mer.

**Phénologie** : événements périodiques du cycle de vie des espèces, comme la reproduction ou l'hibernation, déterminés par les variations saisonnières du climat.

**Photorécepteur** : neurone ou molécule (pigment) sensible à la lumière qui permet la transduction d'un signal lumineux en un signal électrique.

**Phylogénie** : discipline qui vise à retracer les principales étapes d'évolution des organismes depuis un ancêtre commun et à établir des liens de parenté entre espèces.

**Polarité** : répartition des charges d'un dipôle dans l'espace.

**Polyphyodonte** : qualifie les dents des Élasmobranches qui se développent en rangées de dents, progressivement poussées vers l'avant et remplacées par de nouvelles dents.

**Placodermes** : classe de poissons fossiles qui fut parmi les premiers Vertébrés Gnathostomes.

**Plésiomorphe** : adjectif utilisé pour décrire un caractère biologique du taxon étudié comme non spécifique, primitif et ancestral.

**Plésodique** : qualifie les nageoires pelviennes des raies dont les pièces radiales distales atteignent les extrémités.

**Ptérygopode** : chez les raies et les requins désigne les appendices copulateurs des mâles aussi appelés myxoptérygies.

**Radiation adaptative** : désigne la colonisation de nouvelles niches écologiques par de nouvelles espèces.

**Résilience** : capacité d'un organisme ou d'un écosystème à revenir à son état initial après avoir subi une perturbation, naturelle ou d'origine anthropique.

**Résolution** : au niveau sensoriel, capacité d'un système à distinguer deux stimuli proches améliorant la précision de l'information reçue.

**Rhéotaxie** : réaction de locomotion orientée et obligatoire d'organismes mobiles déclenchée et entretenue par un courant d'eau et s'effectuant soit dans sa direction (rhéotaxie positive) soit dans la direction contraire (rhéotaxie négative).

**Sexe ratio** : proportion des mâles et des femelles d'une espèce dans une population donnée pour un âge donné.

**Somatotopie** : représentation du corps, point par point par des éléments nerveux distincts au sein d'une structure nerveuse, qui permet au système nerveux la discrimination spatiale lorsqu'il reçoit les messages sensitifs ainsi que la commande précise de différents segments corporels.

**Spiracle ou organe spiraculaire** : il s'agit d'un organe muni d'un orifice assurant la communication entre la cavité sous-operculaire et le milieu ambiant. Chez les raies, ils se trouvent derrière les yeux.

**Stéréocil ou stéréovillosité** : structure qui est une spécialisation des prolongements apicaux de la membrane plasmique de certaines cellules épithéliales, comme au niveau de l'oreille interne ou de la ligne latérale mécanosensorielle. Ce n'est pas un vrai cil fonctionnellement.

**Stomodeum** : terme relatif à la cavité buccale d'un embryon Vertébré formé par l'invagination d'une partie de l'ectoderme.

**Succès évolutif** : capacité d'une espèce ou d'un taxon à survivre au cours du temps en occupant divers habitats et en maintenant un nombre élevé, respectivement d'individus ou d'espèces.

**Succès reproducteur ou fitness** : capacité d'un individu à transmettre ses gènes et qui se traduit par le nombre de descendants qui accéderont à la reproduction.

**Synchronomoriale** : qualifie une croissance des écailles en une seule étape avec une taille définitive dépendante de la taille de l'animal.

**Taux métabolique** : quantité d'énergie consommée par un animal sur une période donnée.

**Taxon** : désigne un groupe d'êtres vivants avec certains caractères communs et qui constituent une unité systématique d'un niveau hiérarchique donné (variété, espèce, genre, famille, classe, embranchement...).

**Taxonomie ou taxinomie** : discipline de la biologie qui consiste à regrouper et classer les organismes dans des taxons après les avoir décrits.

**Téléométrie physiologique** : recueil de données physiologiques (fréquence cardiaque, vitesse de nage, taux de contraction musculaire, activité globale) corrélées au comportement (niveaux d'activité, utilisation de l'habitat, migrations) d'un individu.

**Téléostéens** : infra-classe de la classe des Actinoptérygiens, contient la majorité des espèces actuelles de poissons osseux à squelette calcifié.

**Tessère** : petites tuiles de cartilage qui assurent le soutien de l'endosquelette chez les Chondrichthyens.

**Thermorégulation** : ensemble des processus biologiques permettant à un organisme de maintenir sa température interne à la température souhaitée.

**Trait d'histoire de vie** : paramètres biologiques d'une espèce qui permettent de comprendre et qui caractérisent son histoire évolutive.

**Trophique** : adjectif qui renvoie à la nutrition.

**Trophonème** : villosités allongées formées par l'hypertrophie de la surface de l'épithélium utérin. Ces structures sont impliquées dans la nutrition des embryons des espèces vivipares aplacentaires.

**Turbidité** : caractéristique optique de l'eau qui détermine sa couleur.

**Vittellogénèse** : accumulation de nutriments lors du développement d'un follicule aboutissant à la formation du vitellus ou jaune d'œuf.

**Vitrodentine** : substance similaire à l'émail, contenant un peu de matière organique, et plus dure que la dentine. On la retrouve au niveau des écailles placoïdes.

**Viviparité matrotrophe** : désigne, chez les poissons, une viviparité où le développement des embryons nécessite un apport nutritif de la mère via une surface d'échanges.

**Vivipare** : mode de reproduction caractérisé par le développement d'un ou plusieurs embryon(s) dans le tractus génital femelle après la fécondation.



# INTRODUCTION

Depuis le Paléozoïque (ère primaire) et jusqu'à l'Anthropocène, les Chondrichthyens ou poissons cartilagineux, regroupant les requins, les raies et les chimères, ont survécu à cinq extinctions de masse de la biodiversité (Dulvy *et al.*, 2021). Leur apparition dans le registre fossile remonte à plus de 400 millions d'années (Ferretti *et al.*, 2010), avec une grande diversité d'habitats occupés (eaux douces ; eaux salées costales, pélagiques et démersales) et plusieurs milliers d'espèces (Ferretti *et al.*, 2010), reflet de leur succès évolutif (Lebel, 2017). En plus d'avoir perduré à travers les temps géologiques, ces poissons sont des espèces qui participent au fonctionnement des écosystèmes marins notamment en tant que prédateurs au sein des réseaux trophiques (Ferretti *et al.*, 2010). Leurs comportements de prédation, de compétition et de tolérance interspécifiques, à savoir entre espèces différentes, concourent à la dynamique trophique et spatiale des environnements aquatiques et des communautés animales.

Le sixième épisode d'extinction massive de la biodiversité lié à l'anthropocène (Cowie *et al.*, 2022) pourrait toutefois compromettre la survie de ces espèces emblématiques. Une prise de conscience générale, passant par l'amélioration des connaissances sur ces espèces, est indispensable. En effet, une évaluation récente des 1 199 espèces de Chondrichthyens décrites (Dulvy *et al.*, 2021), indique qu'un tiers d'entre elles sont menacées d'extinction. Ceci les place sur la deuxième marche du podium des Vertébrés les plus menacés au monde, derrière les Amphibiens. Parmi les trois groupes de poissons cartilagineux, les raies sont les plus menacées (Dulvy *et al.*, 2021).

Les raies et les requins, vivant en immersion dans un habitat océanique vaste et donc peu accessibles, sont encore sous-étudiés malgré leur sensibilité intrinsèque à l'extinction (Lyons *et al.*, 2019). Ces lacunes dans les connaissances rendent difficiles la compréhension des étapes clés de leur cycle de vie et donc la mise en œuvre de mesures de conservation adaptées, ciblées et efficaces. Or l'amenuisement de leurs populations, en dehors de provoquer leur disparition, menace l'équilibre entier des océans et des mers ainsi que la sécurité alimentaire humaine, ces espèces constituant un moyen de subsistance significatif des pays tropicaux en développement (Dulvy *et al.*, 2021 ; Pacoureau *et al.*, 2021).

Ce travail de thèse a pour vocation de faire découvrir, de sensibiliser et de faire prendre conscience de l'importance et des enjeux liés à la conservation des Chondrichthyens. Nous tenterons de montrer en quoi les particularités anatomiques, physiologiques et comportementales permettent de comprendre l'écologie de ces espèces ainsi que les menaces subies et les mesures de protection envisageables. Afin d'accompagner cette démarche scientifique et pédagogique, l'exemple de la raie pastenague violette, *Pteroplatytrygon violacea*, servira de fil conducteur à l'exposé. En effet, cette espèce a su attirer l'attention médiatique en 2018 par sa présence inhabituelle près de nos côtes méditerranéennes françaises (Bordenave, 2018 ; Castel et Quilichini, 2018). Ces observations ponctuelles interrogent sur l'existence de modifications écologiques, physiologiques ou comportementales qui pourraient impacter les populations sur le long terme. Pour autant, cette espèce présente en Méditerranée reste peu étudiée, avec des incertitudes multiples sur son cycle de vie et sur l'état de ses populations au niveau mondial.

Les particularités des poissons cartilagineux nécessitent de replacer *Pteroplatytrygon violacea* dans un contexte évolutif et de décrire ses caractéristiques anatomiques et morphologiques, associées à la réalisation des fonctions vitales de son cycle de vie, afin de comprendre la physiologie qui en découle. Cette dernière, replacée dans le cadre de l'écologie et de l'histoire de vie de *Pteroplatytrygon violacea*, permettra d'appréhender les adaptations existantes pour une survie dans le domaine pélagique. Ces éléments constituent un préalable indispensable avant d'aborder les menaces subies par cette espèce et l'ensemble des Chondrichthyens, et d'envisager les mesures de conservation mises en place et celles à développer afin de protéger une grande diversité d'espèces.

# PARTIE I. Histoire évolutive et structures impliquées dans la réalisation du cycle de vie de *Pteroplatytrygon violacea*

## I/ Phylogénie et classification de *Pteroplatytrygon violacea*

### A/ Des Placodermes aux raies : histoire évolutive des Chondrichthyens

L'histoire évolutive des Chondrichthyens suggère que ces Vertébrés anciens, encore présents à l'époque actuelle, ont su persister grâce à des adaptations qui leur ont permis de maintenir leur valeur sélective (survie et succès reproducteur) dans des écosystèmes changeants. Entre le début et la fin du Dévonien (Figure 1), les Placodermes, une classe de poissons fossiles parmi les premiers Vertébrés à mâchoires (Gnathostomes), ont atteint leur pic de diversité et de nombre. Ils ont donné naissance aux Osteichthyens, regroupant les poissons osseux et les Tétrapodes, et aux Chondrichthyens ou poissons cartilagineux. Ces deux groupes, qui ont évolué indépendamment (Hamlett et al., 1999 ; Walford et Long, 2018), sont les premiers êtres vivants chez qui une colonne vertébrale et des nageoires paires sont apparues (Lebel, 2017 ; Walford et Long, 2018). La classe des Chondrichthyens (voir Annexe 1 pour les caractéristiques taxonomiques) serait apparue il y a environ 420 millions d'années (mA) (Dulvy *et al.*, 2021), avec une explosion du nombre d'espèces durant le Carbonifère (-360 à - 300 mA) puis une réduction lors de la dérive des continents du Trias (- 250 à - 200 mA), entraînant une redistribution spatiale des espèces présentes (Ferretti *et al.*, 2010 ; Walford et Long, 2018).

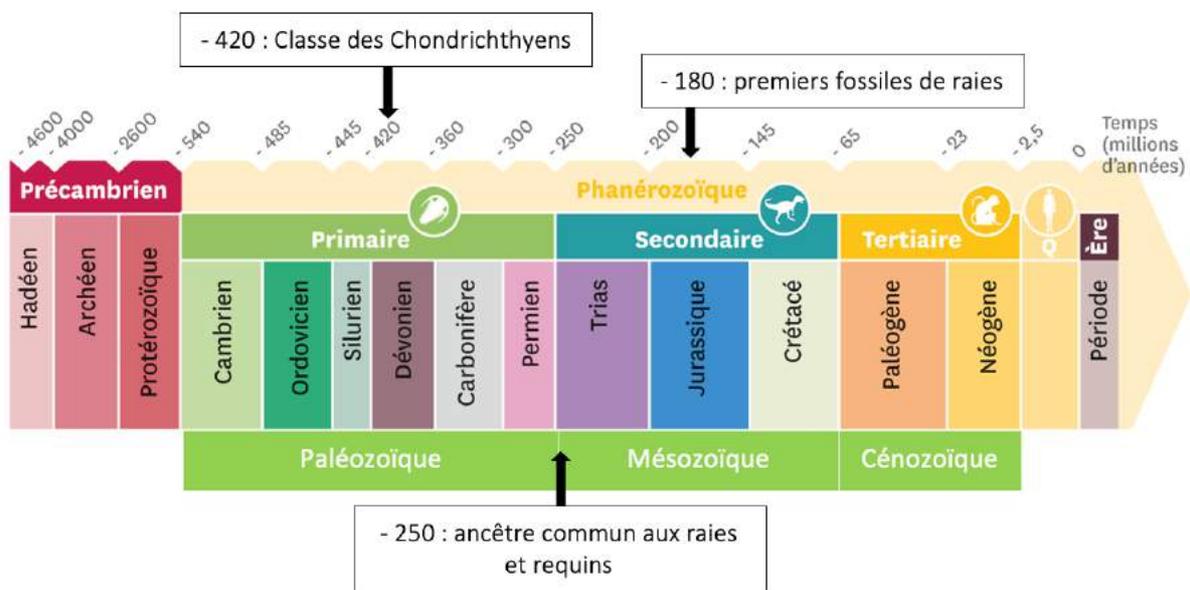


Figure 1 : frise des temps géologiques et principales dates de l'histoire évolutive des raies. Q : quaternaire. D'après lelivrescolaire.fr

L'évolution des Élasmobranches (raies et des requins) est plus récente avec un ancêtre commun estimé à - 250 mA, apparu à la fin du Paléozoïque ou au début du Mésozoïque (Figure 1) (Last *et al.*, 2016a). Ils partagent de nombreux traits d'histoire de vie et une multitude de caractères anatomiques et morphologiques qui les définissent comme des poissons. Les premières traces de raies sont apparues durant le début du Jurassique, il y a - 180 mA, sous

forme d'une dent isolée similaire à celle des poissons guitares du genre *Doliobatis* (Last *et al.*, 2016a). Ce n'est que vers - 150 mA (Figure 1) à la fin du Jurassique qu'apparaissent les premiers fossiles de squelettes de raies (Hamlett *et al.*, 1999 ; Last *et al.*, 2016a). Celles-ci furent les premières du super-ordre des Batoïdes (raies et leurs apparentés) (Marramà, 2019). Elles ont survécu au phénomène d'extinction de la fin de l'ère secondaire (Mésozoïque) et du début de l'ère tertiaire (Cénozoïque). Le remplissage de niches écologiques à la fin du Crétacé, par les survivants du Mésozoïque, a entraîné une radiation adaptative et une diversification des familles de poissons durophages (qui consomment des proies avec un exosquelette). Ceci a entraîné l'apparition des premiers représentants de plusieurs lignées de poissons existantes y compris les raies pastenagues pélagiques, qui vivent au large dans la colonne d'eau, durophages (ordre des Myliobatiformes présenté par la suite) (Hamlett *et al.*, 1999 ; Last *et al.*, 2016a). Ainsi, à la fin du Crétacé la plupart des familles de raies modernes étaient déjà représentées (Hamlett *et al.*, 1999 ; Walford *et al.*, 2018). Malgré la perte d'espèces spécialistes inféodées à un nombre restreint de milieux et à des ressources particulières, une large diversité s'est maintenue et a évolué durant le Cénozoïque pour donner naissance aux espèces actuelles d'Élasmobranches. La plupart des genres de raies remontent à l'Éocène (deuxième époque du Paléogène (Figure 1), de - 55 à - 34 mA) (Last *et al.*, 2016a). À l'ère du quaternaire les raies représentent plus de la moitié des espèces d'Élasmobranches (Hamlett *et al.*, 1999 ; Dulvy *et al.*, 2021) et on estime à 3 000 le nombre d'espèces ayant existées (Hamlett *et al.*, 1999).

On dénombre aujourd'hui 611 espèces de raies bien connues et 75 espèces dont l'état des données ne permet pas d'évaluer leur statut de conservation (Dulvy *et al.*, 2021). Certaines des espèces actuelles sont de véritables fossiles vivants car elles appartiendraient aux mêmes genres que des espèces ayant vécu au Crétacé (Walford *et al.*, 2018 ; Marramà, 2019). Cependant le nombre d'espèces de raies connues ne cesse d'augmenter à l'issue des études comparatives et de la découverte de nouveaux spécimens dans diverses régions du monde. Chaque année, une vingtaine d'espèces nouvelles de Chondrichthyens sont décrites (Dulvy *et al.*, 2021) entretenant des débats concernant la taxonomie de ces espèces (Last *et al.*, 2016a ; Walford *et al.*, 2018).

## B/ Les difficultés de classification rencontrées

La classification des espèces de raies permet d'améliorer notre compréhension de leurs relations évolutives mais aussi de leurs traits morphologiques et physiologiques. Les méthodes d'identification des espèces reposent aujourd'hui sur des éléments anatomiques, morphologiques et moléculaires, qui ne sont pas forcément cohérents. En effet, les inférences basées sur la morphologie sont souvent en conflit avec celles basées sur l'ADN, et les inférences basées sur différents gènes sont rarement concordantes. Par ailleurs, l'étude des parasites (endo et ectoparasites), souvent associée à une seule espèce hôte, a permis d'enrichir la classification (Last *et al.*, 2016a). Il ne s'agit pas d'être exhaustif dans les problèmes rencontrés en systématique mais plutôt de pointer du doigt le fait que les estimations phylogénétiques sont en perpétuel remaniement au grès des découvertes scientifiques.

Tout d'abord, les études basées sur des données moléculaires continuent de distinguer deux groupes majeurs, celui des raies et celui des requins, comme l'ont fait la plupart des travaux systématiques du 19<sup>ième</sup> et début du 20<sup>ième</sup> siècles. De plus, l'hypothèse selon laquelle les raies ont évolué à partir des requins est soutenue par tous les chercheurs, que les raies aient ou non émergé d'un groupe de requins plus ancien et distinct des requins vivants actuels. Toutefois, les fossiles permettant de comprendre la transition morphologique entre les raies et les requins sont manquants, les seuls indices restants sont des dents isolées ou des écailles (Last *et al.*, 2016a). Le placement phylogénétique des raies dans le groupe des Chondrichthyens modernes reste donc largement débattu (Last *et al.*, 2016a). Le second débat porte sur la réunion des raies et des requins au sein du groupe des Élastmobranches. Certaines études considèrent les Batoïdes comme un groupe monophylétique au même niveau taxonomique que celui des Élastmobranches et indépendant (Lebel, 2017). Enfin, les désaccords sont encore multiples au sein du groupe des raies. Toutefois, il est généralement admis que l'ordre des Myliobatiformes, regroupant des raies au corps fortement aplati et souvent large, est monophylétique (Rosenberger, 2001a) et qu'il a divergé des autres groupes il y a environ – 150 mA (Marramà *et al.*, 2019). Cet ordre comprend 11 familles (Frisk, 2010) dont les relations ne sont pas encore totalement résolues et qui mènent à des études supplémentaires anatomiques et sur le génome nucléaire. Cependant, la famille des Dasyatidés, qui regroupe les raies pastenagues (raies possédant un ou plusieurs aiguillons) avec une queue en forme de fouet, est considérée comme monophylétique (Last *et al.*, 2016a).

L'évolution des raies reste donc difficile à retracer et les liens phylogénétiques encore à élucider. La taxonomie est ainsi une science qui se modifie au cours du temps, avec pour véritable enjeu de donner un sens aux différences attendues afin de déduire les vraies relations d'évolution entre ces différentes espèces.

### C/ La taxonomie de *Pteroplatytrygon violacea*

Les choix taxonomiques utilisés par la suite sont basés sur des études récentes de phylogénie et leur acceptation majoritaire par la communauté scientifique (Last *et al.*, 2016a ; Lebel, 2017 ; Marramà *et al.*, 2019 ; MNHN et OFB, 2022), considérant donc que les raies et les requins forment deux groupes distincts, tous deux regroupés au sein des Élastmobranches. Les raies font ainsi partie de la classe des Chondrichthyens, la sous-classe des Élastmobranches (voir Annexe 1 pour les caractéristiques taxonomiques), le super-ordre des Batoïdes et l'ordre des Myliobatiformes. Aborder le placement phylogénétique de *Pteroplatytrygon violacea* au sein des raies, permettra de mieux comprendre par la suite les adaptations anatomomorphologiques, physiologiques et écologiques qui la caractérise et la distingue des autres espèces de sa famille.

Dans le règne animal, les Chordés sont caractérisés par la présence d'un support semi-rigide dorsal, et parmi eux se trouvent les Vertébrés Gnathostomes (Walford et Long, 2018). Parmi ces derniers nous pouvons distinguer deux groupes monophylétiques que sont les Ostéichthyens avec 95 % des espèces de poissons actuels et les Chondrichthyens (Last *et al.*, 2016a). La classe des Chondrichthyens se divise en deux sous-classes monophylétiques (Lebel, 2017) : les Élastmobranches, qui représentent 96 % des espèces (Hamlett et al., 1999), et les Holocephales ou chimères composant les 4 % restants (Hamlett et al., 1999).

Les Batoïdes forment un groupe monophylétique bien distinct de celui des requins (Last *et al.*, 2016a). Leur aplatissement dorso-ventral et le déplacement ventral de leurs branchies il y a quelques millions d'années a fortement impacté la morphologie de leur tête. De plus, des éléments anatomiques internes participent à distinguer les raies des requins (voir Annexe 1). On distingue quatre ordres au sein du super-ordre des Batoïdes (Last *et al.*, 2016a) : les Rhinopristiformes, les Rajiformes, les Torpediniformes et les Myliobatiformes. Ce dernier ordre comprend 11 familles (Frisk, 2010 ; Last *et al.*, 2016a) regroupant 218 espèces dont 177 sont marines (Santhanam, 2017). Les raies communément appelées « pastenagues » en français et dont le nom de la famille comprend le terme « stingrays » en anglais, sont composées des familles suivantes : Dasyatidés ou « whiptail stingray » (Hamlett *et al.*, 1999), Hexatrygonidés ou « Sixgill stingrays » (Hamlett *et al.*, 1999) et Potamotrygonidés ou « River stingrays » (Hamlett *et al.*, 1999). Cet ordre comprend également la famille des raies manta (Mobulidés) et des raies-aigle (Myliobatidés) plus connues.

La famille des Dasyatidés est la plus grande, avec 19 genres et 99 espèces (Last *et al.*, 2016b). Le genre *Pteroplatytrygon* comprend une unique espèce de raie qui est pélagique, *Pteroplatytrygon violacea* ou raie pastenague violette. L'étymologie de ce nom de genre provient du grec (Romero, 2002 ; Riutort et Sittler, 2022) avec « pteron » qui signifie « aile », « platys » qui signifie « plat » et « trygon » qui signifie « aiguillon ». Quant au terme de « violacea » il vient du latin et caractérise la couleur violette de cette raie. Cette dernière a été désignée par plusieurs noms scientifiques (MNHN et OFB, 2022 ; Riutort et Sittler, 2022) dont *Dasyatis violacea*, *Dasyatis purpurea*, *Dasyatis purpureus*, *Dasyatis atratus*, *Dasyatis guileri*. Ce nom de « Dasyatis » est un groupe non monophylétique dans lequel elle fut classée pendant de nombreuses années jusqu'au moment où les avancées de la taxonomie l'identifièrent comme espèce d'un genre différent (Rosenberger, 2001a). On voit aussi apparaître les noms de *Trygon violacea* et *Trygon purpurea*. Les principaux noms communs employés sont « raie pastenague violette » en français et « pelagic stingray » en anglais qui signifie raie pastenague pélagique.

Pour la suite de cet exposé le terme de « raies » sera employé comme synonyme du terme « Batoïdes ». De plus, *Pteroplatytrygon violacea* sera abrégé sous la forme *P. violacea*.

## II/ Morphologie et anatomo-physiologie des structures impliquées dans la réalisation des fonctions majeures du cycle de vie de *Pteroplatytrygon violacea*

L'objectif de cette partie est de mieux appréhender les particularités anatomiques et morphologiques des Élastmobranches et plus particulièrement de *Pteroplatytrygon violacea* afin d'expliquer sa physiologie et de comprendre son écologie. Les structures anatomiques impliquées dans les fonctions de reproduction, d'alimentation et de locomotion ainsi que les systèmes sensoriels seront décrits avec plus de détail. Ces éléments présentent un intérêt majeur dans la réalisation des différentes étapes de son cycle de vie et dans la compréhension des menaces subies et potentielles.

### A/ Apparence de *Pteroplatytrygon violacea*

Cette espèce peut éventuellement être confondues avec trois autres espèces de la famille des Dasyatidés que sont *Dasyatis pastinaca* ou pastenague commune ; *Dasyatis tortonesei* ou pastenague de Tortonèse ; *Dasyatis centroura* ou pastenague épineuse (Figure 2) (voir Annexe 3 pour le détail de la morphologie des raies de l'ordre des Myliobatiformes et de la famille des Dasyatidés) (Riutort et Sittler, 2022).

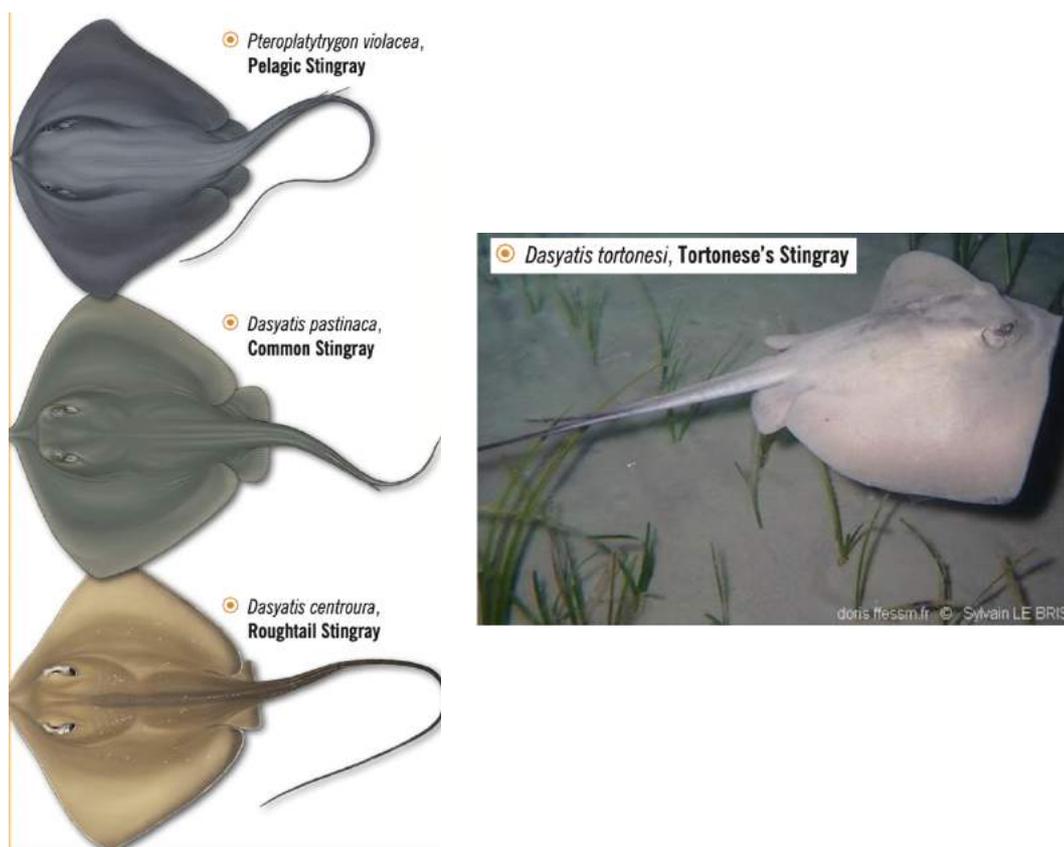


Figure 2 : illustrations des trois autres espèces de la famille des Dasyatidés pouvant être confondues avec *Pteroplatytrygon violacea*. Source : Dando Marc, The Shark Trust, 2020 ; Le Bris Sylvain.

## 1. Caractéristiques morphométriques

### 1.1. Repères anatomiques de mesures chez les raies de la famille des Dasyatidés

Les raies sont des espèces aplaties dorso-ventralement avec une symétrie bilatérale. Chez les raies pastenagues les caractéristiques de la tête, non protubérante mais légèrement soulevée (Last *et al.*, 2016a), peuvent être renseignées par la mesure de la longueur du museau ou distance pré-orbitale (Figure 3) (Marramà *et al.*, 2019). Le rostre, partie la plus antérieure du neurocrâne ou boîte crânienne, est absent chez toutes les raies de l'ordre des Myliobatiformes, dont *P. violacea*. Le tronc est caractérisé le plus souvent par la mesure, en centimètres (cm), de la largeur du disque pectoral (DW) formé par l'unification des nageoires pectorales avec la tête (voir B/1.2.) (Figure 3). Plus occasionnellement la longueur du disque (DL), la longueur totale (TL) ou la longueur en avant de l'aiguillon peuvent être renseignées (Figure 3). Toutefois, la queue étroite et longue est souvent endommagée à son extrémité ce qui ne permet pas d'effectuer l'ensemble des mesures (Last *et al.*, 2016a).

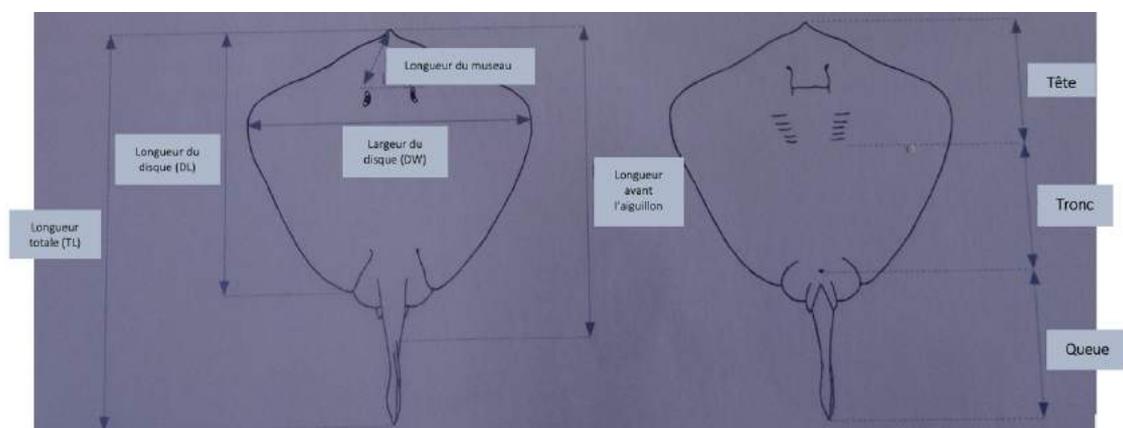


Figure 3 : repères anatomiques de mesures chez les raies pastenagues. D'après Last *et al.*, 2016a.

### 1.2. Taille et poids de *Pteroplatytrygon violacea*

Les données quant à la taille des individus varient selon la latitude (et donc selon la température et les saisons). C'est pourquoi les intervalles de taille et de poids fournis par la suite proviennent d'une synthèse des données de différents articles, afin d'obtenir un intervalle indépendant de la zone géographique (Wilson et Beckett, 1970 ; FAO , 1995 ; Ebert et Squillante, 2003 ; Allen *et al.*, 2006 ; Ellis, 2007 ; Siqueira et Sant'Anna, 2007 ; Akhilesh *et al.*, 2008 ; Forselledo *et al.*, 2008 ; Ribeiro-Prado et Amorim, 2008 ; Neer, 2008 ; Véras *et al.*, 2009 ; Zacharia *et al.*, 2011 ; Suresh et Raffi, 2013 ; Véras *et al.*, 2014a ; Véras *et al.*, 2014b ; Weidner, 2014 ; Antonenko *et al.*, 2015 ; Last *et al.*, 2016a ; Santhanam, 2017 ; Ergüden *et al.*, 2018 ; UICN, 2022).

Les dimensions des femelles adultes varient de 28 à 84 cm DW et de 24 à 82 cm DW pour les mâles. Tous sexes confondus les DW varient en moyenne de 42,2 à 61 cm avec une classe de taille préférentielle de 49 à 54 cm DW chez les femelles et de 43 à 48 cm DW chez les mâles. Les longueurs totales mesurées varient entre 91 cm et 160 cm sans dommage de la queue. La taille maximale recensée dans la nature est de 90 cm DW pour les femelles et de 96 cm DW pour les mâles. L'individu captif le plus gros était une femelle de 96 cm DW et de 46 kg. Les subadultes ont une taille comprise entre 19 et 39 cm DW, tous sexes confondus. Il existe un dimorphisme sexuel avec des femelles plus larges que les mâles (Figure 4).

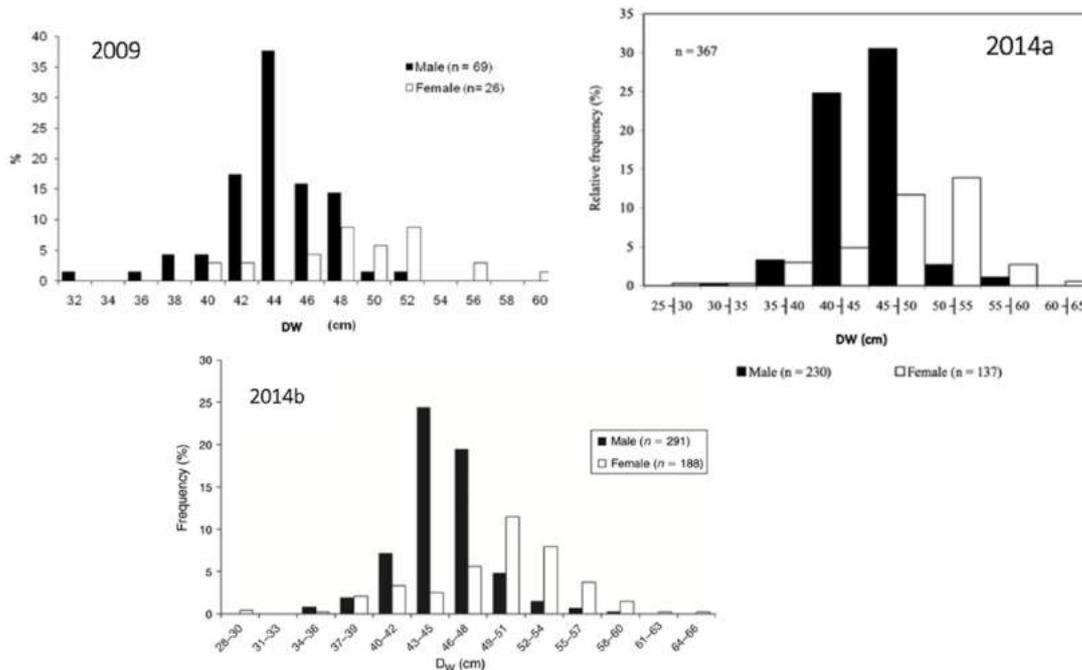


Figure 4 : distribution des largeurs de disque (DW) chez des mâles (noir) et des femelles (blanc) de *Pteroplatytrygon violacea* capturés en 2009 et 2014 dans l'Atlantique Sud-Ouest. D'après Véras *et al.*, 2009 ; Véras *et al.*, 2014a ; Véras *et al.*, 2014b.

Le poids varie de 2,4 à 8,5 kg, avec un poids maximal publié de 50 kg.

## 2. Le squelette

Chez les Élaémobranches, le squelette est composé d'un endosquelette simple constitué du squelette interne de la tête, du corps, de la queue et des nageoires ; et d'un exosquelette (voir Annexe 2, I/A/1. pour plus de détails), qui comprend les écailles placoïdes et leurs dérivés (dents et aiguillons venimeux) (Last *et al.*, 2016a). Il assure la protection de la peau et des différents organes, tout en servant de structure de soutien pour ces derniers et la musculature (Lebel, 2017).

### 2.1. Le tégument et les écailles placoïdes

Chez les raies les écailles ne sont pas présentes sur tout le corps, à l'inverse des requins. Les raies se protègent à l'aide d'un mucus gluant, nommé cuticule, et sécrété par des glandes à mucus présentes sur la surface de l'épiderme (Hamlett *et al.*, 1999).

Chez *P. violacea* les écailles sont normalement seulement présentes chez les grosses femelles (Last *et al.*, 2016a). En conséquence, la surface corporelle est lisse à l'exception d'une rangée de petites épines naissant au niveau de la nuque et se poursuivant le long de la ligne médiale du dos (Riutort et Sittler, 2022). Ces écailles, unités plates et non chevauchantes, sont des appendices individuels avec la structure d'une dent et implantées dans la peau, c'est pourquoi elles sont également appelées denticules dermiques (voir Annexe 2, I/A/2.1. pour plus de détails) (Figure 5). D'un point de vue évolutif, ce sont donc les dents qui sont des écailles modifiées. Les écailles prennent une variété de formes et de tailles selon les espèces, restant toutefois inférieures ou égales à deux millimètres (mm) de long (Hamlett *et al.*, 1999).

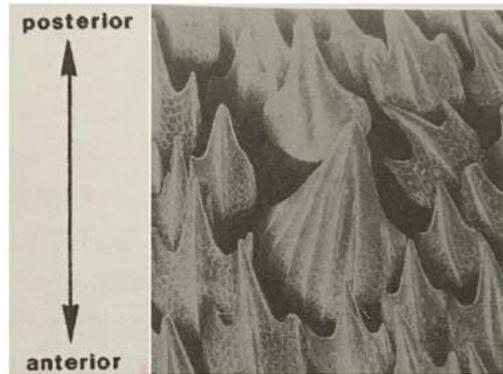


Figure 5 : micrographie électronique à balayage montrant les écailles placoides d'un spécimen de Pristiure à bouche noire, *Galeus melanostomus*. On observe une grande écaille centrale à multiples arêtes latérales. Grossissement : x74. Source : Hamlett et al., 1999.

Chez *P. violacea* la face dorsale, les plis de peau et la portion antérieure de la queue sont de couleur violet à bleu-vert foncé (Figure 6) (Smith, 1986 ; Riutort et Sittler, 2022). La face ventrale est souvent plus claire (Riutort et Sittler, 2022). Cette caractéristique nommée « contre-ombrage » est un type de camouflage ne permettant pas de percevoir le contraste entre l'animal et son environnement et facilitant probablement la capture des proies par surprise (Véras et al., 2009). Le cloaque et les épines sont plus pâles. Toutefois, la couleur perçue de cette espèce varie en fonction de la fraîcheur des individus : la perte du revêtement muqueux protecteur peut les faire apparaître gris foncé à marron ou brun-rougeâtre sur la face dorsale et plus clair en dessous (Figure 6) (Beckett et Wilson, 1970).

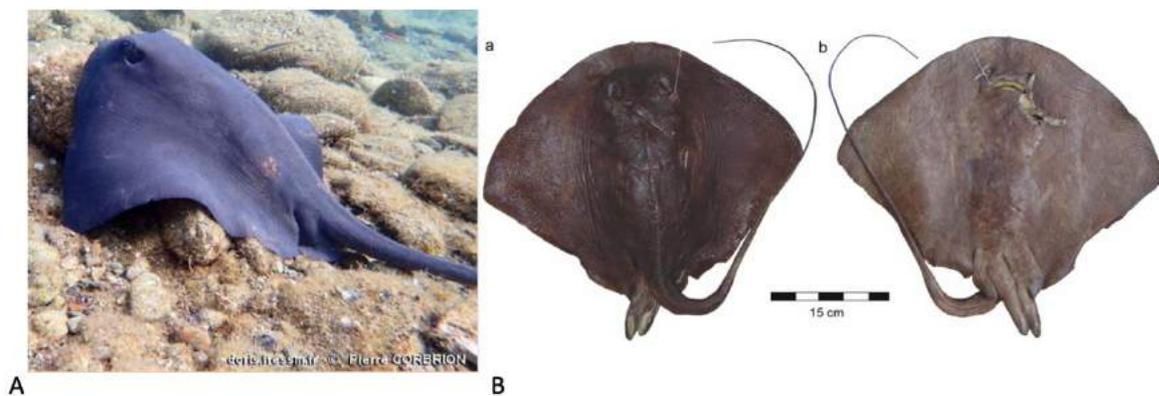


Figure 6 : comparaison de l'apparence visuelle et de la couleur de *Pteroplatytrygon violacea*, vivante (A) et après capture (B). Source : Corbrion Pierre ; Siqueira et de Sant'Anna, 2007.

## 2.2. Les aiguillons de la famille des Dasyatidés

Parmi les familles de raies pastenagues, les Dasyatidés et les Urolophidés sont les plus venimeuses. Les raies Dasyatidés ont des aiguillons ou épines venimeuses, plus longues que toutes les autres espèces et positionnées plus distalement sur la queue. La combinaison de ces deux paramètres fait que ce groupe de raies est le plus dangereux. L'appareil à venin est composé de la queue ou appendice caudal, d'une épine barbelée (avec des barbes) associée de sa gaine tégumentaire et des glandes à venin, glandes multicellulaires épidermiques. Ces trois derniers éléments se regroupent sous le terme de dard (Hamlett et al., 1999). En

moyenne, le dard est plus développé chez les mâles, 147 mm, que chez les femelles, 128 mm, et l'épine peut atteindre 37 cm. Malgré un dard purement défensif pour la plupart des espèces, dont *P. violacea* (Santhanam, 2017), il représente un risque d'envenimation pour les pêcheurs. Les barbes, qui facilitent la déchirure de la gaine tégumentaire et le maintien de l'épine dans la peau de la victime, varient en nombre de 191 chez les mâles à 161 chez les femelles (Riutort et Sittler, 2022).

Chez *P. violacea* la longueur de la queue peut atteindre deux fois la longueur du disque quand elle n'est pas endommagée. Par ailleurs, elle ne présente pas de tubercules épineux (protubérances cutanées pointues) (Santhanam, 2017). *P. violacea* possède entre une à trois épines dans le tiers antérieur de la queue (Riutort et Sittler, 2022), chacune avec deux sillons ventraux permettant le passage du venin (Last *et al.*, 2016a). Ces dernières, rigides, sont considérées comme des écailles modifiées et ne poussent pas après avoir atteint une taille définitive. Elles grandissent périodiquement par addition de dentine à leurs extrémités proximales et en périphérie. Chez *P. violacea* ses épines se renouvellent annuellement (Wilson et Beckett, 1970).

## B/ La locomotion et la navigation chez les raies

### 1. Les structures anatomiques impliquées dans la locomotion

L'endosquelette (voir Annexe 2, B/ pour plus de détails) comprend le squelette axial avec le crâne et la colonne vertébrale et le squelette appendiculaire qui supporte les nageoires (Hamlett *et al.*, 1999).

#### 1.1. La colonne vertébrale

Les Élasmobranches ont entre 60 et 477 vertèbres, décomptées de l'origine du crâne à l'extrémité de la queue lorsque c'est possible. Chez les raies, la colonne vertébrale présente des modifications anatomiques diminuant la flexibilité et augmentant la rigidité afin de soutenir les nageoires pectorales fortement élargies. Les vertèbres antérieures, juste en arrière du neurocrâne, sont fusionnées par leur centre vertébral, dont la minéralisation est fortement réduite, en un tube rigide appelé synarcual cervicothoracique. Cette structure sert de support à la nageoire pectorale des raies (Johanson *et al.*, 2013). À quelques exceptions près, elle s'étend de la région branchiale de la tête à la ceinture thoracique. Elle peut comprendre 8 à 45 vertèbres. Il faut savoir que chez les Myliobatiformes (incluant *P. violacea*) un second synarcual thoraco-lombaire est présent (Johanson *et al.*, 2013). Il comprend une douzaine ou plus de vertèbres et soit jouxte la synarcuale cervicothoracique, soit est séparée de celle-ci par une ou plusieurs vertèbres intermédiaires libres. Le reste du squelette axial est composé de vertèbres libres. Chez la plupart des raies, les vertèbres s'étendent jusqu'à l'extrémité du squelette de la nageoire caudale. Cependant, chez certains Myliobatidés (raies-aigles), le centre vertébral peut être absent derrière ou même en avant de l'aiguillon de la queue et la colonne vertébrale secondairement non segmentée s'étend jusqu'au bout de la queue (Hamlett *et al.*, 1999).

## 1.2. Les nageoires pectorales et pelviennes

L'endosquelette se compose de pièces radiales antérieures, le proptérygium, le mésoptérygium et le métaptérygium, qui sont des pièces squelettiques cartilagineuses (Figure 10). Le proptérygium est plus ou moins élargi vers l'avant et est segmenté en un axe propterygial. Les pièces radiales antérieures sont reliées distalement à de minces cartilages segmentés transversaux ou diagonaux, qui soutiennent la base de la nageoire et peuvent s'étendre dans sa partie distale. Les pièces radiales distales pectorales sont allongées, minces, divisées (de neuf à 30 segments ou plus) et séparées en plusieurs rangées distales (Figure 7). Les nageoires pectorales des raies sont dites aплésodiques car les pièces radiales distales n'atteignent pas les extrémités. Ces dernières sont terminées par des actinotriches, rayons dermiques cartilagineux composés de cératotriche (fines fibres élastiques et allongées de tissu conjonctif qui grandissent en diamètre et en longueur par incorporation de fibres de collagène (Hamlett *et al.*, 1999)), considérablement réduits à une fine frange distale (Figure 7) (Hamlett *et al.*, 1999). Le nombre de ces derniers fait partie des éléments morphologiques, avec le nombre de rangées de dents et la forme et le nombre de papilles orales présentes sur le plancher buccal, utilisés pour identifier les espèces de raies pastenagues. Une caractéristique unique des raies est la connexion des nageoires pectorales au crâne par le cartilage antéorbital (Figure 10), formant une grande structure rigide appelée disque pectoral (Figure 8) (Last *et al.*, 2016a). À l'inverse, les côtes étant vestigiales elles ne participent pas à la structure du disque (Figure 10) (SeaWorld Parks and Entertainment, 2022).

Chez *P. violacea*, la forme du disque ressemble à un large cône aplati avec l'extrémité antérieure uniformément arrondie. Sa largeur fait entre 1,3 à 1,4 fois sa longueur. L'apex (où se trouve le museau) et les extrémités postérieures sont anguleux (Figure 9) (Last *et al.*, 2016a). Le museau très court et arrondi mesure moins de 25 % de la longueur du disque (Marramà *et al.*, 2019).

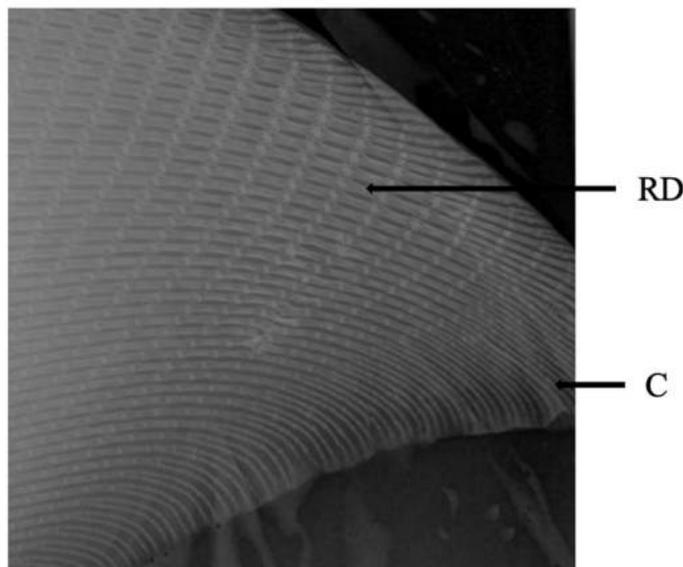


Figure 7 : radiographie d'une nageoire pectorale de raie mourine américaine, *Rhinoptera bonasus*. On observe les pièces radiales distales (RD) fortement divisées et les rayons dermiques cartilagineux de cératotriche (C). D'après Culpepper et Mylniczenko, 2017.

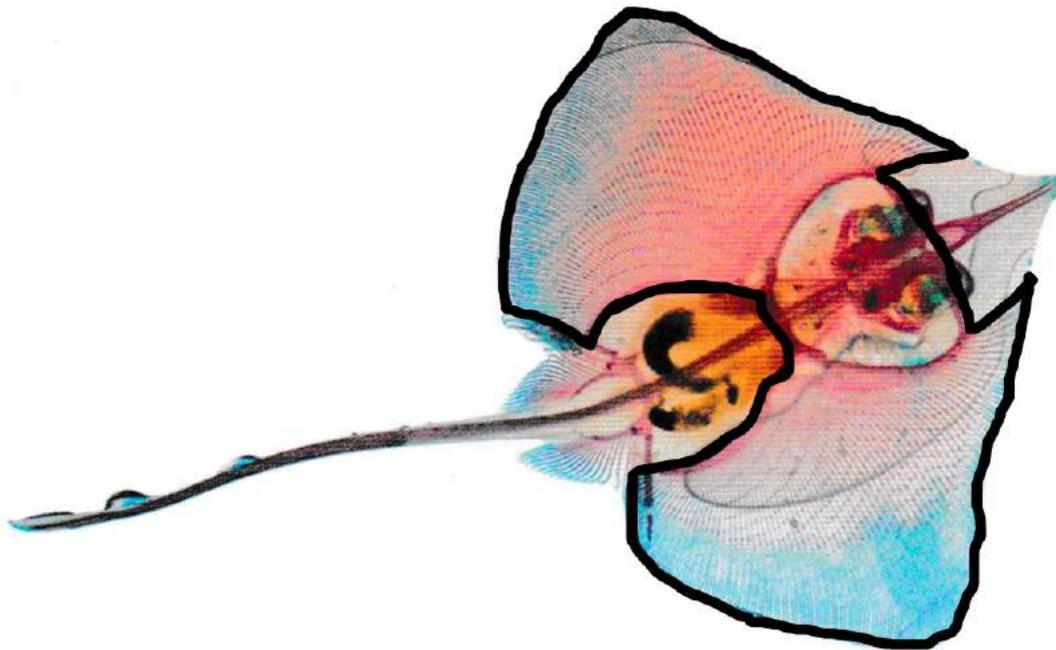


Figure 8 : disque pectoral (trait noir) d'une raie formé par la fusion des nageoires pectorales avec la tête et le tronc. D'après Last *et al.*, 2016a.

Les nageoires pelviennes plésodiques, c'est-à-dire que les pièces radiales distales vont jusqu'à l'extrémité de la nageoire, ont une expansion des muscles radiaux qui permet d'améliorer leur mobilité et leur flexibilité. Les lobes postérieurs ont des fonctions de gouvernail et de freinage (Hamlett *et al.*, 1999). Chez *P. violacea*, les nageoires pelviennes sont arrondies et normalement peu étendue en arrière du disque (Last *et al.*, 2016a). De plus, la queue qui n'intervient pas dans la locomotion, présente dans sa moitié postérieure (après l'aiguillon) un pli de peau ventral, vestige de la nageoire caudale, dont l'étroitesse et la hauteur sont variables. Cette dernière est en général inférieure à la hauteur de la queue à sa moitié. Le pli dorsal quant à lui est rudimentaire ou absent (Last *et al.*, 2016a). Les deux nageoires dorsales et la nageoire anale sont absentes.

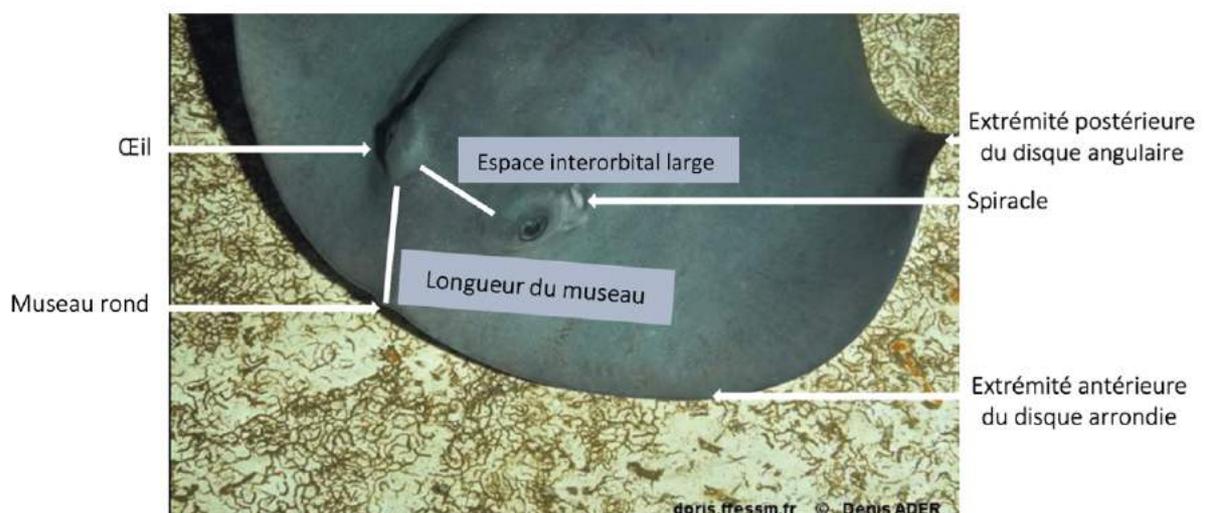


Figure 9 : illustration de la morphologie de la face dorsale de la tête de *Pteroplatytrygon violacea*. Les spiracles sont deux orifices respiratoires présent en arrière des yeux. D'après Ader Denis.

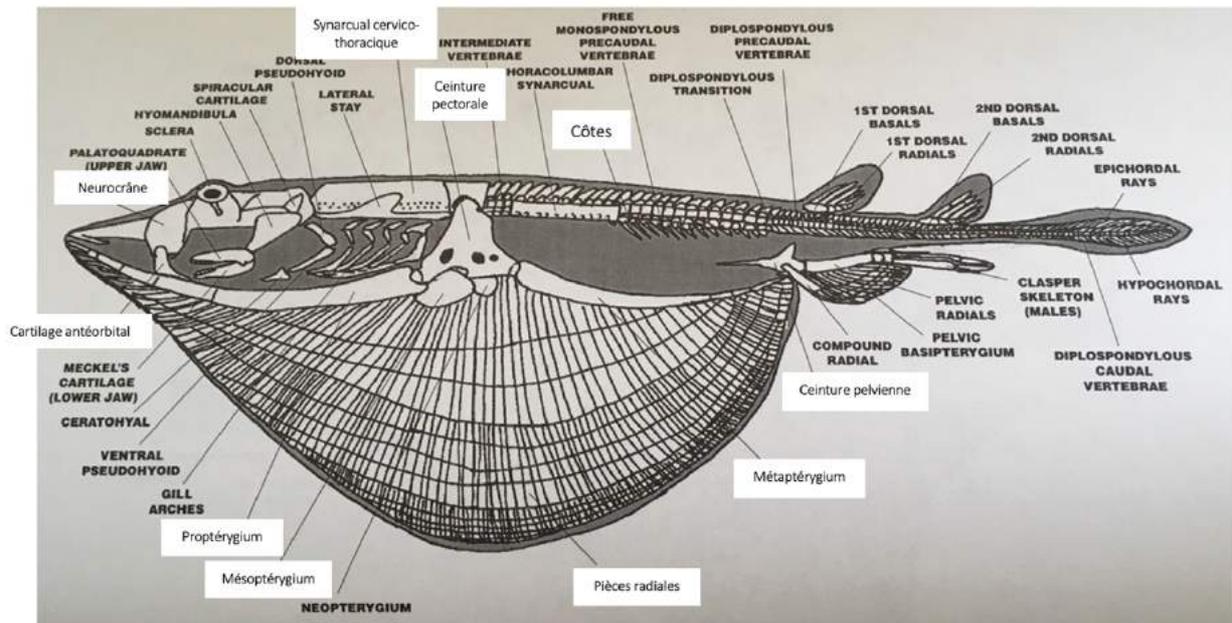


Figure 10 : schématisation d'un squelette de raie en vue latérale. L'attachement entre eux du neurocrâne via le cartilage antéorbital, du cartilage synarcual cervicothoracique, de la ceinture pectorale et du propterygium pectoral permet de former un support solide pour le disque pectoral. D'après Hamlett *et al.*, 1999.

### 1.3. Les ceintures thoracique et pelvienne

Le squelette appendiculaire des raies comprend également les ceintures, thoracique et pelvienne. La ceinture thoracique en forme de « U » aplati et allongée dans le sens antéro-postérieur, s'attache dorsalement à la colonne vertébrale (Figure 10). Elle est formée de la scapula et du coracoïde (Hamlett *et al.*, 1999). La ceinture pelvienne quant à elle, est noyée dans la masse musculaire ventrale et n'est pas reliée au reste du squelette axial. Elle présente une organisation moins développée mais similaire à celle des Vertébrés supérieurs, avec deux pièces soudées dans l'axe médian formant une plaque transversale aplatie ou cylindrique, la barre pubienne, et deux processus, l'un ischiatique et l'autre iliaque. Les nageoires pelviennes sont attachées à la base de cette dernière (Hamlett *et al.*, 1999).

## 2. La physiologie de la locomotion

### 2.1. Le type de locomotion chez *Pteroplatytrygon violacea*

Les raies se propulsent dans l'eau soit avec leur corps et leur queue, locomotion à base axiale, soit avec leurs nageoires pectorales (Rosenberger, 2001b). La locomotion basée sur les nageoires pectorales a été traditionnellement divisée en deux catégories : ondulation et oscillation. La différence réside dans le nombre d'ondes longitudinales, calculé en divisant la longueur du museau à la marge postérieure du disque par la longueur d'onde (distance parcourue par une onde entre deux amplitudes maximales), présentes au même moment sur les nageoires pectorales. Pour l'ondulation, appelée locomotion « rajiforme » (Rosenberger, 2001b), il y a plus d'une onde ; pour l'oscillation, appelée locomotion « mobuliforme » (Rosenberger, 2001b) similaire au battement des ailes chez les oiseaux, il y a moins d'une demi-onde. L'ondulation, mode de nage le plus courant chez les raies et majoritaire chez les

raies pastenagues, aboutit à la création d'une vague qui passe postérieurement au corps à un rythme plus élevé que celui de la vitesse de nage (Hamlett *et al.*, 1999). En outre, les raies sont capables d'utiliser sélectivement chaque nageoire pectorale augmentant leur habilité pour tourner autour d'un point et pour changer rapidement de direction (Last *et al.*, 2016a). Bien que le comportement locomoteur soit classé dans des catégories, il existe un continuum de comportement chez les raies. *P. violacea* présente un mode de nage intermédiaire entre l'ondulation et l'oscillation, avec 0,74 onde sur les nageoires pectorales pour une fréquence, nombre de fois qu'une onde passe sur les nageoires pectorales par secondes, de 0,78 Hz.

L'analyse de la vitesse de la locomotion met en évidence plusieurs caractéristiques de la nage chez *P. violacea* (Rosenberger, 2001b). La fréquence des battements de nageoires, déterminée comme le nombre de cycles de battements de nageoires par seconde, augmente considérablement avec l'augmentation de la vitesse. Cette fréquence dépend de la taille des nageoires : les mouvements sont habituellement plus rapides quand les nageoires sont plus courtes (Last *et al.*, 2016a). De plus, la vitesse de l'onde de propulsion, calculée comme la distance parcourue par l'onde dans le tiers médian de la nageoire divisée par le temps nécessaire pour parcourir cette distance, augmente de manière significative avec l'augmentation de la vitesse. Enfin, le nombre d'ondes et l'amplitude restent constants avec la vitesse. Pour conclure, la fréquence et le nombre d'ondes sont significativement plus faibles et l'amplitude de la nageoire est plus élevée que chez les autres espèces de Dasyatidés. Les caractéristiques de ces différents paramètres de nage sont ainsi adaptées aux déplacements longs et relativement lents de *P. violacea* dans l'environnement pélagique.

## 2.2. Les structures impliquées dans le mouvement

Les muscles élévateurs ventraux des nageoires pectorales, et donc abaisseurs du corps, sont considérablement plus développés en termes de masse que les muscles abaisseurs dorsaux des nageoires, et donc élévateur du corps (Hamlett *et al.*, 1999). Bien que paradoxal à première vue, ce constat s'explique d'une part par la forme convexe dorsale de la raie et d'autre part par la force propulsive dirigée vers le bas et vers l'arrière des ondes, générées par une série de contraction des muscles ptérygoidaux dorsaux et ventraux, qui parcourent les nageoires pectorales lors de la nage. En effet, la musculature est adaptée pour compenser cette force propulsive et pour générer une portance vers l'avant lors de la nage. Les fibres blanches (Figure 11), qui constituent la majeure partie des unités des nageoires, varient en longueur selon leur position dans la nageoire et sont de très gros diamètre (jusqu'à 340 picomètres (pm)) ; leur métabolisme est principalement anaérobie c'est-à-dire qu'il ne consomme pas de dioxygène ( $O_2$ ). En revanche, les fibres rouges (Figure 11) sont de plus petit diamètre (jusqu'à 160 pm) et sont aérobies, consommatrices d' $O_2$ . Enfin, il existe des fibres intermédiaires qui sont intermédiaires entre les types de fibres rouges et blanches. En termes de fonctionnalité se sont les fibres rouges superficielles qui sont mobilisées lors de la nage à vitesse normale et les fibres blanches sont recrutées lors de mouvements de nage rapide.

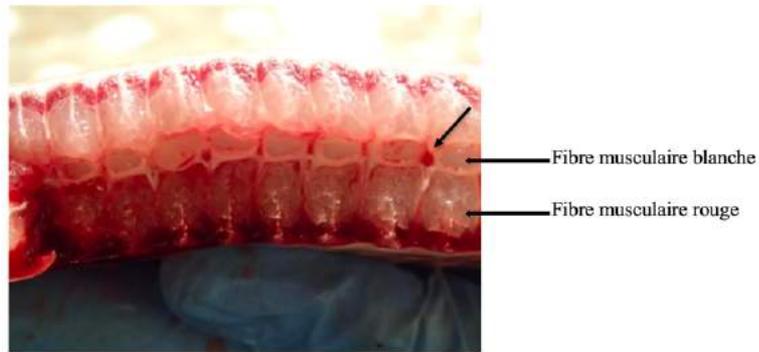


Figure 11 : section transversale des fibres musculaires rouges et blanches au niveau d'une nageoire pectorale de raie pastenague américaine, *Hypanus americanus*. La flèche noire désigne un vaisseau sanguin. D'après Culpepper et Mylniczenko, 2017.

Deux organes mécanoréceptifs spécialisés innervés par la moelle épinière sont connus chez les Élasmobranches : les corpuscules de Wunderer sont situés dans les couches profondes de la peau et répondent à la stimulation tactile ainsi qu'aux mouvements des nageoires ; et les terminaisons nerveuses sensibles de Poloumordwinoff, présentes uniquement chez les raies dans les nageoires pectorales, qui sont sensibles à l'étirement. Ces organes intermusculaires seraient impliqués dans des mécanismes de contrôle postural, pour coordonner l'activité des divers muscles de la nageoire pectorale, facilitant la nage indispensable pour se maintenir dans la colonne d'eau en l'absence de vessie natatoire.

Ainsi, l'endosquelette des nageoires pectorales ainsi que la musculature dorsale et ventrale associée, contribue à faire du disque pectoral des raies un propulseur très flexible et mobile. Cette structure est adaptée pour produire des ondes sinusoïdales ou un battement dorso-ventral hautement contrôlés pour la locomotion, permettant la navigation dans l'océan à la recherche de nourriture et de partenaires.

### 3. Le système électrosensoriel, implications dans l'orientation et la navigation

#### 3.1. Présentation morpho-anatomique et physiologique du système électrosensoriel

Les Élasmobranches ont un système électrosensoriel, qu'ils utilisent pour détecter les champs électriques (Annexe 4, III/). Les récepteurs impliqués sont les ampoules de Lorenzini, qui mesurent les différences de potentiel entre l'eau située au niveau des pores cutanés et la surface des cellules réceptrices situées à l'intérieur des ampoules (Hamlett *et al.*, 1999). Chaque ampoule est composée de cellules sensorielles, de cellules de soutien et d'un tube en forme de canal qui s'ouvre au niveau de la peau par des pores (Figure 12). Un gel de glycoprotéine aux propriétés conductrices similaires à celles de l'eau de mer remplit le canal et la lumière ampullaire de sorte que les pores de surface, de moins d'un millimètre de diamètre, sont électriquement connectés à la partie apicale de l'épithélium sensoriel (Newton *et al.*, 2019). Chez la plupart des Élasmobranches les ampoules sont lobulaires (Figure 12), c'est-à-dire qu'elles sont formées de multiples alvéoles débouchant sur un seul et même canal (Newton *et al.*, 2019). Les ampoules peuvent être regroupées en grappes sous la peau avec jusqu'à 400 canaux ampullaires rayonnant dans de nombreuses directions à partir d'une grappe donnée. Le nombre et l'emplacement des groupes d'ampoules peuvent varier selon les espèces.

Environ cinq à six fibres afférentes innervent les centaines de cellules réceptrices dans une ampoule. Chaque groupe ampullaire est innervé par une branche distincte des nerfs de la ligne latérale antérieure (Hamlett *et al.*, 1999). Des études embryologiques chez les Élaémobranches ont révélé que ces nerfs constituent des nerfs crâniens supplémentaires (jusqu'à six) qui ne sont pas liés à d'autres nerfs. Il existe une somatotopie au niveau du tronc cérébral de l'innervation par ces nerfs, c'est-à-dire que les nerfs de la ligne latérale antérieure innervent les mécanorécepteurs et les électrorécepteurs de la tête tandis que les nerfs de la ligne latérale postérieure n'innervent que des mécanorécepteurs du tronc. Les projections ont ensuite lieu vers le télencéphale et le cervelet (Annexe 4, III/3. pour plus de détails) (Newton *et al.*, 2019).

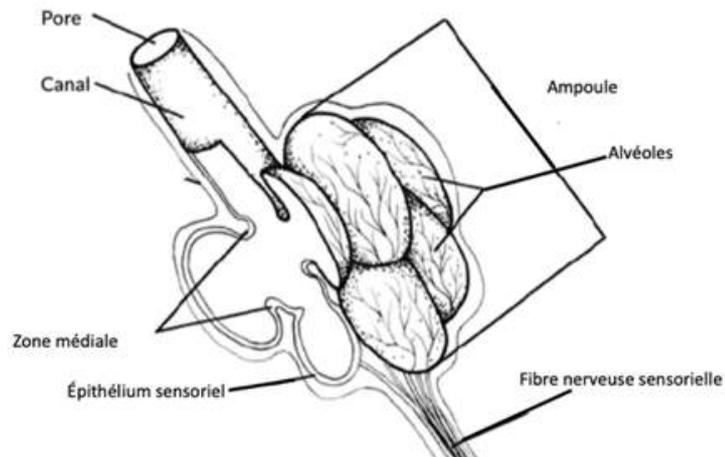


Figure 12 : représentation d'une seule ampoule de Lorenzini d'une Rhinobatidé, *Aptychotrema rostrata*. Le pore du canal s'élargit de manière proximale jusqu'à un bulbe ampullaire. L'ampoule est formée de plusieurs alvéoles disposées en grappe où l'épithélium des alvéoles adjacentes et le canal sont séparés par la zone médiale. Une fibre nerveuse sensorielle s'étend à partir de l'extrémité proximale de l'ampoule. D'après Newton *et al.*, 2019.

Les ampoules de Lorenzini sont réparties dorsalement et ventralement sur la tête et les nageoires pectorales, avec une complexité plus importante sur la surface ventrale chez toutes les espèces. Chez les raies pastenagues les canaux s'étendent sur la surface ventrale du corps et vers les extrémités des ailes avec une densité accrue autour de la bouche (Figure 13) (Jordan *et al.*, 2009b), les pores étant beaucoup plus petits autour de cette zone (Jordan, 2008). La variation dans le nombre de pores, la densité et la distribution est négligeable à l'échelle intraspécifique (Jordan, 2008). Ces caractéristiques sont responsables des propriétés physiologiques (taille, forme, résolution) du champ électrique perçu et permettent l'adaptation aux modifications écologiques (régime alimentaire) survenant chez les Élaémobranches (Newton *et al.*, 2019). Une étude comparative (Jordan, 2008) entre *Pteroplatytrygon violacea*, *Urobatis halleri* et *Myliobatis californica* montre que *P. violacea* présente les zones de couverture relative dorsale et ventrale les plus similaires en comparaison des deux autres espèces (Figure 13). Le nombre de pores électrosensoriels ventraux est de  $553 \pm 26$  (Jordan *et al.*, 2009b) tandis que le nombre de pores dorsaux est plus faible mais leur distribution plus large. Toutefois, la différence du nombre de pores entre les deux surfaces est la moindre par rapport aux deux autres espèces. Par ailleurs, la disposition spatiale, combinée à la longueur de chaque canal, dicte la forme tridimensionnelle du champ électrique perçu et la sensibilité des récepteurs ampullaires. Cette dernière est dépendante

de la longueur des canaux ampullaires, de leur taux de convergence et de l'axe du champ électrique perçu par rapport aux canaux (Jordan *et al.*, 2009b ; Bedore *et al.*, 2014). Elle est maximale lorsqu'un champ électrique uniforme est parallèle à la projection du canal et augmente avec la longueur du canal. Un amas ampullaire avec de longs canaux sera plus sensible aux champs faibles à grande échelle comme ceux utilisés pour obtenir des informations directionnelles pour l'orientation initiale vers des signaux bioélectriques ou pour la navigation et la migration en utilisant des champs électriques uniformes (Jordan, 2008). Inversement, un groupe avec de nombreux canaux courts conviendra à la détection de champs électriques plus forts de proies cryptiques à courte distance (Rivera-Vicente *et al.*, 2011). De plus, une densité élevée de petits pores à canaux courts concourt à une résolution spatiale accrue, c'est-à-dire une meilleure distinction des éléments dans l'espace (Jordan, 2008 ; Bedore *et al.*, 2014). Chez *P. violacea* la densité maximale de pores est inférieure à la moitié de celle des deux autres espèces. De plus, elle possède le plus petit nombre maximum de pores à la ligne médiane et une densité moindre autour de la bouche (Figure 13). Toutefois, la sensibilité aux champs électriques est similaire pour les trois espèces malgré une morphologie électrosensorielle différente. Ainsi, la réduction du nombre de pores ventraux et de leur densité chez *P. violacea*, en lien avec l'habitat pélagique, ne se traduit pas par des capacités électrosensorielles diminuées dans la précision de localisation d'une source ponctuelle (Jordan *et al.*, 2009b).

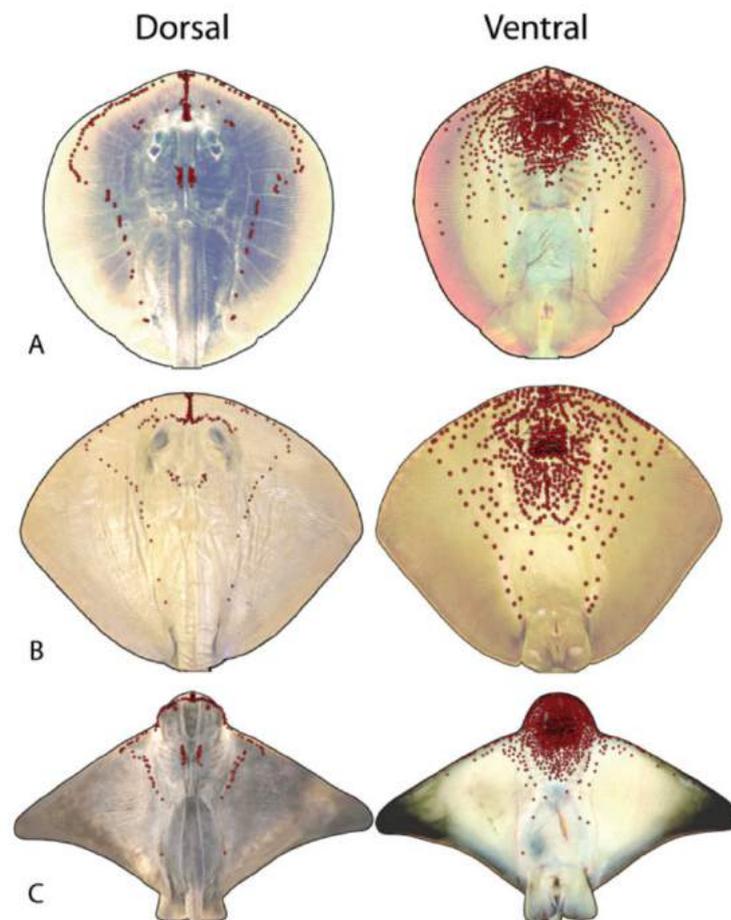


Figure 13 : schématisation de l'agencement des pores ventraux et dorsaux du système électrosensoriel chez trois espèces de raies. (A) *Urobatis halleri* (B) *Pteroplatytrygon violacea* (C) *Myliobatis californica*. Source : Jordan, 2008.

### 3.2. Des mécanismes d'orientation dans l'océan encore incertains

Plusieurs hypothèses sont émises pour comprendre le fonctionnement du système électrosensoriel des Élasmobranches utilisé dans la navigation et l'orientation (Hamlett *et al.*, 1999 ; Rivera-Vicente *et al.*, 2011 ; Lyons *et al.*, 2019 ; Newton *et al.*, 2019). Les courants marins océaniques et de marées traversent la composante verticale du champ géomagnétique terrestre (GMF pour GeoMagnetic Field), les deux autres composantes orthogonales sont horizontales, en produisant des champs électriques horizontaux uniformes. C'est-à-dire que ces champs présentent un sens, une direction et une valeur constante à travers le temps et l'espace permettant donc aux animaux nageant dans l'océan de maintenir un cap constant, mode d'orientation qualifié de passif (Rivera-Vicente *et al.*, 2011). Cette hypothèse est étayée par leur capacité à distinguer des gradients électriques de 5 nV/cm au niveau de leurs cellules électrosensorielles, valeur de sensibilité électrique qui correspond à des champs électriques induits par le mouvement physique de l'eau de mer, solution conductrice, à travers le GMF. De plus, la détection des indices de la localisation et de la direction du GMF pourraient être utilisés pour l'orientation active durant la nage et les migrations (Newton *et al.*, 2019). Les Élasmobranches peuvent détecter la polarité du GMF, différence de charge induite par les atomes, pour résoudre des tâches spatiales ainsi que des changements dans la force et l'angle d'inclinaison, deux indices magnétiques utiles pour se localiser (Newton *et al.*, 2019). La détection du champ magnétique se ferait indirectement via le mécanisme d'induction électromagnétique, phénomène physique lié aux variations de flux du champ magnétique entraînant l'apparition d'une force électromotrice. En effet, un Élasmobranche qui nage à travers le champ magnétique terrestre produit un champ électrique horizontal au niveau de sa tête et de son corps, induisant un champ électrique vertical dont la polarité et l'intensité peuvent être distinguées (Rivera-Vicente *et al.*, 2011). Ces caractéristiques permettent d'avoir une idée de la position et de la direction de l'animal dans l'espace sur la base de la stimulation différentielle des électrorécepteurs. Par ailleurs, l'asymétrie du réseau ampullaire augmente la sensibilité de détection de la direction du champ, c'est-à-dire que la direction du champ est localisée avec précision malgré des stimuli parfois faibles. Toutefois, on ne peut exclure l'existence d'une véritable cellule magnétoréceptive (Lyons *et al.*, 2019), distincte et spécifique comme des cellules contenant du fer, de la magnétite ou de la maghémite. Une autre hypothèse propose que les champs électriques induits par les mouvements locomoteurs soient directement détectés par les canaux ampullaires verticaux et que les informations reçues soient intégrées de manière centrale conjointement aux informations vestibulaires horizontales pour fournir un sens de boussole géomagnétique. Le groupe ampullaire hyomandibulaire semble particulièrement impliqué dans ce dernier mode de locomotion, en plus de la détection des champs électriques uniformes émis lors de l'orientation passive (Rivera-Vicente *et al.*, 2011). Toutefois, différents groupes ou sous-groupes ampullaires sembleraient intervenir selon les taxons. Ainsi, les tests empiriques manquant, aucune hypothèse ne prédomine à l'heure actuelle pour expliquer les processus d'orientation des Élasmobranches.

Pour conclure, les informations dont nous disposons quant aux mécanismes électrosensoriels d'orientation et de navigation dans l'océan restent incertaines. Il pourrait exister une différence de perception des champs électriques et des champs magnétiques, non expliquée pour l'heure (Rivera-Vicente *et al.*, 2011 ; Newton *et al.*, 2019).

## C/ L'alimentation

### 1. Les structures anatomiques impliquées dans l'alimentation

#### 1.1. Le tube digestif antérieur : préhension de la nourriture

##### 1.1.1. Les mâchoires et les lèvres

Le splanchnocrâne, squelette viscéral ou arcs viscéraux, comprend un ensemble de structures symétriques appariées bilatéralement qui soutiennent les mâchoires, la langue, les branchies et le pharynx. Le splanchnocrâne (Figure 16) comprend sept à neuf arcs viscéraux : l'arc mandibulaire ou mâchoires ; l'arc hyoïde support de la langue et des mâchoires ; et cinq (chez *P. violacea*) à sept arcs branchiaux. L'arc mandibulaire et l'arc hyoïde sont étroitement associés et attachés au neurocrâne, tandis que les arcs branchiaux sont proches mais derrière celui-ci. L'arc mandibulaire des Élamobranche se compose des cartilages de Meckel qui forment la mâchoire inférieure. Ils s'articulent sur les palatoquadrates ou cartilages palatocarrés, présents comme un seul élément cartilagineux et formant la mâchoire supérieure (Figures 14, 15 et 16) (Arratia et Schultze, 1991). Chez les raies, les mâchoires sont essentiellement suspendues sous le neurocrâne par les hyomandibules (Figures 15 et 16), la musculature de la mâchoire et de l'hyoïde et le tégument. Les mâchoires sont très protubérantes ventralement. La mâchoire supérieure fait protrusion à divers degrés et moments pendant l'alimentation en lien avec la méthode de capture des proies. Les nombreuses hypothèses émises pour expliquer cette particularité, sont toujours en lien avec une amélioration de l'efficacité de la fonction d'alimentation (Hamlett *et al.*, 1999).

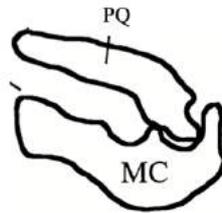


Figure 14 : schématisation de l'arc mandibulaire droit de *Pteroplatytrygon violacea*. MC : cartilage de Meckel ; PQ : palatoquadrate. D'après Rosenberger, 2001a.

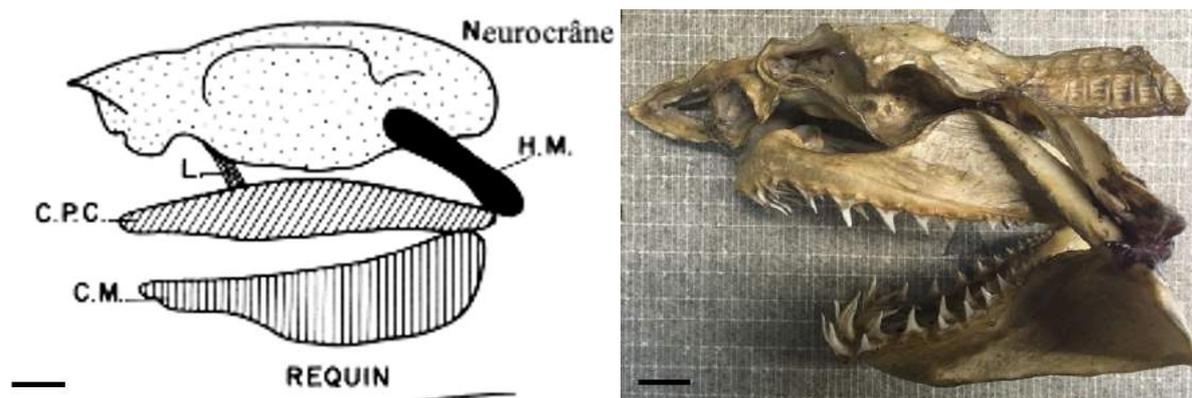


Figure 15 : schématisation et photographie de l'anatomie de l'arc mandibulaire chez un requin (Collection de l'enseignement des facultés des sciences de la vie, Faculté de Strasbourg). La mâchoire supérieure est reliée au neurocrâne postérieurement par l'hyomandibule et par un ligament antérieur. Il n'y a pas d'articulation directement entre les mâchoires et le neurocrâne. C.M. : cartilage de Meckel ; C.P.C. : cartilage palatocarré ; H.M. : hyomandibule. Échelle : 2 cm. Source : Jacquier Marie.

Les cartilages labiaux, au nombre de trois (Figure 16), sont des cartilages appariés externes à l'arc mandibulaire qui soutiennent les coins de la bouche. Ils forment la structure de soutien des plis labiaux superficiels et sont généralement délimités postérieurement et dorso-ventralement par les sillons labiaux. L'épaisseur de ces cartilages est fonction du régime alimentaire : ils sont plus épais chez les raies qui s'alimentent de proies au corps dur (crustacés par exemple) comme *P. violacea* (Last *et al.*, 2016a). Les lèvres sont souvent faibles et discrètes mais sont élargies et morphologiquement élaborées chez certaines raies. Ventralement et en arrière des dents sur le plancher buccal, se trouve un sillon qui définit la base de la langue ; celui-ci est réduit ou absent chez les raies (Hamlett *et al.*, 1999).

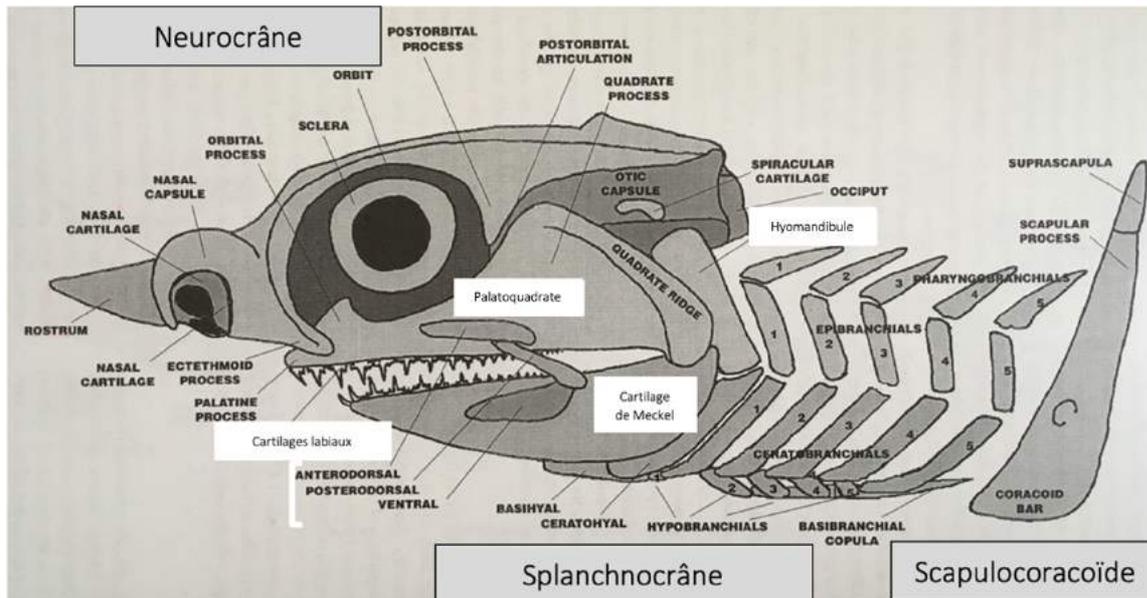


Figure 16 : schématisation de l'anatomie du crâne et de la ceinture thoracique d'un requin en vue latérale. Le splanchnocrâne commence avec l'arc mandibulaire, se poursuit par l'arc hyoïde et se termine par les arcs branchiaux numérotés de « 1 » à « 5 ». D'après Hamlett *et al.*, 1999.

### 1.1.2. Les dents

Les couches d'émail et de dentine augmentent en épaisseur à mesure que les dents avancent. La croissance de l'émail se termine tôt et limite la taille globale de la dent, tandis que la dentine continue d'augmenter en épaisseur aux dépens des tissus mous de la cavité pulpaire (Figure 17). Les dents atteignent leur pleine croissance avant d'atteindre le bord de la mâchoire, de sorte que plusieurs rangs peuvent être complètement développés avant d'atteindre la position fonctionnelle externe (Figure 18) (voir Annexe 2, I/A/2.2. pour plus de détails) (Hamlett *et al.*, 1999).

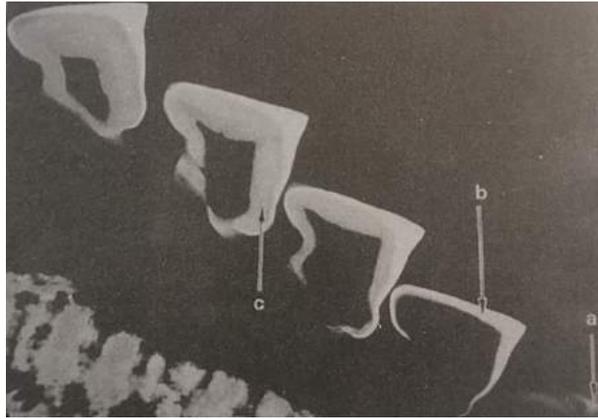


Figure 17 : micrographie d'une section longitudinale de la mâchoire inférieure et de dents minéralisées de *Squalus acanthias*. a : dent qui commence à se minéraliser en émail ; b : la dent suivante a une couche d'émail minéralisée tout autour de sa surface ; c : couche de dentine qui s'épaissit au détriment de la cavité pulpaire. Des tesselles (fragments) minéralisées autour du cartilage de la mâchoire sont visibles en bas à gauche. Grossissement : x11,2. Source : Hamlett et al., 1999.



Figure 18 : photographie d'une mâchoire inférieure de requin (Collection de l'enseignement des facultés des sciences de la vie, Faculté de Strasbourg). On observe la succession des rangées de dents dans le cartilage de la mâchoire. Échelle : 2 cm. Source : Jacquier Marie.

La plupart des raies présentent de petites dents non fusionnées entre elles, dont la morphologie est adaptée à leur régime alimentaire (écomorphologie de la dentition) (Last *et al.*, 2016a). En effet, *P. violacea* présente des dents coupantes cuspidées, autrement dit saillantes, adaptées pour saisir les petits crustacés (voir Partie II, I/B/) et qui diffèrent des dents plutôt lisses et plates de la plupart des espèces benthiques de Dasyatidés consommant des mollusques (Rosenberger, 2001b ; Vêras *et al.*, 2009 ; Lipej *et al.*, 2013). En outre, *P. violacea* possède 34 rangées de dents indépendantes sur la mâchoire supérieure, c'est-à-dire 17 rangées par héli-mâchoire supérieure. La mâchoire inférieure contient 39 rangées de dents, c'est-à-dire 19 rangées par héli-mâchoire, avec une dent symphysiale qui assure la jonction entre les deux héli-machaires (The Shark Trust, 2020). Ces différences observées dans la dentition sont des adaptations fonctionnelles au mode de vie pélagique et au régime alimentaire de *P. violacea* (Rosenberger, 2001b).

### 1.1.3. Morphologie de la face ventrale de la tête chez *Pteroplatytrygon violacea*

Les fentes labiales et les plis labiaux sont proéminents. La bouche est petite avec de nombreuses petites papilles orales et une mâchoire inférieure faiblement convexe. Les narines sont petites et circulaires et non recouvertes par le rideau nasal (unification des volets nasaux antérieurs). Ce dernier en forme de jupe est court, avec des marges latérales étendues sur les côtés (Marramà *et al.*, 2019) et avec une faible frange, c'est-à-dire que le bord postérieur libre présente une section nette (Figure 19) (Last *et al.*, 2016a). Toutefois, des variations ont été décrites au niveau de ce bord postérieur libre (Beckett et Wilson, 1970).

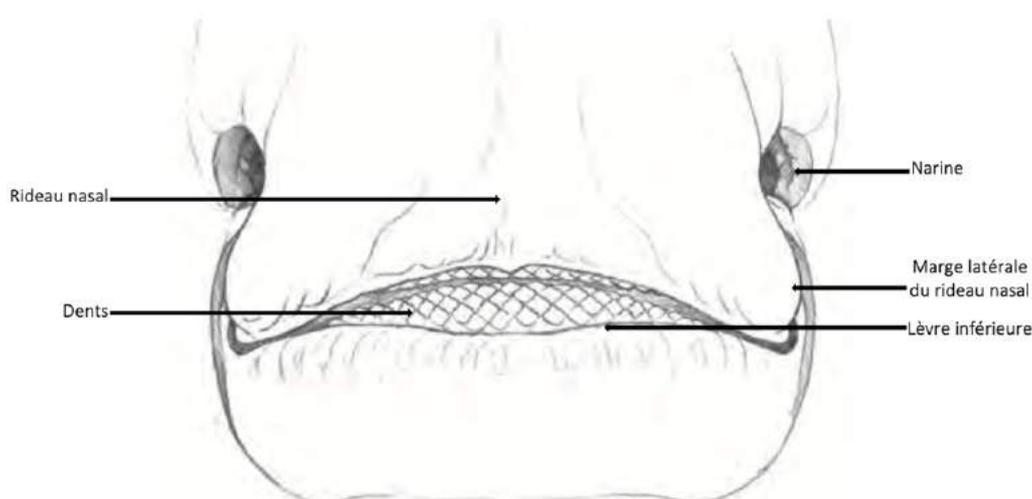


Figure 19 : illustration de la morphologie de la face ventrale de la tête de *Pteroplatytrygon violacea*. Source : Dando Marc, The Shark Trust, 2020.

### 1.2. L'œsophage et l'estomac

L'œsophage est un tube court et large entre les fentes branchiales et l'estomac (Figure 21). L'absence de sphincters à la transition avec l'estomac rend difficile leur différenciation qui peut toutefois se faire histologiquement. Il n'y a pas de glandes productrices d'enzymes ou d'acides dans la muqueuse, mais du mucus fortement sulfaté est sécrété (Hamlett *et al.*, 1999).

L'estomac (Figure 21) repose dorsalement au foie (voir Annexe 2, II/ pour plus de détails) et s'étend de l'œsophage au duodénum. Sa forme de « J » implique que la portion du cardia est descendante et la portion pylorique ascendante (Hamlett *et al.*, 1999).

### 1.3. L'intestin

Chez les Élasmobranches, l'intestin est constitué d'un intestin proximal (ou duodénum) suivi de l'intestin spiralé (iléon) et se termine par l'intestin postérieur (colon et rectum) (Hamlett *et al.*, 1999). Le duodénum (Figure 21) est généralement très court et forme simplement une chambre antérieure mais chez certaines espèces il peut atteindre une longueur considérable (Hamlett *et al.*, 1999).

Les Élastmobranches ont un intestin court (Figure 21) par rapport à la plupart des autres animaux. L'agrandissement de la surface est obtenu par la présence d'un pli en spirale de la muqueuse et de la sous-muqueuse le long d'une grande partie de la longueur de l'intestin dit « spiralé » (Hamlett *et al.*, 1999). Il existe de grandes variations dans l'anatomie du pli spiralé. Fondamentalement, quatre types différents ont été décrits (Culpepper et Mylniczenko, 2017) (Figure 20) : une spirale s'enroulant autour d'une colonne centrale et attachée à la paroi externe ; une série de cônes d'interconnexion dirigés postérieurement ; une série de cônes dirigés antérieurement ; et une valve de défilement avec la paroi centrale libre et la paroi externe attachée le long de la longueur de la paroi intestinale. Le nombre de tours de la spirale reflète le régime alimentaire et peut être aussi petit que deux ou trois, comme chez *Chimaera monstrosa*, ou jusqu'à cinquante, comme chez *Cetorhinus maximus*.

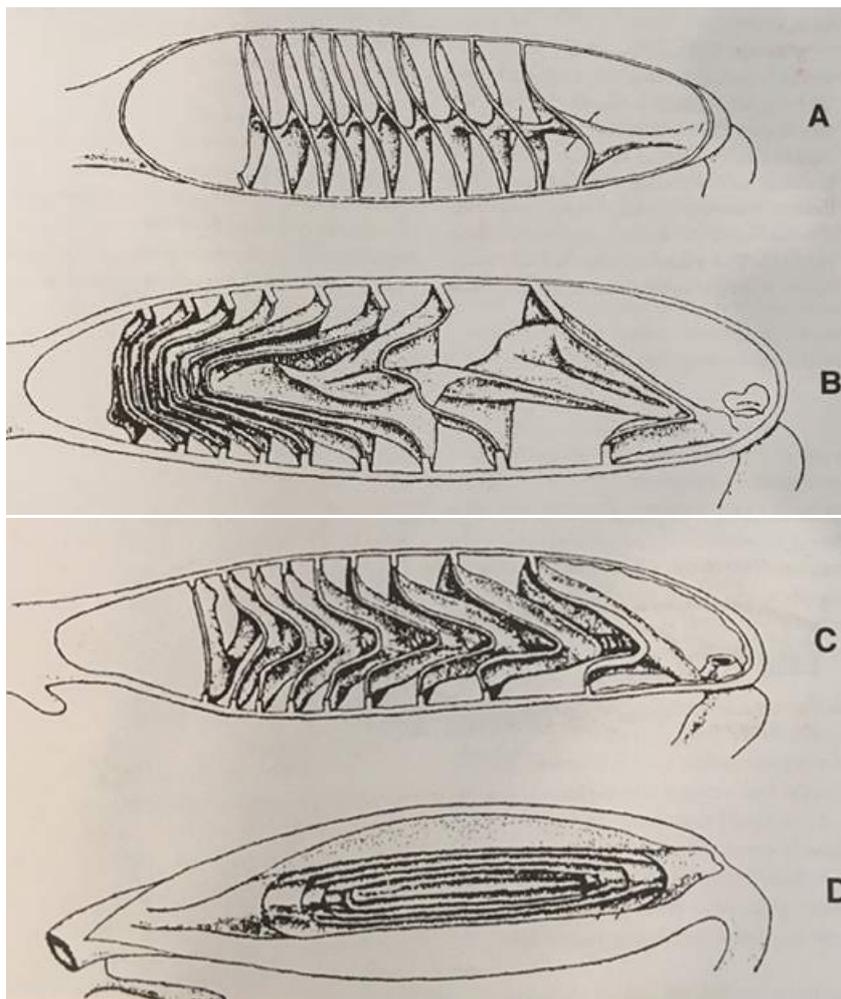


Figure 20 : schématisation des 4 types d'iléons trouvés chez les Élastmobranches. A : spirales en colonne ; B : cônes dirigés vers l'arrière ; C : cônes dirigés vers l'avant ; D : valves cylindriques. Source : Hamlett *et al.*, 1999.

Il n'y a pas de frontière claire entre l'iléon et l'intestin postérieur, qui se compose d'un colon (Figure 21) auquel fait suite le rectum qui débouche sur le cloaque (Hamlett *et al.*, 1999). Ce dernier, entre les bases des nageoires pelviennes, constitue une ouverture pour les systèmes urogénitaux, le rectum et les pores abdominaux qui connectent le cloaque avec la cavité abdominale (Last *et al.*, 2016a).

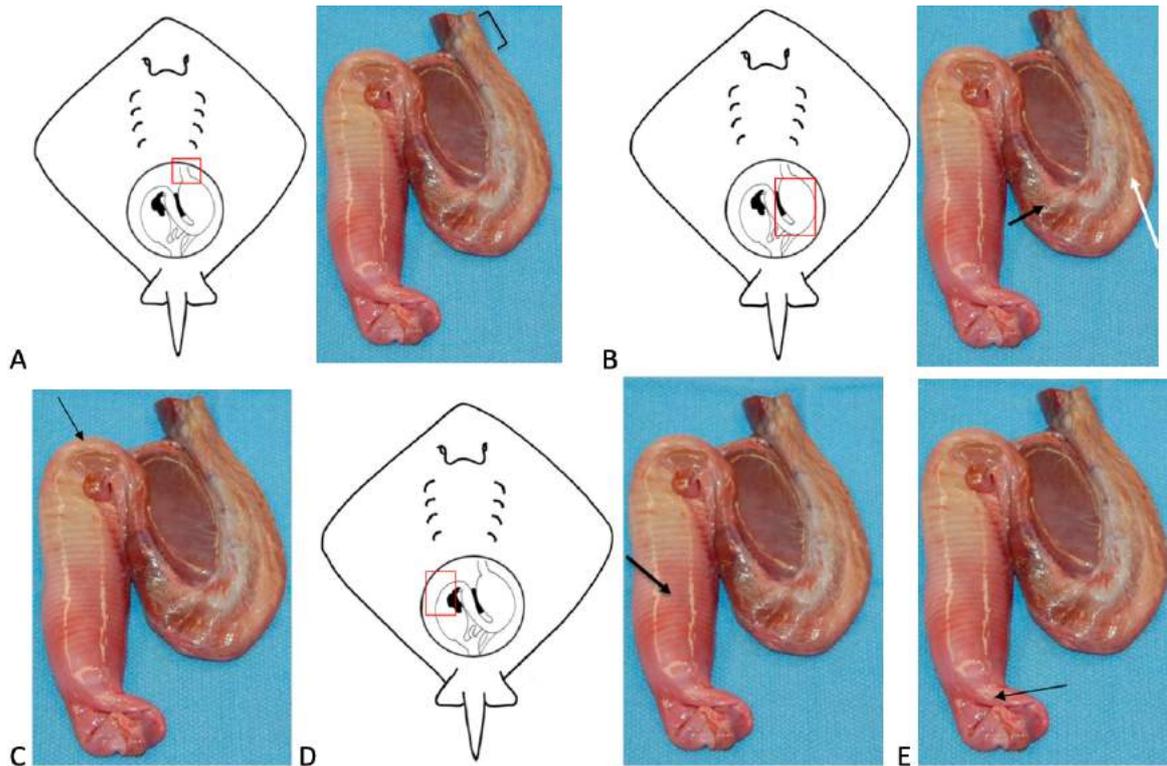


Figure 21 : localisations schématiques et photographies des organes constituant le système digestif chez la raie pastenague américaine, *Hypanus americanus*. A : œsophage. B : estomac, la flèche blanche désigne la portion descendante de l'estomac ou cardia et la flèche noire désigne la portion ascendante ou pylorique. C : duodénum. D : iléon. E : colon. Source : Culpepper et Mylniczenko, 2017.

## 2. Les sens impliqués dans la détection et la capture des proies

Les raies vivent dans des environnements aquatiques variés et ont des stratégies d'alimentation différentes, c'est pourquoi il n'est pas possible de généraliser leurs systèmes sensoriels. La localisation ventrale des narines et de la bouche, chez presque toutes les raies, a mené au développement de stratégies de nutrition et à des adaptations morphologiques pour détecter et ingérer les proies (Last *et al.*, 2016a).

Les systèmes sensoriels (voir Annexe 2, V/ pour plus de détails) impliqués dans les phases précoces de l'alimentation, que sont la détection et la capture des proies, sont complémentaires. En effet, les signaux visuels et olfactifs permettent une détection à plus longue distance que les signaux électriques et gustatifs de courte portée (Jordan *et al.*, 2009b). Toutefois, aucune information ne nous permet de connaître le rôle de la gustation dans la détection de nourriture chez *P. violacea*.

### 2.1. Le système visuel

Ce sens semble être impliqué de manière prépondérante lors de l'alimentation chez *P. violacea* (Jordan *et al.*, 2009a).

### 2.1.1. Les structures anatomiques

Bien que les yeux des raies soient structurellement et fonctionnellement adaptés à la vue, on pense que leur acuité visuelle pour discerner la forme et la couleur d'un objet varie selon les espèces. L'importance de la vue est relative à l'habitat et aux habitudes alimentaires de chaque espèce (Walford et Long, 2018).

L'organisation anatomique de l'œil des Élastrorhynchiens est assez typique des Vertébrés supérieurs, mais certaines caractéristiques distinctes émergent (Hamlett *et al.*, 1999). Chez les raies, les yeux dorsolatéraux ne présentent qu'une paupière inférieure large et bien développée ; la paupière supérieure n'est plus présente. Chez les Dasyatidés la membrane nictitante est absente et la cornée s'attache directement à la peau autour des yeux (Santhanam, 2017). Le stroma cornéen de *Dasyatis americana* se compose de lamelles concentriques parallèles à la surface de la cornée et interconnectées par des sutures caractéristiques tout au long du stroma. L'interconnectivité des lamelles par des sutures joue un rôle important dans la détermination de la biomécanique cornéenne et la stabilisation de la forme cornéenne. Ce phénomène pourrait inhiber le gonflement du stroma chez la raie et offrir ainsi une résistance mécanique et au gonflement de la cornée (Alanazi *et al.*, 2015). Par ailleurs, la pupille est constituée de deux groupes de fibres contractiles, l'un disposé radialement et l'autre circulairement, qui règlent la taille de la pupille et donc la quantité de lumière qui atteint la rétine. Ceci est similaire aux Vertébrés supérieurs, mais diffère des téléostéens, qui ont généralement des pupilles immobiles. Enfin, la rétine des Élastrorhynchiens a généralement des photorécepteurs, pigments capables de recevoir l'information lumineuse et de la transformer en signal électrique, qui sont des bâtonnets et des cônes. Ce dernier photorécepteur est remarquablement adaptatif (Hamlett *et al.*, 1999). Dans des conditions de faible luminosité, il agit comme un bâtonnet, c'est-à-dire qu'il est très sensible aux changements d'intensité lumineuse et permet la visualisation des contrastes ; tandis qu'en pleine lumière, sa réponse ressemble davantage à la réponse des cônes (visualisation des couleurs). La plupart des Élastrorhynchiens ont une rétine duplex, c'est-à-dire que leur rétine est doublée d'une couche pigmentaire, le tapetum lucidum (Figure 22) (Seret, 1990) qui renvoie la lumière à travers la rétine une deuxième fois, ce qui permet de la concentrer. Ainsi, la vision est améliorée dans de faibles conditions de luminosité. Un mécanisme de protection de la rétine existe en cas de lumière vive afin d'éviter les lésions oculaires (Seret, 1990).

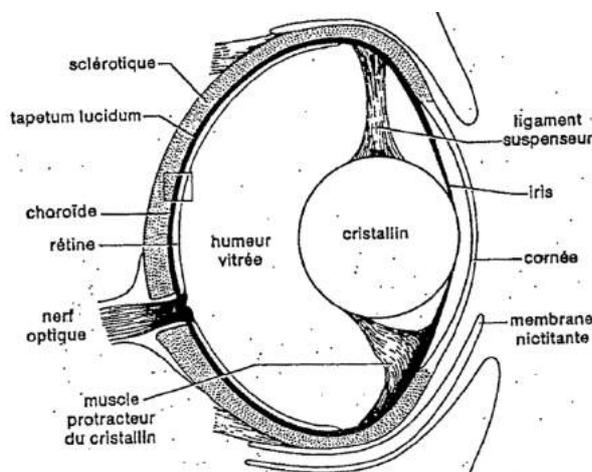


Figure 22 : schématisation d'un œil de requin. Source : Seret, 1990.

### 2.1.2. Rôle dans la détection des proies

Les études de Jordan (2009a, 2009b) suggèrent que *P. violacea* peut s'aider de signaux visuels pour localiser la nourriture à distance et initier des réponses comportementales plus fortes lors des étapes finales de la capture, en fournissant une entrée sensorielle supplémentaire augmentant la réactivité aux signaux électriques et hydrodynamiques. Chez les Élasmobranches pélagiques on sait qu'il existe une relation inverse entre l'anatomie électrosensorielle et l'importance de la vision. C'est-à-dire que l'utilisation préférentielle d'un sens se fait au détriment de l'autre. Malgré l'absence de données concernant la distance de perception visuelle chez *P. violacea*, son champ visuel est probablement étendu au-dessus de sa tête comme chez la plupart des Batoïdes et permettrait un mode de prédation courant consistant à visualiser les silhouettes des proies à contre-jour (Hamlett *et al.*, 1999). En termes d'efficacité de la vision, chez les requins, la perception peut atteindre une distance de 15 m en absence de turbidité, c'est-à-dire en eau claire (SeaWorld Parks and Entertainment, 2022).

### 2.2. Écomorphologie de l'organe olfactif : une chimioréception longue distance

Chez les Élasmobranches l'olfaction permet la détection différentielle de certains acides aminés, jusqu'à des distances de 100 mètres (m) (Hamlett *et al.*, 1999), et le seuil de sensibilité aux acides aminés ne semble pas corrélé à la surface de l'organe (cinq espèces étudiées) (Ferrando *et al.*, 2019).

Une étude menée par Ferrando *et al.* (2019) s'est servie des caractéristiques anatomiques de l'organe olfactif des Chondrichthyens, nombre de lamelles et ramifications des plis secondaires des lamelles, afin d'étudier la relation avec l'écologie des espèces notamment l'utilisation de l'habitat et les préférences alimentaires. On constate que les plis secondaires varient considérablement en forme et en taille. De plus, le nombre de ramifications des plis secondaires n'est pas lié aux deux caractéristiques écologiques considérées ici. Toutefois, en supposant que le caractère primitif des Chondrichthyens repose sur un nombre de lamelles inférieur à 50 avec des plis secondaires non ramifiés, alors l'augmentation du nombre de lamelles est un trait qui a évolué indépendamment chez les Élasmobranches. Quatre des espèces étudiées présentent un nombre lamellaire supérieur à 50, dont *P. violacea*, et ne partagent pas le même habitat alors qu'elles se nourrissent toutes de poissons osseux. Dans ce contexte, un nombre lamellaire plus élevé pourrait être lié à une chimioréception, c'est-à-dire la capacité de répondre à des stimuli chimiques présents dans l'environnement comme ceux dégagés par les proies, à longue distance. Ainsi, la phylogénie et l'écologie de *P. violacea* semblent influencer la morphologie de l'organe olfactif, notamment le nombre de lamelles, en lien avec le régime alimentaire plutôt que l'habitat.

### 2.3. Les systèmes mécanosensoriels et électrosensoriels

Tout animal en mouvement ou en activité génère à la fois des ondes de pression (sonores) et des déplacements d'eau. Les caractéristiques de diffusion d'une onde sonore dans un milieu incompressible comme l'eau, permettent d'informer un animal d'événements acoustiques ayant lieu à distance. À l'inverse, les mouvements de l'eau ne peuvent être détectés par d'autres organismes aquatiques seulement si la source de vibration est proche (quelques centimètres ou décimètres) (Hamlett *et al.*, 1999).

L'architecture et la morphologie des systèmes sensoriels impactent leur fonctionnement physiologique en termes de capacités de détection liées à la sensibilité et à la résolution spatiale (Jordan, 2008).

### 2.3.1. Les structures anatomiques

#### a) La ligne latérale mécano-sensorielle au sens strict

Comme les poissons osseux, les Élamobranches ont un système sensoriel hydrodynamique spécial, appelé la ligne latérale mécanosensorielle, sensible aux mouvements locaux de l'eau qui est utilisé pour détecter les proies, les prédateurs ou les congénères à proximité (Hamlett *et al.*, 1999). Elle est visible de l'extérieur sous forme de rangées de petits pores que l'on trouve sur la tête et le tronc. Ces pores relient le milieu extérieur à un système intérieur de canaux sous-épidermiques sophistiqué. Typiquement (Figure 23), il y a un canal latéral postérieur, qui va de la tête à la queue, deux canaux céphaliques latéraux, qui passent au-dessus ou en dessous de l'œil, un canal supratemporal, qui traverse la tête et un canal mandibulaire du côté de la mâchoire inférieure. Il existe des variations dans ce motif (Figure 25), en particulier chez les raies. Les pores (Figure 24) sont des détecteurs de la composante d'accélération de l'écoulement de l'eau par contact direct avec le milieu environnant (Jordan, 2008) et par stimulation des nombreuses cellules sensorielles ciliées ou neuromastes, récepteurs contenus dans les canaux de la ligne latérale. À l'inverse, il existe des canaux non poreux, dépourvus de pores et donc isolés des écoulements externes, localisés préférentiellement autour de la bouche (Jordan *et al.*, 2009a). Ceux-ci codent la vitesse résultant du contact direct avec la peau, ils sont donc très sensibles au déplacement cutané et permettent une sensibilité mécanotactile (Jordan, 2008).

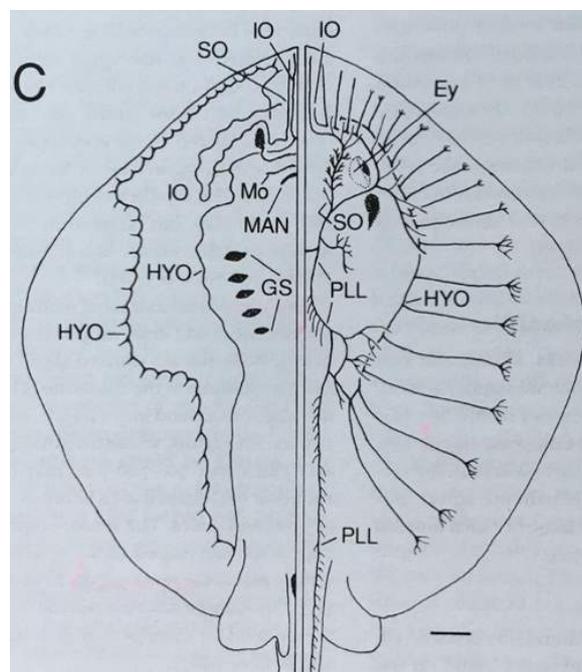


Figure 23 : schématisation de la distribution des canaux de la ligne latérale au niveau des surfaces ventrale (à gauche) et dorsale (à droite) de *Dasyatis sabina*. Ey : œil ; GS : fentes branchiales ; Hyo : canal hyomandibulaire ; IO : canal infra-orbitaire ; MAN : canal mandibulaire ; Mo : bouche ; PLL : canal postérieur de la ligne latérale ; SO : canal supra-orbitaire. Échelle : 0,5 cm. Source : Hamlett *et al.*, 1999.

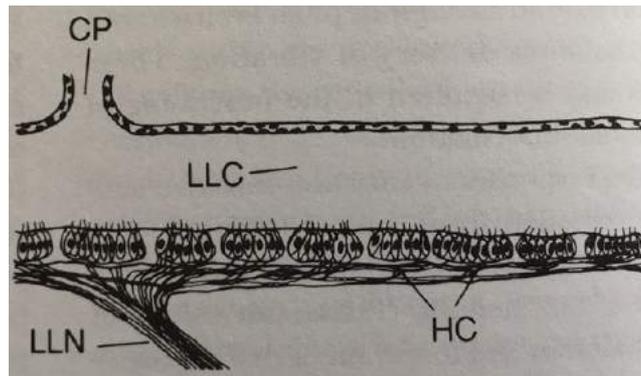


Figure 24 : schématisation des canaux de la ligne latérale de *Mustelus canis*, en section longitudinale. Les cupules qui se trouvent au-dessus de l'épithélium des cellules ciliées ne sont pas représentées. CP : pore du canal ; HC : cils des cellules ; LLC : canal de la ligne latérale ; LLN : nerf de la ligne latérale. Source : Hamlett *et al.*, 1999.

Chez *P. violacea* les canaux recouvrent 70 % de la largeur du disque pectoral (Figure 25) (Jordan *et al.*, 2009a). Par ailleurs, les zones de couverture relative dorsale et ventrale sont les plus similaires par rapport à *Urobatis halleri* et *Myliobatis californica* (Figure 25) (Jordan, 2008). La surface dorsale est principalement constituée de canaux poreux avec une plus grande complexité de ramification que la surface ventrale chez les Dasytidés (Jordan, 2008). Ceci explique les pores dorsaux 17 fois plus nombreux chez *P. violacea* (Jordan, 2008) qui s'élèvent au nombre de  $104 \pm 2$  (Jordan *et al.*, 2009a). De plus, la surface dorsale a une faible proportion de canaux poreux,  $39,9 \pm 1,2$  % (Jordan *et al.*, 2009a), et presque aucune ramification secondaire de ceux-ci. Ces caractéristiques expliquent des taux de réponse de 50 % ou moins lors d'expériences de détection et de réponses comportementales à des jets d'eau menées chez *P. violacea* (Jordan *et al.*, 2009a). En effet, les tendances intra-individuelles montrent que les canaux non poreux ont un diamètre plus important que les canaux à pores. Or, une plus grande largeur de canal correspond à une moindre résistance à l'écoulement de l'eau et peut améliorer la résolution et la localisation de la source des signaux à basse fréquence. À l'inverse, l'étranglement des canaux à pore maximise l'écoulement de l'eau devant les cellules ciliées sensorielles et augmente la sensibilité de détection de signaux faibles, comme ceux émis par les proies. Une autre explication liée à l'écologie alimentaire permettrait de comprendre cette faible réactivité de *P. violacea* malgré un grand nombre de rencontres avec les jets d'eau. En effet, ces derniers sont utilisés pour simuler le mouvement produit par des proies bivalves (mollusques), or ces signaux hydrodynamiques sont probablement peu représentatifs des proies mobiles habituelles de *P. violacea*, dont le mouvement et le sillage peuvent entraîner des différences dans la structure hydrodynamique du signal créé. Ainsi, la ligne latérale mécano-sensorielle montre des différences dans les types de canaux et la complexité de ramification en lien avec le type de proies et la phylogénie des espèces (Jordan, 2008).

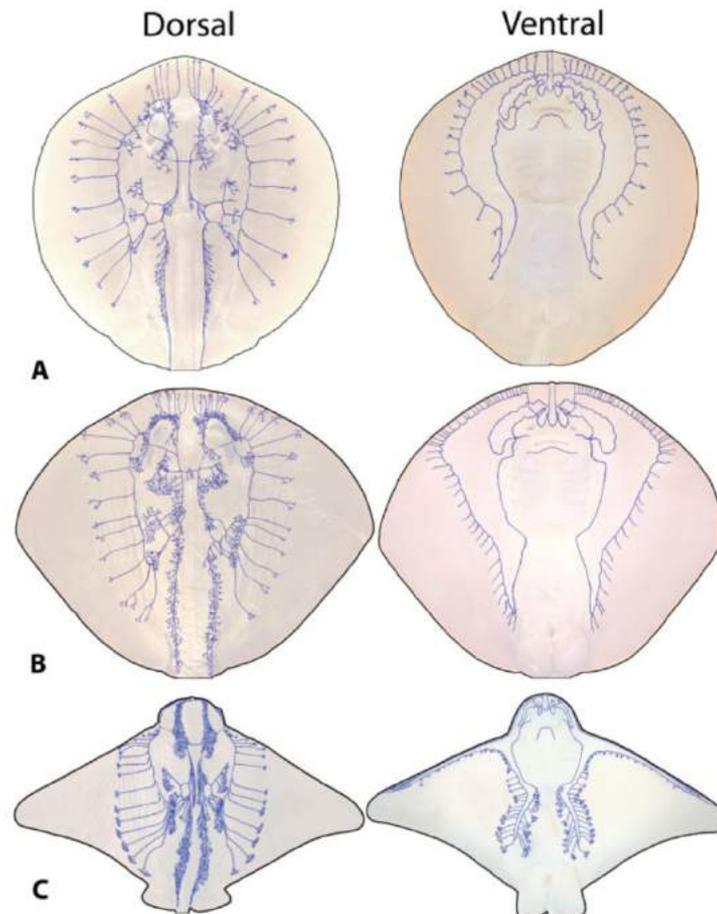


Figure 25 : schématisation de l'agencement des canaux de la ligne latérale mécano-sensorielle ventrale et dorsale chez trois espèces de raies. (A) *Urobatis halleri* (B) *Pteroplatytrygon violacea* (C) *Myliobatis californica*. Source : Jordan, 2008.

#### b) Les organes à fosses

Chez les Élastrobranches il existe également des neuromastes autonomes superficiels ou libres, encore appelés organes à fosse ou cryptes sensorielles (SeaWorld Parks and Entertainment, 2022). Ils sont ronds ou ovales et leur plus grand diamètre peut couvrir 70 à 700 micromètres ( $\mu\text{m}$ ) (Figure 26). Il existe plusieurs groupes d'organes à fosse : les plus nombreux sur les surfaces dorsolatérales et latérales, une paire en avant de chaque pore endolymphatique, un groupe mandibulaire et un groupe ombilical. Le modèle de distribution et le nombre de ces organes varient aux échelles inter- et en intra-spécifique (Hamlett *et al.*, 1999). Ceux des raies sont apparemment moins nombreux mais leur distribution n'a été complètement documentée que pour *Dasyatis sabina* et *Rhinobatos typus* (Peach et Marshall, 2000). Les organes à fosse de la plupart des requins sont couverts par des écailles placoïdes élargies et modifiées plus ou moins imbriquées, ce qui ne semble pas le cas chez les raies (Figure 26). Ils sont formés par une papille sensorielle, c'est-à-dire un petit groupe de neuromastes ; des cellules de soutien ; et des cellules du manteau, reposant sur une membrane basale et coiffées d'une cupule gélatineuse dans laquelle les poils sensoriels se projettent. Ils sont innervés par les nerfs de la ligne latérale mécano-sensorielle (Peach et Marshall, 2000). Bien que leur fonction précise n'ait pas été déterminée, plusieurs hypothèses sont émises : une fonction dans la capture des proies dans des conditions de faible luminosité,

des détecteurs de changements de salinité, des détecteurs de la vitesse de nage. Cette dernière fonction est étayée chez les raies pastenagues qui présentent des organes à fosse bien placés pour détecter les mouvements de l'eau générés par les courants de marée, les conspécifiques ou les prédateurs. Ainsi des rôles dans la rhéotaxie (orientation en fonction du courant d'eau), et dans la détection des proies semblent possibles (Peach et Marshall, 2000).

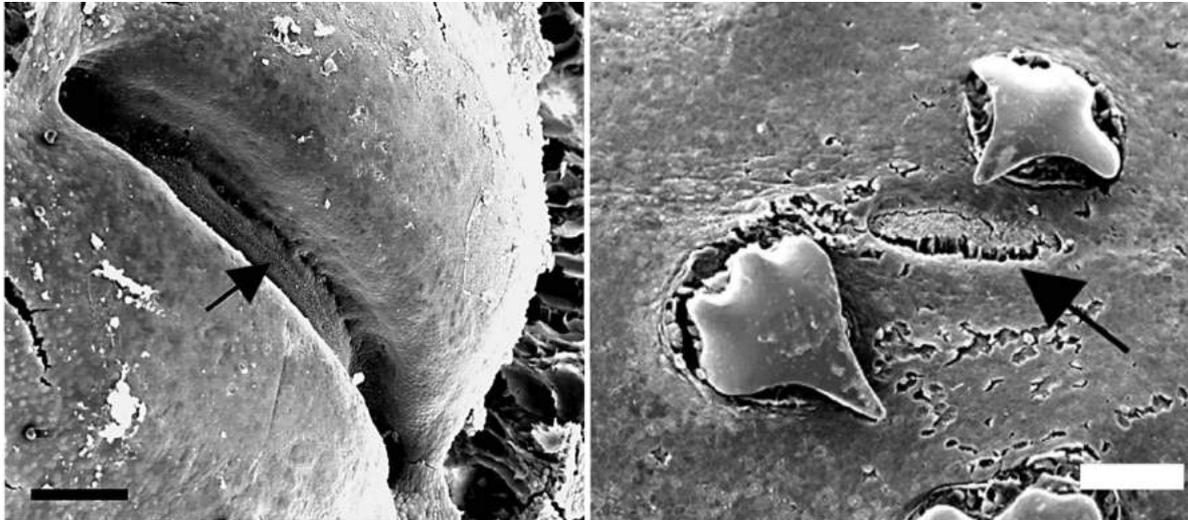


Figure 26 : microscopie électronique d'un organe à fosse de *Pastinachus sephen* (à gauche) et *Rhinobatos typus* (à droite). Les flèches indiquent le bord des neuromastes. Échelle : 100  $\mu$ m. Source : Peach et Marshall, 2000.

### c) La mécanosensibilité cutanée

Les mécanorécepteurs autres que ceux de la ligne latérale fournissent des informations sur la déformation de la peau. Dans la peau des requins, trois classes distinctes d'unités mécanosensibles ont été trouvées. Une classe répondant à la pression, une autre à la tension et la dernière montre une sensibilité mécanique et thermique (Hamlett *et al.*, 1999). L'activité spontanée de ces unités peut être modulée par des stimuli mécaniques (Hamlett *et al.*, 1999). Chez les raies, cette sensibilité cutanée pourrait intervenir dans la perception des signaux hydrodynamiques produits par les proies (Jordan *et al.*, 2009a).

#### 2.3.2. Rôle dans la détection des proies

La large distribution et la répartition dorso-ventrale similaire des canaux de la ligne latérale mécanosensorielle permet la détection des proies à distance. Cette détection est facilitée par la capacité de *P. violacea* à répondre aux signaux hydrodynamiques créés par les mouvements des proies et rencontrés au-delà de l'extension de ses canaux latéraux. En effet, il semble qu'elle puisse canaliser les flux d'eau vers sa ligne latérale par le biais de ses nageoires (Jordan *et al.*, 2009a). De plus, les signaux hydrodynamiques et électrosensoriels à courte portée sont importants pendant les étapes finales de la capture chez les raies (Jordan *et al.*, 2009a). Ces stimuli font respectivement intervenir les récepteurs tactiles cutanés des nageoires pectorales et le système électrosensoriel. Les premiers pourraient être sollicités si la vitesse des flux d'eau est suffisamment élevée, c'est-à-dire au moins 10 cm/s (Jordan *et al.*, 2009a). Le système électrosensoriel a quant à lui pour fonction première la détection des

proies et le bon positionnement de la bouche lors de la phase finale de la capture (Newton *et al.*, 2019). Chez les raies il existe quatre groupes ampullaires majeurs, nommés selon leur localisation relative, dont la spécificité des rôles varie (Rivera-Vicente *et al.*, 2011) : le groupe superficiel ophtalmique est adapté pour détecter et localiser de petites proies enfouies dans le substrat et qui se trouvent proches du museau, le groupe hyomandibulaire a été plus récemment identifié comme capable de détecter de faibles champs électriques dipolaire émis par les proies, le groupe buccal permet la détection et la capture des proies et le groupe mandibulaire stimule l'ouverture de la bouche. Ces électrorécepteurs sont activés chez les Élasmobranches pour des forces de champs électriques variant de 5 à 107 nV/cm et des distances de 22 à 44 cm, ce qui correspond aux valeurs des champs électriques produits au niveau de la bouche, des branchies et du cloaque d'invertébrés, de téléostéens et de petits poissons cartilagineux. Certains auteurs signalent des seuils de sensibilité abaissés à 1 nV/cm (Newton *et al.*, 2019). Par ailleurs, l'augmentation du nombre de pores à la distribution plus large de ceux-ci sur le corps augmente le volume échantillonné et la sensibilité de détection. Cette dernière ne présente pas de différence connue entre les mâles et les femelles chez *P. violacea*, due à l'absence de dimorphisme sexuel dans la morphologie du système électrosensoriel (Newton *et al.*, 2019). L'orientation directe vers le champ électrique une fois celui-ci détecté repose sur le réseau d'électrorécepteurs comme expliqué dans la partie précédente (B/3.). Par ailleurs, la proie peut être atteinte soit directement en déterminant à la fois la distance et l'angle pour la rejoindre, soit l'emplacement exact n'est pas déterminé à distance et il s'agit d'une orientation vers le centre du dipôle. Quelle que soit la stratégie utilisée, *P. violacea* (Jordan *et al.*, 2009b) montre des distances d'orientation plus courtes et des angles plus élevés que les autres espèces. Ces résultats sont probablement liés à la stratégie alimentaire de cette espèce pélagique, basée sur la surprise et nécessitant des distances d'approches plus faibles pour capturer des proies mobiles avec les nageoires pectorales.

### 3. La physiologie de la digestion

Les Élasmobranches consomment environ 1 à 2 % de leur poids corporel par jour (Hamlett *et al.*, 1999). Il s'agit de valeurs basses de consommation alimentaire pour les poissons en général (0,1 à 28 %), ce qui confirme les données obtenues en captivité sur les adultes de raies pastenagues violettes (Mollet *et al.*, 2002). Le processus de digestion prend plus de temps chez les Élasmobranches, qui sont des ectothermes (Annexe 4, II/), car il est dépendant de la température du corps et que ces espèces sont plus lentes que les téléostéens vivant à des températures similaires. De plus, le flux sanguin au niveau de l'intestin diminue lors de périodes de stress ou de nage, ce qui diminue l'efficacité des processus digestifs. Enfin, le contenu alimentaire est retenu au niveau des replis de l'intestin spiralé ce qui augmente le temps alloué à la digestion par les enzymes et offre une surface d'absorption accrue. Ainsi, le temps de digestion qui dure de 24 à 48 heures, selon la température de l'eau (Hamlett *et al.*, 1999), participe probablement à augmenter la durée de la sensation de satiété chez les Élasmobranches qui se nourrissent par intermittence et qui doivent beaucoup nager pour chasser leurs proies.

De plus, ils produisent des sécrétions acides de potentiel hydrogène (pH) inférieur à deux en association avec la prise alimentaire (Hamlett *et al.*, 1999). Les quantités produites sont dépendantes du pH gastrique chez les requins léopards (*Stegostoma fasciatum*) (Bucking, 2015). L'acidité est à son maximum lorsque l'estomac est rempli de crustacés semi-digérés et peut rester élevée pendant plusieurs jours après que l'estomac soit vide. Compte tenu des habitudes alimentaires des Élasmobranches, apportant parfois des objets indigestes, et du sphincter pylorique étroit, le contenu de l'estomac peut être éjecté par un fort péristaltisme rétrograde ou, chez d'autres espèces, par éversion gastrique (retournement de la muqueuse de l'estomac) dans le milieu extérieur (Hamlett *et al.*, 1999). Toutefois, aucun phénomène similaire n'est renseigné chez *P.violacea*. Le liquide gastrique en l'absence de nourriture est généralement moins acide voire neutre, ce qui permet d'éviter des lésions de la muqueuse chez les espèces pélagiques qui se nourrissent par intermittence et qui ont souvent l'estomac vide. Dans ce dernier la digestion chimique initiale est réalisée par des protéases acides, la pepsine étant la principale. De plus, des chitinases et une activité chitinolytique élevée sont présentes dans la muqueuse gastrique, pour la décomposition des carapaces des crustacés et autres invertébrés à tégument chitineux (Hamlett *et al.*, 1999). La faible sensibilité à l'histamine et le potentiel transmembranaire inhabituellement faible de la muqueuse gastrique suggèrent que les mécanismes de sécrétion d'acide gastrique chez les Élasmobranches sont différents de ceux des autres Vertébrés. Ainsi, la digestion chimique est adaptée au régime alimentaire intermittent des raies à base de crustacés notamment.

Ainsi l'anatomie et les fonctions physiologiques du système digestif suivent le même plan de base à travers les Vertébrés, mais les variations sont nombreuses et souvent corrélées au régime alimentaire de l'animal.

## D/ La reproduction

### 1. Les structures anatomiques impliquées dans la reproduction

#### 1.1. Le système reproducteur femelle

Le système reproducteur féminin se compose d'ovaires et d'oviductes appariés ou simples dont la région terminale dilatée peut être modifiée comme un utérus pour finir par un sinus urogénital commun.

##### 1.1.1. Les ovaires

L'ovaire remplit trois fonctions principales : la génération de cellules germinales, l'acquisition et l'accumulation de jaune, et la biosynthèse et la sécrétion d'hormones, notamment de stéroïdes et éventuellement d'hormones peptidiques. Chez la plupart des raies, dont *P. violacea*, l'ovaire gauche (Figure 27) devient le seul producteur d'ovules matures, tandis que l'ovaire droit peut contenir des follicules mais non fonctionnels. Le nombre relatif et la taille des follicules en développement dépendent du stade du cycle de reproduction et du mode de reproduction (Hamlett *et al.*, 1999).

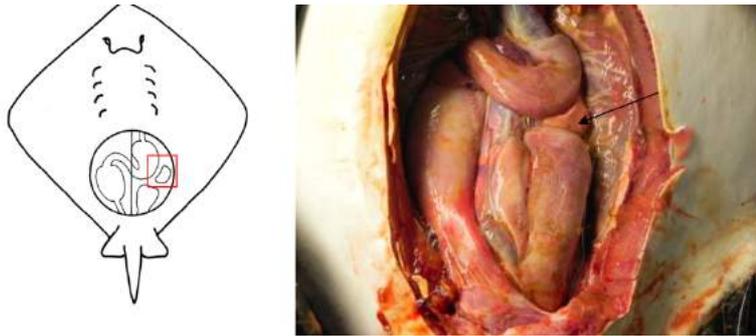


Figure 27 : localisation schématique et in situ de l'ovaire gauche en vue ventrale chez la mourine américaine, *Rhinoptera bonasus*. Le foie a été retiré. Source : Culpepper et Mylniczenko, 2017.

### 1.1.2. La glande oviducale

Chez tous les Élasmobranches femelles, les ovules libérés dans la cavité péritonéale sont collectés par l'ostium et transportés par l'oviducte jusqu'à la glande oviducale (Figure 28). Cette glande spécialisée, spécifique des Élasmobranches, localisée entre l'oviducte et l'utérus, peut également être appelée glande nidamentale ou glande coquillière. Elle sécrète l'enveloppe gélatineuse de la masse d'œufs (Culpepper et Mylniczenko, 2017) pour les espèces ovipares et chez presque toutes les espèces vivipares. Les caractéristiques des capsules d'œufs produites varient selon les espèces et le mode de reproduction (voir D/3.2.). Les glandes des espèces vivipares se développent de concert avec le développement des follicules, atteignent leur taille maximale juste avant l'ovulation, puis diminuent de taille après avoir libéré les précurseurs des capsules pour l'encapsulation (Hamlett *et al.*, 1999).



Figure 28 : localisation in situ de la glande oviducale en vue ventrale chez la raie pastenague américaine, *Hypanus americanus*. O : oviducte ; U : utérus. Source : Culpepper et Mylniczenko, 2017.

### 1.1.3. L'oviducte ou utérus postérieur

La diversité des modes de reproduction vivipares témoigne de la complexité de la fonction utérine. L'utérus (Figure 29) est capable d'accueillir le conceptus, de réguler l'environnement intra-utérin, de fournir de l'O<sub>2</sub> pour les demandes respiratoires anaboliques, de fournir des nutriments et d'assurer l'élimination des déchets embryonnaires. Le degré de développement de ces activités est proportionnel au mode de viviparité (Hamlett *et al.*, 1999). Selon l'espèce il est formé d'une ou deux cornes utérines ; chez *P. violacea* il y a une seule corne utérine (Culpepper et Mylniczenko, 2017).

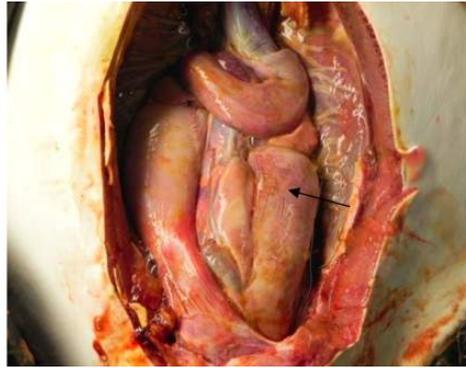
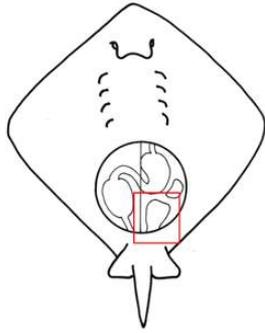


Figure 29 : localisation schématique et in situ de l'utérus en vue ventrale chez la mourine américaine, *Rhinoptera bonasus*. Le foie a été retiré. Source : Culpepper et Mylniczenko, 2017.

## 1.2. Le système reproducteur mâle

Les organes internes du mâle comprennent les testicules, les canaux génitaux (y compris les canaux efférents, l'épididyme, le canal déférent et la vésicule séminale), la glande de Leydig, et la glande alcaline.

### 1.2.1. Les testicules

Le testicule remplit la double fonction de génération de cellules germinales (spermatogenèse) et de synthèse et de sécrétion d'hormones stéroïdes (stéroïdogénèse). Les testicules de tous les Élasmobranchés sont des organes paires allongés aplatis dorso-ventralement (Figure 30) qui sont soutenus par une vaginale. Les testicules sont relativement plus aplatis chez les raies que chez les requins (Hamlett *et al.*, 1999). Le poids des testicules représente 1 à 5 % du poids corporel. Ils varient considérablement en taille au cours de l'année en fonction de la saison de reproduction (Culpepper et Mylniczenko, 2017).

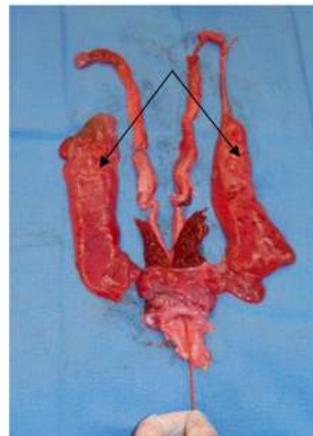
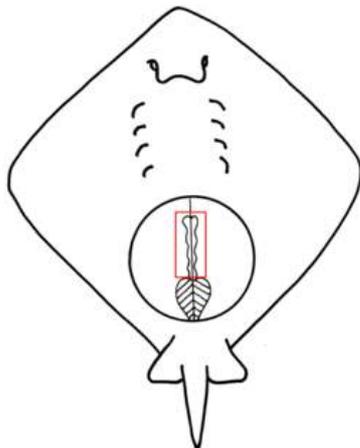


Figure 30 : localisation schématique et photographie des testicules chez la raie pastenague américaine, *Hypanus americanus*. Source : Culpepper et Mylniczenko, 2017.

### 1.2.2. Les ptérygopodes

Les appendices copulateurs mâles des Élastrbranches, myxoptérygies ou ptérygopodes (Figures 31 et 32), sont des prolongements pairs provenant d'une différenciation tubulaire des nageoires pelviennes, présentant un sillon qui permet le passage de la semence. Ce sillon longitudinal dorsal ou médial est présent chez tous les Élastrbranches mais varie dans les détails selon l'espèce (Hamlett *et al.*, 1999). Les structures internes et les cartilages qui composent les ptérygopodes sont souvent importants pour discriminer différents genres et espèces de raie (Last *et al.*, 2016a). Le squelette des ptérygopodes (Figure 31) chez les pastenagues est simple : il se compose d'une ouverture antérieure, l'apopyle et d'une ouverture postérieure, l'hypopyle, confluent avec une aire postérieure étendue, le gland. Par ailleurs, certaines espèces présentent des crochets et éperons cartilagineux qui permettent l'ancrage dans la femelle lors de la fécondation (SeaWorld Parks and Entertainment, 2022). Les ptérygopodes ne sont pas en connexion avec les testicules par des canaux déférents. Les papilles urogénitales envoient le sperme dans le cloaque. Les raies possèdent une paire de glandes ventrales, solides et subdermales appelées glandes siphonales (Figure 31) qui permettent d'aspirer le sperme depuis le cloaque. Lors de la contraction du muscle strié de la glande, les sécrétions de ces glandes et le sperme passent dans le sac de la glande (Figure 31) qui entoure le ptérygopode. Ensuite l'ensemble du contenu passe par l'apopyle pour rejoindre le sillon. Pour finir, l'intromission dans le cloaque de la femelle permet d'injecter le sperme contenu dans le sillon à travers le gland et l'hypopyle. Les sécrétions de ces glandes permettent la lubrification du sillon et facilitent le transport du sperme pour limiter la dilution et la perte de la semence lors du passage à la femelle (Hamlett *et al.*, 1999).

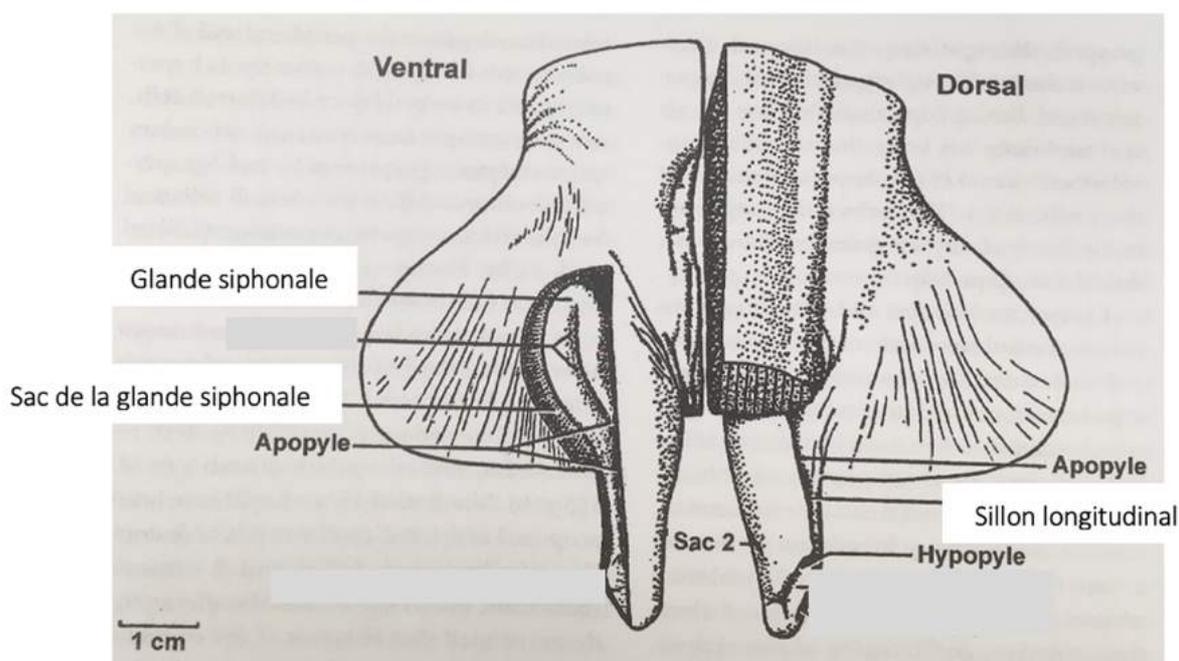


Figure 31 : anatomie des ptérygopodes et glandes associées chez *Urolophus jamaicensis*. Les trois zones principales des ptérygopodes sont indiquées : l'apopyle, l'hypopyle et le sillon longitudinal. D'après Hamlett *et al.*, 1999.

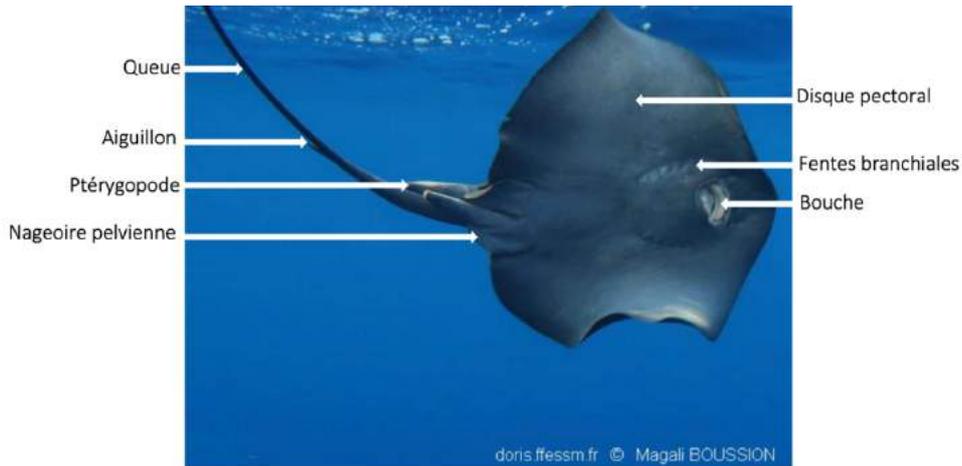


Figure 32 : illustration de la morphologie de la face ventrale de *Pteroplatytrygon violacea*.  
Source : Boussion Magali.

### 1.2.3. Les glandes alcalines et la glande de Leydig

Chez diverses espèces de raies, il existe deux structures appariées situées à la base des reins et ventralement aux vésicules séminales. Ces structures sont appelées glandes alcalines de par le contenu de leurs sécrétions. Ces deux glandes se rejoignent pour former le sinus urogénital, qui se termine par la papille urogénitale débouchant dans le cloaque. Il a été suggéré que les sécrétions des glandes, de pH 5,8, neutralisent l'urine acide et pourraient être impliquées dans la protection des spermatozoïdes ou dans la formation de bouchons copulatoires qui empêchent la femelle d'être fécondée par d'autres mâles (Hamlett *et al.*, 1999).

La glande de Leydig (Figure 33) produit une substance visqueuse libérée dans le tractus reproducteur et qui semble impliquée dans la motilité des spermatozoïdes (Hamlett *et al.*, 1999).

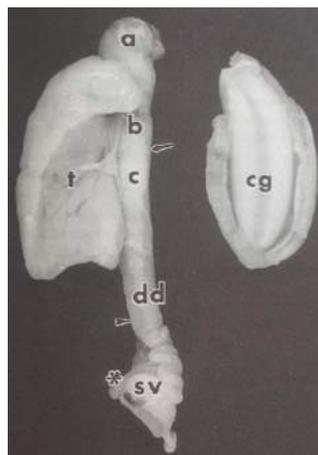


Figure 33 : photographie d'un système reproducteur mâle mature d'une raie, *Raja erinacea*. On observe les testicules, les canaux génitaux et les glandes associées au ptérygopodes : la glande alcaline contractée et vide (\*) et la glande de Leydig (flèche). a : tête de l'épididyme ; b : corps de l'épididyme ; c : queue de l'épididyme ; cg : glandes siphonales ; dd : canal déférent ; sv : vésicule séminale ; t : testicule. Source : Hamlett *et al.*, 1999.

## 2. La détection des partenaires

Les raies produisent toutes des champs bioélectriques de par les échanges d'ions au niveau des branchies, impliqués dans l'osmorégulation, et par leurs mouvements ventilatoires. Chez les espèces de raies benthiques où les spécimens sont enfouis dans le substrat, et notamment chez les mâles des raies pastenagues rondes, *Urolophus halleri*, l'électroréception est impliquée dans la détection et la localisation de partenaires pendant la période de reproduction (Sisneros et Tricas, 2000 ; Newton *et al.*, 2019). Elle pourrait également intervenir dans la localisation d'autres mâles dans le cadre de la compétition intrasexuelle, entre individus de même sexe, pour l'accès aux femelles (Sisneros et Tricas, 2000). En effet, des modifications physiologiques électrosensorielles apparaissent et peuvent s'expliquer par une altération des modèles d'expression géniques (des gènes) et des modifications moléculaires des canaux ioniques au niveau des cellules réceptrices (Newton *et al.*, 2019). Chez la raie pastenague de l'Atlantique, *Hypanus sabinus* (Lyons *et al.*, 2019), une diminution annuelle de la variabilité de la fréquence de décharge au repos des afférences nerveuses est mise en évidence, associée à la production primaire d'androgènes dont la causalité est confirmée par des expériences d'implants de stéroïdes androgènes (Sisneros et Tricas, 2000). Or ces modifications de propriétés électrophysiologiques des cellules électrosensorielles, diminuent la variance endogène et permettent de coder de manière plus fiable des changements dans des champs électriques variant lentement, comme ceux associés à des animaux immobiles. Ainsi, les changements induits par les androgènes dans les propriétés de réponse en fréquence des afférences primaires électrosensorielles peuvent représenter une adaptation du système électrosensoriel des Élasmobranches mâles pour améliorer la probabilité de détection d'un partenaire, pendant la saison de reproduction. Par ailleurs, ces modifications coïncidant également avec la production primaire d'œstradiol et de progestérone, toujours chez les mâles, ces deux hormones pourraient être impliquées dans les modifications physiologiques observées. Selon les études, les mâles subiraient (Newton *et al.*, 2019) ou non (Sisneros et Tricas, 2000) les coûts métaboliques associés à une meilleure détection des partenaires, potentiellement au détriment de l'aptitude à trouver des proies. Toutefois pour le moment, aucune preuve n'indique que les changements induits par les androgènes affectent le comportement alimentaire (Sisneros et Tricas, 2000). Ainsi, malgré l'absence d'informations spécifiques chez *P. violacea*, les modifications physiologiques du système électrosensoriel par les stéroïdes sexuels au cours de la période de reproduction, permettent une détection accrue des partenaires chez certaines pastenagues. L'absence de preuve de cycles reproducteurs saisonniers chez *P. violacea* couplée à l'importance de la vision pour la détection de nourriture, laisse supposer que cette modalité sensorielle pourrait aussi être très importante pour la détection de partenaire dans un environnement pélagique vaste.

## 3. La diversité reproductive

### 3.1. Évolution des modes de reproduction chez les Chondrichthyens

La diversité reproductive prend en compte deux caractéristiques générales clés évoquées par Aristote (Blackburn, 1992) : la parité, c'est-à-dire le fait de pondre des œufs (oviparité) ou de donner naissance à des petits (viviparité) ; et la source de nutriments nécessaires au développement embryonnaire provenant soit du vitellus ou jaune d'œuf (lécithotrophie), soit d'un apport maternel (mathotrophie) (Blackburn, 1992 ; Dulvy et Reynolds, 1997). La phylogénie suggère que la ponte est ancestrale chez les Chondrichthyens

et qu'elle représente 40 % de toutes les espèces (Figures 34 et 35). Chez les Élastmbranchés l'évolution s'est faite majoritairement vers la viviparité avec une nutrition uniquement au vitellus, tandis que l'évolution de l'apport maternel a été variable, avec des retours vers la lécithotrophie (Figure 34) (Dulvy et Reynolds, 1997). La forme la plus courante d'apport maternel est la lécithotrophie complétée par de la matrotrophie avec des analogues utérins du lait, que l'on trouve chez 31 % des espèces (Figure 35). La viviparité matrotrophe aplacentaire, mode de reproduction présent chez *P. violacea*, est apparue il y a - 97 mA chez les Dasyatidés (Dulvy et Reynolds, 1997).

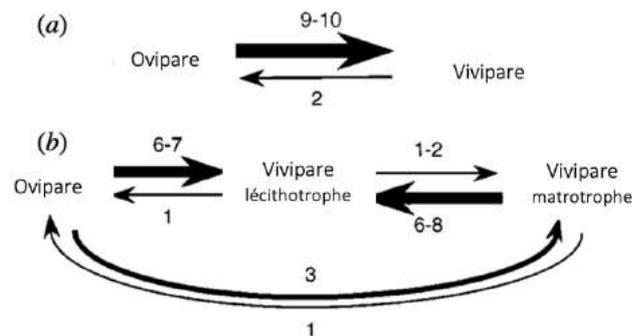


Figure 34 : représentation du nombre de transitions évolutives entre les différents modes de reproductions chez les Chondrichthyens. (a) : transitions entre l'oviparité et la viviparité ; (b) : transitions entre les ovipares et les vivipares lécithotrophes ou matrotrophes. La largeur des flèches est proportionnelle au nombre de transitions évolutives. Source : Dulvy et Reynolds, 1997.

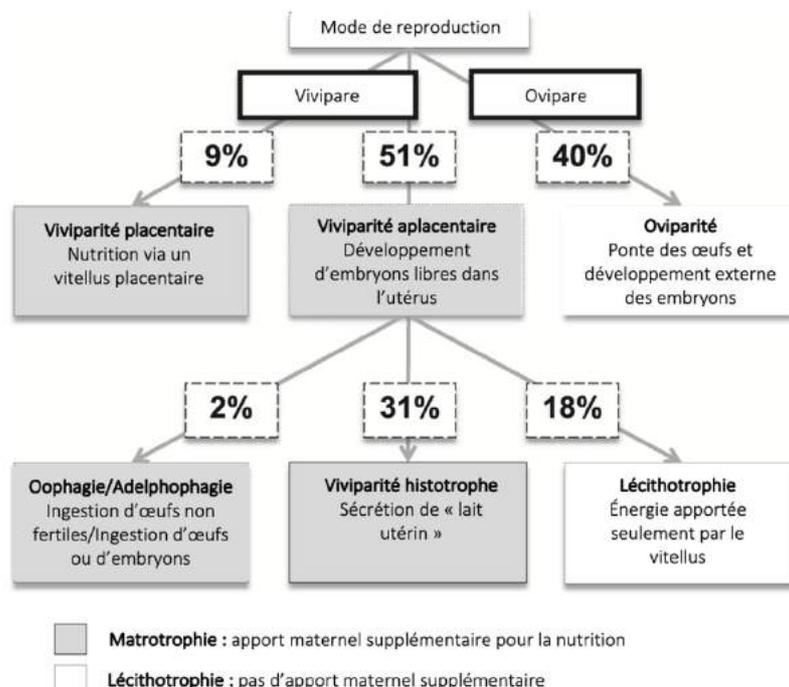


Figure 35 : représentation et proportions des différents modes de reproduction au sein des Chondrichthyens. La subdivision des modes de reproduction est basée sur les critères de parité et d'apport maternel. D'après Adams *et al.*, 2018.

### 3.2. La physiologie de la reproduction chez *Pteroplatytrygon violacea*

L'évolution des modes de reproduction s'est appuyée non seulement sur des adaptations du système reproducteur maternel, mais aussi sur des adaptations embryonnaires concomitantes, dont beaucoup sont uniques chez les Vertébrés (Hamlett *et al.*, 1999). La fécondation interne est commune à tous les Élamobranthes pélagiques et peut se comprendre par les contraintes écologiques d'un habitat immense où des œufs tomberaient dans les fonds océaniques (Camhi *et al.*, 2009). *P. violacea* est une espèce vivipare aplacentaire matrotrophe. Cela signifie qu'elle produit des œufs qui incubent et éclosent dans le système reproducteur puis qu'elle donne naissance à des embryons. Le terme de « parition » (Blackburn, 1992) englobe la ponte et la parturition. Les œufs sont enveloppés dans une capsule membranaire semi-transparente mince et fragile, qui ne persiste que pendant le développement précoce (Hemida *et al.*, 2003 ; Neer, 2008 ; Camhi *et al.*, 2009 ; Last *et al.*, 2016a). Ensuite, les embryons se développent au niveau de l'oviducte de la mère à partir des nutriments du sac vitellin (Blackburn, 1992 ; Last *et al.*, 2016a). Puis les réserves n'étant plus suffisantes un apport maternel supplémentaire permet la suite du développement dans l'utérus jusqu'à la parturition. La vascularisation utérine et de l'endomètre se développe, l'hypertrophie de la surface entière de l'épithélium utérin forme des villosités utérines allongées, appelées trophonèmes (Figure 36), augmentant considérablement la surface de sécrétion et les échanges. Les cellules épithéliales produisent des sécrétions lipidiques, protéiques et muqueuses composant le lait utérin ou histotrophe. Le terme de « lactation utérine » (Hamlett *et al.*, 1999) a été inventé pour décrire ce phénomène. Les trophonèmes augmentent de taille au cours de la gestation (Wilson et Beckett, 1970 ; Véras *et al.*, 2014b) et sécrètent une substance appelée histotrophe ou lait utérin, de composition variable. Chez *P. violacea* celui-ci se compose de 85,5 % d'eau, de 13,3 % de substance organique, dont des protéines, et d'une substance huileuse (Véras *et al.*, 2014b). Le lait est d'abord absorbé via les filaments branchiaux externes puis les embryons l'ingèrent au cours de leur croissance. Ce mode de nutrition est une adaptation probable permettant un développement embryonnaire plus rapide, pour produire plus de petits en moins de temps, afin d'augmenter le succès reproducteur (Dulvy et Reynolds, 1997 ; Hamlett *et al.*, 1999 ; Camhi *et al.*, 2009 ; Last *et al.*, 2016a). Après la naissance les jeunes n'ont pas besoin de soins maternels et sont autonomes pour survivre (Last *et al.*, 2016a).



Figure 36 : visualisation des trophonèmes d'un utérus ouvert, en suspension dans de l'eau chez *Hypanus americanus*. Source : Culpepper et Mylniczenko, 2017.

Chez certaines raies pastenagues, la croissance des follicules ovariens est un processus saisonnier nécessitant deux à trois mois avant l'ovulation (Hamlett *et al.*, 1999). Chez *P. violacea* le développement des follicules s'accélère durant les derniers stades de la gestation permettant le processus de vitellogenèse, accumulation de nutriments formant le vitellus, et le groupe d'ovocytes suivant, follicules matures, est presque prêt à être ovulé au moment de la parturition, comme cela a été observé chez d'autres espèces de Dasyatidés (Hamlett *et al.*, 1999 ; Hemida *et al.*, 2003 ; Allen *et al.*, 2006 ; Véras *et al.*, 2014a ; Véras *et al.*, 2014b). Ainsi la prochaine gestation sera assurée peu de temps après la parturition, optimisant ainsi la fécondité au cours de la vie.

*Pteroplatytrygon violacea* est actuellement la seule espèce connue de la famille des Dasyatidés ayant un mode de vie pélagique (Last et Stevens, 1994 ; Jordan, 2008 ; Lipej *et al.*, 2013 ; UICN, 2022 ; Riutort et Sittler, 2022). La locomotion est donc une fonction essentielle pour parcourir de longues distances dans l'océan afin de s'alimenter et se reproduire. Ses caractéristiques sensorielles, comme la vision et les systèmes mécano et électrosensoriels, et ses types de locomotion, alimentation et reproduction présentes des adaptations physiologiques uniques. Il est essentiel de connaître son écologie spatiale, alimentaire et reproductrice afin d'envisager les différentes menaces auxquelles elle peut être confrontée et de comprendre les mesures à mettre en place afin de les limiter.



## PARTIE II. Liens entre l'écologie et la physiologie de *Pteroplatytrygon violacea*

### I/ Une écologie unique dans la famille des Dasyatidés

Plusieurs difficultés expliquent le manque d'informations concernant la biologie de *Pteroplatytrygon violacea*. Tout d'abord, son caractère pélagique complique l'accès aux spécimens de par leur grande mobilité dans un environnement océanique immense. De plus, la majorité des connaissances de biologie, d'écologie et de dynamiques des populations chez les raies découlent d'une seule famille, les Rajidés, car elle constitue la plus grande famille de poissons cartilagineux (Frisk, 2010).

### A/ L'écologie spatiale d'une espèce majoritairement pélagique

Les raies et les requins pélagiques forment un groupe relativement petit avec une faible diversité, ne représentant que 3 % des Chondrichthyens (Dulvy *et al.*, 2021). Seulement 38 espèces vivent dans les régions océaniques, ce qui est très faible en comparaison de la biodiversité des Chondrichthyens trouvée au niveau des régions costales (582 espèces) (Dulvy *et al.*, 2021).

La majorité des informations fournies sur l'utilisation de l'habitat par *Pteroplatytrygon violacea* dans la suite de cette partie proviennent d'analyses indirectes et d'hypothèses à partir des captures accidentelles dans les pêches commerciales. Toutefois, elles n'attestent pas toujours des comportements réels.

#### 1. Aire de répartition et habitat

##### 1.1. Une espèce circumglobale épipélagique ...

Cette espèce est épipélagique, c'est-à-dire qu'elle vit dans la pleine mer et se situe dans les 200 premiers mètres de la colonne d'eau (Mundy, 2005). Sa localisation préférentielle semble être dans les 100 premiers mètres (Mollet, 2002 ; Antonenko *et al.*, 2015 ; Froese et Pauly, 2022). Toutefois, sa présence dans la zone mésopélagique (200 à 1000 m) a été renseignée (Mollet, 2002 ; Neer, 2008 ; The Shark Trust, 2020 ; Riutort et Sittler, 2022 ; UICN, 2022), jusqu'à des profondeurs de 582,3 m (Weidner, 2014). Certains auteurs suggèrent que les mâles se trouveraient à des profondeurs plus importantes que les femelles (Ribeiro-Prado et Amorim, 2008 ; Weidner, 2014 ; Riutort et Sittler, 2022).

Sa répartition est circumglobale dans les eaux tropicales, subtropicales et tempérées (Figure 37) (Neer, 2008 ; Vêras *et al.*, 2014a ; Weidner, 2014 ; Last *et al.*, 2016a ; Froese et Pauly, 2022). Elle peut fréquenter des eaux dont les températures varient entre 10,2 et 29,7 degrés Celsius (°C), cependant la plage thermique préférentielle semble être comprise entre 17 et 23°C (Mollet, 2002 ; Domingo *et al.*, 2005 ; Siqueira et Sant'Anna, 2007 ; Forselledo *et al.*, 2008 ; Ferrari et Kotas, 2013 ; Weidner, 2014). De plus, Forselledo *et al.* (2008) mentionne l'absence de capture dans des eaux de température inférieure à 15,3°C au niveau de

l'Atlantique Sud-Ouest, ce qui peut s'expliquer par les schémas verticaux de migration journalière (voir 2.2.) (Weidner, 2014). En captivité, les raies meurent lorsque l'eau devient trop froide et qu'elle avoisine les 13°C (Mollet, 2002), ceci permet de donner une explication biologique aux latitudes extrêmes, 52 degrés (°) Nord et 50° Sud (Froese et Pauly, 2022), de l'aire de répartition de *P. violacea* (Weidner, 2014). On la trouve plus précisément : dans la mer Méditerranée (Figure 38), au niveau des mers Tyrrhénienne, Ligurienne, Ionienne et Adriatique (Lipej *et al.*, 2013 ; Froese et Pauly, 2022 ; Riutort et Sittler, 2022) ; dans la mer des Caraïbes (Neer, 2008) ; dans la Mer du Nord (Ellis, 2007) ; dans l'océan Atlantique Ouest, des Grand Bancs de Terre-Neuve du Canada à l'Uruguay (Robins et Ray, 1986 ; Wilson et Beckett, 1970 ; Domingo *et al.*, 2005 ; Neer, 2008 ; Riutort et Sittler, 2022) et dans l'océan Atlantique Est, de l'Irlande à l'Afrique du Sud (Heemstra, 1995 ; Debelius, 1998 ; Neer, 2008 ; Riutort et Sittler, 2022) ; dans le Golfe du Mexique (Branstetter et McEachran, 1983 ; Riutort et Sittler, 2022) ; dans l'océan Pacifique Ouest, des îles Kouriles à la Nouvelle-Zélande (Neer, 2008 ; Antonenko *et al.*, 2015 ; Riutort et Sittler, 2022) et dans l'océan Pacifique Est, de Vancouver au Canada jusqu'au Chili (McAllister, 1990 ; Pequeño, 1998 ; Riutort et Sittler, 2022) ; dans l'océan Indien, de la Réunion à l'Indonésie jusqu'au Sud de l'Australie et de l'Afrique du Sud (Neer, 2008 ; Somvanshi *et al.*, 2009 ; Riutort et Sittler, 2022). Les îles Fidji, la Polynésie Française, l'île de Pâques, les îles Galápagos, Clipperton et Hawaï (McAllister, 1990 ; Riutort et Sittler, 2022) font également partie de son aire de répartition. Elle semble cependant absente de la mer Noire (Riutort et Sittler, 2022).

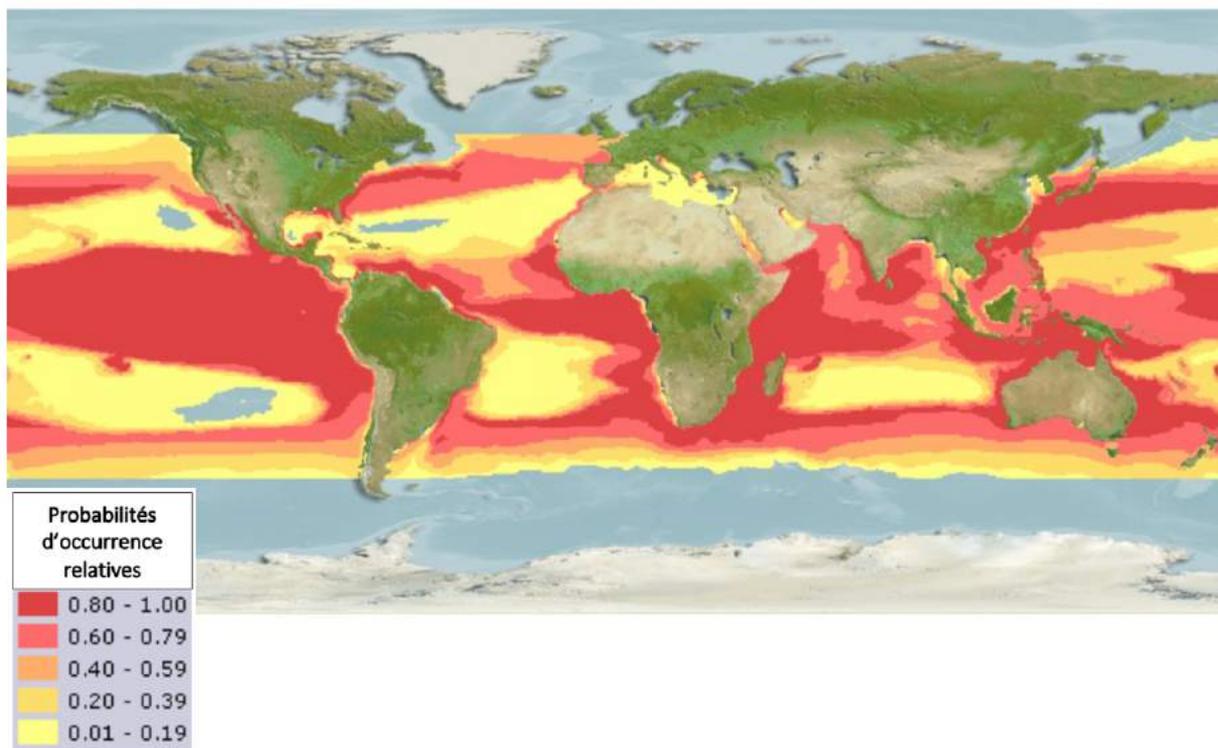


Figure 37 : modélisation de l'aire de distribution et de la probabilité d'occurrence de *Pteroplatytrygon violacea* à partir de son aire de répartition naturelle. Les couleurs indiquent la probabilité de présence selon la durabilité de l'habitat. Source : AquaMaps, 2019.

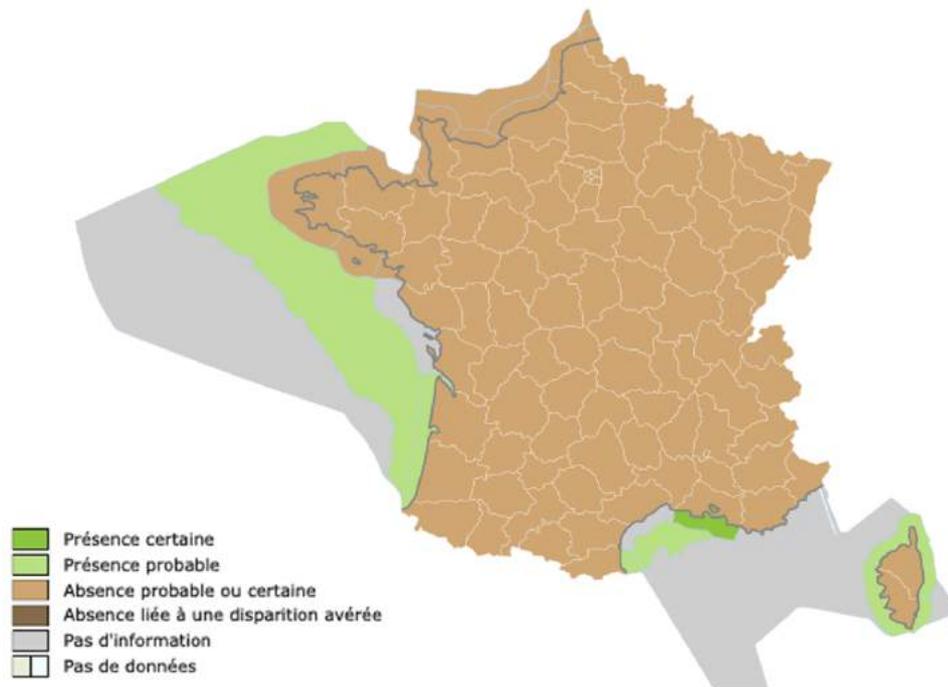


Figure 38 : aire de distribution de *Pteroplatytrygon violacea* dans les eaux françaises métropolitaines. Source : MNHN et OFB, 2022.

### 1.2. ... et parfois benthopélagique et côtière

Certains auteurs pensent que *P. violacea* pourrait avoir un mode de vie indifféremment benthique, au fond dans les zones côtières de plus faibles profondeurs, ou pélagique, nommé benthopélagique (Neer, 2008 ; Véras *et al.*, 2009 ; Ergüden *et al.*, 2018). L'hypothèse d'une vie benthique près des côtes est soutenue par les observations menées à travers le monde. En effet, sa présence dans les eaux côtières est attestée dans le Nord de la mer Adriatique, au Brésil, en Turquie, à l'Est et à l'Ouest de l'Inde. Plus récemment, en 2018, elle a fait son apparition dans les eaux littorales catalanes et méditerranéennes et en Corse (Siqueira et Sant'Anna, 2007 ; Zacharia *et al.*, 2011 ; Júnior et Rotundo, 2012 ; Suresh et Raffi, 2013 ; Marion *et al.*, 2014 ; The Shark Trust, 2020 ; Riutort et Sittler, 2022).

Ces variations de localisation verticale dans la colonne d'eau de *Pteroplatytrygon violacea* peuvent s'expliquer par des différences dans les paramètres environnementaux (température de surface de l'eau, luminosité), conditionnés par la zone géographique (Véras *et al.*, 2009 ; Marion *et al.*, 2014). Les facteurs abiotiques permanents (la bathymétrie) et éphémères (la température, la salinité et l'oxygène dissous) sont suspectés d'influencer fortement les mouvements des raies par leur action directe sur la physiologie de ces espèces ectothermes, ou indirecte via la répartition de leurs proies (Hays *et al.*, 2016). Plus généralement, la présence et les mouvements d'une espèce sont conditionnés à la fois par les effets directs de l'environnement physique et par ses effets indirects via son action sur les proies. L'écologie du mouvement tente de comprendre le rôle respectif de ces effets directs et indirects sur les mouvements et les comportements d'une population d'une espèce.

## 2. L'écologie du mouvement

Cette discipline cherche à comprendre les modèles, les moteurs, la physiologie et les conséquences des mouvements des animaux tels que la migration, la dispersion et la recherche de ressources (alimentaires, aires de reproduction et repos, partenaires) (Hays *et al.*, 2016). Les données concernant les mouvements migratoires et les aires de répartition des raies suggèrent qu'ils sont fortement conditionnés par la réalisation d'étapes du cycle de vie des espèces (Frisk, 2010). Malgré des schémas migratoires encore mal compris, de plus en plus d'éléments prouvent que les raies effectuent des migrations saisonnières en lien avec la reproduction, vers des zones où les conditions environnementales plus favorables maximisent la survie des jeunes. Ces migrations impliquent souvent des déplacements entre les aires d'alimentation et de reproduction pour optimiser les ressources énergétiques et la survie des adultes et des petits. Différents moteurs expliquent les mouvements verticaux et les migrations de *P. violacea* à travers le globe.

### 2.1. Les moteurs des migrations annuelles de *Pteroplatytrygon violacea*

#### 2.1.1. Les ressources alimentaires

Les moteurs hydrodynamiques, comme les courants saisonniers de la mousson, sont utilisés par les individus de la population équatoriale de *P. violacea* pour rejoindre les côtes Est de l'Inde (golfe de Mannar) en juillet-août (Akhilesh *et al.*, 2008 ; Zacharia *et al.*, 2011 ; Suresh et Raffi, 2013). Le déclencheur de cette migration pourrait être la présence de ressources alimentaires. En effet, dans les provinces pélagiques Ouest de l'océan Indien on sait que la présence de *Charybdis smithii*, proie principale de *P. violacea*, est dictée par les vents de mousson et donc liée aux courants océaniques (Varghese *et al.*, 2014). *P. violacea* pourrait donc migrer à travers l'océan Indien pour trouver des ressources alimentaires abondantes à certaines périodes de l'année.

#### 2.1.2. Une étape importante du cycle de vie, la reproduction

a) Dans des eaux de surface plus chaudes ...

Chez les Chondrichthyens, la tendance à suivre les courants chauds est commune. Les déplacements de *P. violacea* vers des eaux côtières plus chaudes serait en lien avec la reproduction et la mise bas dans des conditions environnementales plus favorables à la survie des jeunes (Hamlett *et al.*, 1999 ; Mollet, 2002 ; Hemida *et al.*, 2003 ; Domingo *et al.*, 2005 ; Allen *et al.*, 2006 ; Forselledo *et al.*, 2008 ; Marion *et al.*, 2014 ; Weidner, 2014). Effectivement dans l'Atlantique Sud-Ouest, on constate que les taux de capture, témoins indirects de l'abondance de *P. violacea*, varient positivement avec la température moyenne de l'eau de surface, et ils sont bas pour des températures inférieures à 20°C (Domingo *et al.*, 2005 ; Forselledo *et al.*, 2008). Dans cette zone, cette espèce est connue pour rejoindre les eaux Uruguayennes et du Nord de l'Argentine en suivant les courants subtropicaux chauds, comme le courant tropical brésilien (Forselledo *et al.*, 2008), entraînant une concentration d'individus dans des eaux localement plus chaudes. Par ailleurs, la présence de *P. violacea* dans la baie de Todos os Santos, deuxième plus grande baie côtière du Brésil, s'explique aussi par les conditions hydrodynamiques du courant brésilien associées à la bathymétrie du fond océanique adjacent à la baie. Il existe en effet une dynamique saisonnière des masses d'eau à

l'intérieur de la baie influencée par l'apport d'eau douce : pendant la saison des pluies, le mélange de l'eau douce continentale et de l'eau de mer contribue à la création de conditions estuariennes peu favorables à la mise-bas. À l'inverse en saison sèche (juin à septembre), le courant brésilien transporte des eaux plus chaudes dans la baie avec une température de plus de 20°C (Marion *et al.*, 2014). Dans l'Atlantique Nord-Ouest les mouvements de *P. violacea* semblent s'organiser autour du Golf Stream. Ce dernier est un courant chaud de surface qui naît le long de la côte Est des États-Unis et qui se disperse dans l'Atlantique Nord. En été quand les eaux de surface se réchauffent on observe un déplacement progressif des individus à partir du Golf Stream vers le Nord ; puis en octobre lorsque les eaux refroidissent, ils se dirigent vers le Sud en direction des eaux plus chaudes. Les températures de surface lors des captures sont en moyenne de 18,0°C (Wilson et Beckett, 1970). Ainsi, la reproduction peut être un moteur des migrations, vers des eaux plus chaudes, pour les populations du Pacifique et de l'Atlantique Nord de *P. violacea*.

#### b) ... ou vers des zones de ressources alimentaires

À l'inverse des éléments présentés dans le paragraphe précédent, le schéma de migration diffère notamment en mer Méditerranée. En effet les populations se reproduisent dans des eaux relativement froides, comme en témoignent les femelles gravides observées dans la baie de Naples, avant de migrer vers des eaux plus chaudes (Mollet, 2002 ; Hemida *et al.*, 2003 ; Camhi *et al.*, 2009 ; Weidner, 2014). Ceci est confirmé par les observations de l'été 2018 dans les eaux littorales chaudes françaises, où aucun nouveau-né ou juvénile n'a été signalé (Riutort et Sittler, 2022). Dans ce cas, les sites de reproduction pourraient être choisis en lien avec la présence de ressources alimentaires et non de la température.

De même, la présence de *P. violacea* le long des côtes de Rio de Janeiro et de São Paulo serait liée à un courant froid. En effet, deux études menées au niveau des côtes brésiliennes indiquent que sa présence dans les eaux côtières en été (austral) est liée au courant provenant des eaux centrales de l'Atlantique Sud (Siqueira et Sant'Anna, 2007 ; Júnior et Rotundo, 2012). On sait que ce phénomène affecte la répartition de plusieurs poissons téléostéens et d'au moins quatre espèces d'Élasmobranches (Siqueira et Sant'Anna, 2007). En raison de la pénétration de ces eaux froides sur le plateau continental, une production phytoplanctonique élevée est observée, entraînant une plus grande diversité et disponibilité de proies. Par ailleurs, des femelles gestantes sont observées, suggérant une activité reproductrice. Ainsi, il est probable que les raies provenant du large suivent ces courants froids de l'Atlantique Sud et qu'elles se retrouvent dans les eaux côtières du Brésil en été pour mettre bas dans des eaux peu profondes et riches en nutriments.

Pour conclure, il semblerait que deux stratégies différentes soient utilisées selon les populations, afin de favoriser le succès reproducteur (nombre de descendants potentiels d'un individu au cours de sa vie) et la survie des jeunes. La première consisterait à mettre bas dans des eaux chaudes peu profondes permettant de limiter les dépenses énergétiques, et la seconde miserait sur un meilleur apport énergétique et nutritionnel dans les eaux froides.

## 2.2. Les mouvements verticaux dans la colonne d'eau

Les migrations quotidiennes des proies sont un moteur fondamental des schémas journaliers du mouvement vertical des prédateurs (Hays *et al.*, 2016). Des schémas spatiaux de comportement de recherche alimentaire ont ainsi été mis en évidence chez les requins, permettant la localisation de proies aux distributions inégales et éparses dans l'océan. Chez les raies, très peu d'études ont été réalisées, mais ces schémas sont en partie confirmés par une étude menée entre 2010 et 2011 sur quatre raies pastenagues violettes femelles localisées dans la baie de l'Atlantique Sud et dans le Nord du golfe du Mexique (Weidner, 2014). Cette étude est la première utilisant des balises satellites sur *P. violacea* et a permis d'équiper dans chaque zone deux individus pour des durées de déploiement de 13 jours. Dans cette étude, les migrations verticales quotidiennes étaient de durées variables, avec des heures diurnes passées en eaux plus profondes et associées à des températures moyennes plus basses que les heures nocturnes. Les schémas de déplacements verticaux quotidiens étaient principalement déterminés par la température de l'eau. Toutefois, les mouvements à travers la colonne d'eau semblaient aussi initiés pour suivre des proies se déplaçant verticalement, telles que les calmars et les crustacés pélagiques pendant la nuit. Ces comportements pourraient cependant différer selon les populations et selon les conditions océanographiques locales.

Par ailleurs, une étude menée par Moosamikandy (2016) montre un effet significatif du cycle lunaire sur la présence de *P. violacea* dans les eaux indiennes : les taux de capture sont deux fois plus importants pendant les jours de la nouvelle lune. À cette période, une concentration d'espèces fourragères, comme les anchois et les calmars (Aquaportal, 2022), se produit dans les niveaux superficiels de la colonne d'eau. Cette disponibilité accrue de proies à la surface attire davantage les raies pastenagues violettes dans la zone superficielle de la colonne d'eau ; ceci corrobore les observations de Weidner (2014) selon lesquelles les raies pastenagues poursuivent les proies jusqu'à la surface.

Ainsi, l'étude de l'utilisation verticale de l'habitat peut révéler des interactions entre les espèces, souvent corrélées avec des paramètres physiques. Elle permet également une meilleure compréhension de l'écosystème pélagique et des répercussions possibles en cas de perturbation (modification de la température de l'eau, disparition d'une espèce proie ou prédatrice) (Weidner, 2014).

Pour conclure, la température de l'eau et la présence de ressources alimentaires semblent être les facteurs majeurs conditionnant la présence de cette espèce et ses mouvements migratoires (Riutort et Sittler, 2022). Toutefois, de nombreuses incertitudes et inconnues persistent, les hypothèses actuelles ne permettant pas par exemple d'expliquer la présence de l'espèce près de nos côtes méditerranéennes au cours de l'été 2018. Malgré la difficulté à relier les stratégies de déplacement aux échelles écologiques et évolutives pertinentes (survie, succès reproducteur), la connaissance des mouvements permettrait d'envisager les modifications comportementales, physiologiques ou morphologiques qui interviendraient en cas de menaces anthropiques (navigation, pêche, traitement de l'eau) impactant l'habitat (Hays *et al.*, 2016).

### 3. Estimation de l'abondance des populations

Les informations démographiques pour la famille des Dasyatidés manquent (Frisk, 2010). L'estimation de la taille globale des populations de raies pastenagues violettes est inconnue ainsi que la structure de son stock, c'est-à-dire la partie de la population qui serait exploitable durablement par la pêche (Neer, 2008). Les tendances d'abondance relatives spatiale et temporelle de cette espèce sont estimées à partir des taux de capture accidentels dans les pêches. Cependant, le taux de capture varie selon les zones géographiques (conditions océanographiques locales), les méthodes de pêche et les heures de captures. Globalement, l'abondance des populations de *P. violacea* augmente dans certaines régions (Océan Pacifique central, Golfe du Mexique) et diminue dans d'autres (Atlantique Nord-Ouest) (Ferretti *et al.*, 2010 ; UICN, 2022). Dans d'autres régions (Ouest de l'Océan Indien, Atlantique Sud, Océan Pacifique Ouest, Mer Méditerranée), elle est stable bien que fluctuante (augmentation ou diminution d'une année à l'autre).

Pour conclure, l'estimation des variations d'abondance et la connaissance de ses causes sont des informations essentielles pour définir des politiques de gestion appropriées, or ces informations sont incertaines voire manquantes pour *P. violacea*. En effet, l'abondance et la structure des populations, sont inconnus, et les causes, les déclencheurs et les mécanismes sous-jacents aux migrations (comme les compromis énergétiques associés aux déplacements sur de longues distances) ne font l'objet que d'hypothèses qui n'ont pas été testées.

## B/ L'alimentation

### 1. Le régime alimentaire

Le régime alimentaire des raies varie en fonction de la taille corporelle, de la morphologie, du statut de maturité sexuelle, de la géographie et des distributions régionales et saisonnières des proies (Jacobsen et Bennett, 2013).

#### 1.1. Des proies majoritairement pélagiques ...

L'étude de Weidner (2014) au niveau de l'Atlantique Nord-Ouest, associe l'analyse du contenu intestinal avec celle des isotopes stables, fournissant ainsi une approche plus robuste du régime alimentaire et des interactions trophiques. En effet, l'analyse des isotopes stables, de carbone 13 ( $^{13}\text{C}$ ) et de l'azote 15 ( $^{15}\text{N}$ ) sur le muscle blanc des raies, permet de confirmer le niveau trophique des proies trouvées dans le contenu intestinal, ces atomes étant transférés de la proie au prédateur avec un pourcentage d'augmentation connu. Elle met en évidence que les principales proies sont des céphalopodes (calamars et poulpes) (59 %), suivis des poissons actinoptérygiens dont la majorité sont de petits poissons téléostéens pélagiques (Monacanthidés) (38 %) et des crustacés décapodes (36 %) (seules les crevettes ont été identifiées) (Figure 39). Ces proies, essentiellement comprises entre 1 et 4 cm (Riutort et Sittler, 2022), sont typiques de l'habitat épipélagique de *P. violacea* et trouvées dans la majorité des études menées dans l'Océan Pacifique, l'Océan Atlantique équatorial Sud-Ouest, l'Océan Indien et la mer Méditerranée (Wilson et Beckett, 1970 ; Orsi Relini *et al.*, 2000 ; Jordan, 2008 ; Neer, 2008 ; Somvanshi *et al.*, 2009 ; Véras *et al.*, 2009 ; Júnior et Rotundo,

2012 ; Lipej *et al.*, 2013 ; Varghese *et al.*, 2014 ; Last *et al.*, 2016a ; Santhanam, 2017). Les petits poissons pélagiques varient selon la région : hareng, maquereau, anchois, poissons-volants (*Exocoetus monocirrhus*). De plus, le régime alimentaire est peu riche en lipides (Weidner, 2014).

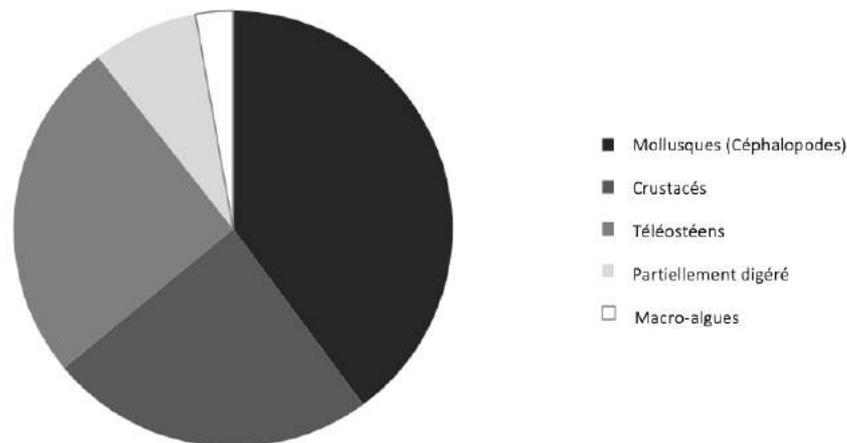


Figure 39 : répartition des proies ingérées par les raies pastenagues violettes collectées dans l'ouest de l'océan Atlantique Nord. Les macro-algues correspondent à des sargasses (*Sargassum spp.*), qui sont des algues flottantes dans les eaux pélagiques. D'après Weidner, 2014.

Toutefois, le type de proie dominant est variable selon les populations. Par exemple, au niveau de l'Océan Indien les deux études majeures menées (Somvanshi *et al.*, 2009 ; Varghese *et al.*, 2014) révèlent que *Charybdis smithii* (un crabe), connu pour être une proie importante des prédateurs pélagiques supérieurs de l'Océan Indien, est la proie la plus importante de *P. violacea*, suivi des céphalopodes. Au niveau de l'Atlantique équatorial Sud-Ouest (Véras *et al.*, 2009) les petits poissons (Monacanthidés) supplantent les céphalopodes. En mer Méditerranée (Júnior et Rotundo, 2012 ; Lipej *et al.*, 2013) ce sont les téléostéens (plus de 11 espèces) qui sont consommés préférentiellement notamment les anchois et la cépole commune (*Cepola macrophthalma*) ; suivent les céphalopodes et les crustacés. Par ailleurs, d'autres auteurs mentionnent les Coelentérés notamment les méduses (Wilson et Beckett, 1970 ; Neer, 2008 ; Somvanshi *et al.*, 2009 ; Véras *et al.*, 2009 ; Varghese *et al.*, 2014 ; Last *et al.*, 2016a ; Santhanam, 2017 ; Froese et Pauly, 2022) et autres Cnidaires et Cténophores (Riutort et Sittler, 2022), de petits poissons Chondrichthyens (Last *et al.*, 2016a) et des barracudines (*Paralepis sp.*) (Wilson et Beckett, 1970 ; Véras *et al.*, 2009).

Ainsi, la disponibilité des ressources et les caractéristiques océanographiques conditionnées par la zone géographique, semblent être la cause principale des différences de régime alimentaire observées. La diversité du régime alimentaire est similaire entre les études, ce sont les proportions et l'importance relative de chaque type de proies qui varient.

## 1.2. ... mais également benthopélagiques voire côtières

Les crustacés planctoniques (Euphausiidés) et amphipodes (dont les Hyperiidés) (Orsi Relini *et al.*, 2000 ; Somvanshi *et al.*, 2009 ; Vêras *et al.*, 2009 ; Santhanam, 2017) retrouvés préférentiellement dans certains régimes alimentaires témoignent d'une présence de *P. violacea* dans des zones peu profondes comme celles de balancement des marées, et confirment les observations côtières, dans différentes régions du monde, de la partie précédente. Cette adaptation du régime alimentaire entraîne une augmentation du spectre de proies consommées (Júnior et Rotundo, 2012). De plus, la quantité non négligeable de seiches, de gobies et d'hippocampes (Wilson et Beckett, 1970 ; Lipej *et al.*, 2013 ; Weidner, 2014 ; Riutort et Sittler, 2022) dans les estomacs confirment leur tendance à se nourrir sur le fond et étaye l'hypothèse selon laquelle les raies pastenagues violettes pourraient être une espèce benthopélagique.

## 2. Le comportement alimentaire

Les comportements alimentaires des Batoïdes peuvent être divisés en trois grandes stratégies (Jacobsen et Bennett, 2013) : l'alimentation continue, les prédateurs à l'affût et la filtration. Le milieu pélagique est un milieu oligotrophe où la productivité est limitée ce qui limite les ressources disponibles et augmente la compétition interspécifique et intraspécifique (Varghese *et al.*, 2014). L'écologie et le mode de vie pélagique de *P. violacea* la prédispose à une stratégie d'alimentation intermittente où elle doit surprendre ses proies (Jordan *et al.*, 2009b) ; elle ingère un petit nombre de proies relativement grandes ce qui se traduit la plupart du temps par des estomacs vides en proportion importante (plus de 20 %) (Hamlett *et al.*, 1999 ; Somvanshi *et al.*, 2009 ; Weidner, 2014). Elle est par ailleurs susceptible de présenter un style alimentaire opportuniste et de se nourrir par exemple des petites espèces de poissons associées aux tapis de sargasses (Weidner, 2014). De plus, au large de la Californie, elles sont connues pour poursuivre de façon saisonnière des bancs de calamars qui se regroupent pour l'accouplement (Neer, 2008). Cependant, le déplacement vers les zones côtières à certains moments de l'année lui permet d'ingérer de petites proies à intervalles assez réguliers, ce qui entraîne dans ce cas un nombre élevé de proies dans l'estomac, à divers stades de digestion et une faible occurrence d'estomac vides (Júnior et Rotundo, 2012). Cette alimentation en continue, occasionnelle chez *P. violacea*, est commune chez les raies et les Myliobatidés en particulier.

L'étude en captivité de *P. violacea* par Mollet *et al.* (2002) révèle une alimentation saisonnière chez les deux sexes, avec deux cycles d'alimentation par an en lien probable avec la reproduction. Toutefois ces observations menées en milieu captif sur la saisonnalité n'ont pas pu être conduites en milieu naturel, souvent à cause d'échantillons trop petits ou de durées d'études trop courtes (Weidner, 2014).

### 3. Une évolution au cours de l'ontogénie

Les modifications ontogéniques des habitudes alimentaires chez les Élaémobranches, et notamment chez *P. violacea*, sont en lien avec l'augmentation de la vitesse de nage et l'évolution des modèles de mouvements, une expérience de chasse et une habilité supérieure des individus adultes et avec des besoins en énergie augmentant avec la taille (Varghese *et al.*, 2014). Ceci se confirme en captivité où les individus les plus jeunes de *P. violacea* se nourrissent principalement de crustacés et, au fur et à mesure qu'elles grandissent, passent à un régime à base de céphalopodes (Mollet *et al.*, 2002). De plus sur le terrain, la vacuité de l'estomac des jeunes raies est plus fréquente et les stratégies alimentaires diffèrent de celles des adultes (Lipej *et al.*, 2013). En effet, les jeunes sont plus aptes à capturer des proies enfouies dans les sédiments que des proies mobiles. Ces observations pourraient également expliquer les différences du type de proies préféré selon le sexe. Par exemple dans l'étude de Lipej *et al.* (2013), les femelles semblent sélectionner les anchois alors que les mâles consomment les cépoles communes, les seiches et le gobie noir (*Gobius niger*) en proportion plus importantes. Or les femelles sont en moyenne plus grandes que les mâles, ce qui pourrait être associé à des capacités supérieures de capture de proies fortement mobiles comme les anchois, tandis que les mâles adopteraient une stratégie de capture différente ciblant les proies benthiques. Cette hypothèse est corroborée par l'observation d'un comportement alimentaire spécifique : *P. violacea* utiliserait ses nageoires pectorales afin d'attraper des proies en les enveloppant et en les ramenant vers la bouche (Riutort et Sittler, 2022 ; Mollet, 2002 ; Jordan *et al.*, 2009a ; Jordan *et al.*, 2009b). Plus l'individu est grand et plus cette méthode de chasse serait efficace, augmentant les probabilités de rencontre avec la proie. En outre, il existe une corrélation positive entre la taille de la raie et la taille, le poids et le nombre de ses proies (Lipej *et al.*, 2013). Ce constat soutient l'hypothèse avancée dans l'étude de Mollet *et al.* (2002) quant à l'évolution du régime alimentaire chez les adultes, liée à une augmentation de l'apport calorique. En effet, l'apport alimentaire varie de 6 à 7 % de la masse corporelle (BM pour Body Mass) par jour pour les juvéniles de deux ans tandis que pour les adultes il passe de 2,8 à 1,8 % BM/jour au fur et à mesure que les raies vieillissent.

Pour résumer, l'évolution des stratégies alimentaires au fil de l'âge est liée à l'amélioration des techniques de chasse, et possiblement à la taille. Ce changement entraîne une modification du régime alimentaire, vers des proies plus mobiles de valeur calorique plus importante, permettant ainsi une diminution de l'apport alimentaire en pourcentage de la masse corporelle. Ceci constituerait un compromis énergétique afin de passer moins de temps à une recherche de nourriture coûteuse dans un environnement pélagique vaste, et d'allouer le gain d'énergie à d'autres activités comme la reproduction.

### 4. Le niveau trophique et les rôles dans l'écosystème

#### 4.1. Les prédateurs de *Pteroplatytrygon violacea*

À l'heure actuelle les prédateurs connus sont le requin océanique (*Carcharhinus longimanus*) et le requin tigre (*Galeocerdo cuvier*) (Weidner, 2014 ; Riutort et Sittler, 2022). Les requins marteaux (*Sphyrna mokarran*) et taureaux (*Carcharias taurus*), les éléphants de mer (*Mirounga spp.*) et les orques (*Orcinus orca*) sont également des prédateurs potentiels (Santhanam, 2017 ; SeaWorld Parks and Entertainment, 2022). *P. violacea* joue ainsi un rôle au sein du réseau trophique en tant que proie de ces espèces prédatrices.

#### 4.2. Rôles des Élasmobranches et de *Pteroplatytrygon violacea* dans la structuration des réseaux trophiques

La structure du réseau alimentaire des espèces Élasmobranches contribuerait au maintien de l'équilibre des différents niveaux trophiques (Lipej *et al.*, 2013), à travers des processus descendants (en tant que prédateurs) et des processus ascendants (par exemple la redistribution des nutriments) (Pauly et Watson, 2005 ; Ferretti *et al.*, 2010 ; Hays *et al.*, 2016). À l'origine le niveau trophique (TL pour Trophic Level) est un indicateur utilisé par Pauly *et al.* (1998) pour montrer l'évolution du niveau trophique moyen des poissons dans les pêches et l'impact de celles-ci sur l'écosystème marin (Pauly et Watson, 2005). Il est aujourd'hui utilisé pour décrire la place d'une espèce dans un réseau trophique. Pour une espèce donnée, le TL est calculé par une formule qui prend en compte le TL des proies consommées et la proportion relative de chaque type de proies dans le régime alimentaire de l'espèce étudiée (Pauly et Watson, 2005). Les valeurs de TL proches de un correspondent aux producteurs primaires, comme les végétaux ou les micro-organismes autotrophes, qui produisent de la matière organique à partir de matière minérale. Puis on trouve les consommateurs primaires ou herbivores, qui appartiennent au second niveau trophique, avec des valeurs de TL proches de deux. Enfin, les prédateurs sont rattachés aux niveaux trophiques supérieurs ou égal à trois. Les Élasmobranches ont un niveau trophique évalué entre 3,10 et 4,70 et les raies en particulier ont un niveau trophique supérieur à 4, ce qui les place au milieu de la chaîne alimentaire aquatique en tant que consommateurs tertiaires (Jacobsen et Bennett, 2013 ; Last *et al.*, 2016a). C'est-à-dire qu'elles se nourrissent de producteurs primaires, de consommateurs primaires et de consommateurs secondaires, qui se nourrissent eux-mêmes d'autres êtres vivants de TL inférieurs. En ce qui concerne *P. violacea* les études rapportent des valeurs entre 3,86 et 4,94 en se basant sur l'analyse du contenu intestinal (Froese et Pauly, 2022 ; Varghese *et al.*, 2014 ; Lipej *et al.*, 2013), ce qui fait d'elle un prédateur de niveau intermédiaire (Weidner, 2014). Son rôle au sein de la chaîne alimentaire évolue en lien avec les modifications de son régime alimentaire au cours de l'ontogénie. Cela suggère que le niveau trophique occupé par une espèce au niveau local varie au fil du temps et/ou de la croissance (Jacobsen et Bennett, 2013), modifiant ainsi le réseau trophique en place. Par ailleurs, l'analyse du contenu stomacal combiné à l'analyse des isotopes stables permet une meilleure compréhension des interactions trophiques entre différentes espèces pour divers écosystèmes. Ces deux méthodes utilisées conjointement chez *P. violacea* révèlent qu'elle se nourrit sur deux niveaux trophiques différents, correspondant aux céphalopodes et aux poissons téléostéens (Weidner, 2014). Cette compréhension plus précise des dynamiques trophiques permettrait de modéliser correctement les écosystèmes afin de comprendre les effets écosystémiques d'activités anthropiques comme la pêche.

De surcroît, les Batoïdes ont probablement un rôle à jouer dans la dynamique des écosystèmes de par leurs interactions au sein du réseau trophique (Frisk, 2010). Par exemple, une étude menée dans l'Est de la mer d'Arabie sur 12 prédateurs pélagiques (Varghese *et al.*, 2014), a permis de fournir des informations sur la compétition et la prédation, qui influencent fondamentalement la structure de la communauté et la niche réalisée des organismes. En effet, les océans sont des zones oligotrophes à la productivité limitée, où la compétition interspécifique peut influencer la répartition spatiale des prédateurs. La spécialisation du régime alimentaire est une adaptation pour éviter cette compétition, en ciblant différents

types et taille de proies. Par ailleurs, une planification différente du moment et de la profondeur d'alimentation permet à divers prédateurs d'exploiter les mêmes ressources en limitant la compétition. Quatre groupes trophiques se distinguent par leurs types de proies parmi les prédateurs étudiés : *P. violacea*, qui est un prédateur spécialisé, se nourrit de quelques espèces de proies et principalement du crabe nageur (*Charybdis smithii*). De plus, elle présente un chevauchement significatif de son régime alimentaire avec un autre prédateur pélagique, le cavalo féroce (*Alepisaurus ferox*). La cohabitation entre ces deux espèces est rendue possible par une activité alimentaire qui se déroule principalement pendant la journée et occasionnellement pendant la nuit, à l'inverse de ce dernier. Ainsi, la répartition des ressources aux niveaux spatial, temporel ou trophique peut augmenter la tolérance au chevauchement des niches et peut réduire la pression de la compétition entre les espèces concurrentes, en accord avec la théorie écologique.

De manière similaire, l'évolution des niveaux trophiques des raies au cours de l'ontogénie et ses conséquences sur la dynamique et la structuration des réseaux trophiques doivent encore être étudiées (Jacobsen et Bennett, 2013 ; Pacoureau *et al.*, 2021). Les prédateurs ont deux types d'effets dans les écosystèmes, des effets non létaux et des effets létaux. Les effets non létaux sont de mieux en mieux décrits en milieu terrestre notamment dans le cadre du concept de « paysage de la peur ». Chez les requins par exemple, la présence du requin tigre, durant la saison chaude en Australie dans les eaux peu profondes de Shark Bay, entraîne une structuration des écosystèmes. En effet, certaines de ses proies comme les dauphins (*Tursiops aduncus*), les tortues vertes (*Chelonia mydas*) et les dugongs (*Dugong dugong*) abandonnent les opportunités de recherche alimentaire pour se mettre en sécurité, modifiant ainsi leur distribution, l'utilisation de l'habitat et leur comportement alimentaire. Ces modifications se répercutent au niveau des herbiers dont se nourrissent les dugongs et les tortues, en modifiant la distribution spatiale et la composition en espèces des herbiers (Ferretti *et al.*, 2010). À l'heure actuelle on ne sait pas qu'elles seraient les conséquences d'une modification des pressions de prédation, sur le réseau trophique et sur les communautés animales, dues au déclin ou à l'augmentation des populations de *P. violacea*.

Concernant les effets létaux des prédateurs la compréhension des conséquences écologiques potentielles dues au déclin de requins pélagiques, comme le requin tigre, sur les raies sont encore vagues et basées sur des prédictions. Le relâchement de la pression de prédation sur des mésoprédateurs, espèces prédatrices de niveau intermédiaire comme *P. violacea*, pourrait entraîner une augmentation de la taille des populations mais également une modification de la sélection de l'habitat, des aires de distribution ou des schémas migratoires avec des répercussions trophiques en cascade (Ferretti *et al.*, 2010 ; Frisk, 2010 ; Hays *et al.*, 2016 ; Pacoureau *et al.*, 2021). La disparition des grands requins entrainerait notamment des changements de l'utilisation de l'espace, par une occupation du domaine épipélagique qui deviendrait possible la journée pour les espèces plus petites, et pourrait profiter à *P. violacea* en augmentant son abondance (Last *et al.*, 2016a ; UICN, 2022). Ces effets sont liés à deux mécanismes, celui de consommation (prédation directe) mais également à celui de non-consommation (comportement), ou effets non létaux, qui se traduit par un risque de prédation et qui joue un rôle dans la dynamique des populations proies.

Toutefois, il semblerait que l'intensité et la persistance de tous ces effets soient moindres dans le domaine pélagique en comparaison des écosystèmes côtiers, récifaux et démersaux car les requins pourraient être remplacés par d'autres poissons prédateurs comme les thons (*Thunnus spp.*) et les marlins. En outre, les modèles de dynamique des réseaux trophiques prédisent des effets plus importants pour les requins se nourrissant de proies à longue durée de vie, en lien avec une capacité de restauration des populations diminuée. Ainsi, la dynamique des réseaux trophiques dépend de facteurs comme les traits d'histoires de vie des proies et des prédateurs (capacité de restauration des populations, comportements anti-prédateurs), les propriétés du réseau trophique (diversité des proies, nombre de prédateurs pour une espèce proie, intensité des interactions entre les proies et entre les prédateurs) et les interférences entre la pêche et la prédation. Il est nécessaire de considérer l'ensemble de ces facteurs afin de comprendre et quantifier les dynamiques spatiale et temporelle de mortalité et de risque au sein des réseaux trophiques en intégrant les effets des prédateurs humains et non-humains (Ferretti *et al.*, 2010 ; Hays *et al.*, 2016).

Pour finir, l'écologie du mouvement a été peu utilisée pour comprendre les rôles écologiques et les dynamiques entre les différentes espèces. Or l'étude des interactions entre les différentes communautés pélagiques permettrait de mieux appréhender les modifications de la structure de l'écosystème si une espèce disparaît. Les rôles écologiques peuvent être étudiés par l'analyse des modèles spatio-temporels d'abondance et de comportements (recherche de nourriture, repos, reproduction), dictés par les stratégies de déplacement (Hays *et al.*, 2016). Le manque de données sur les espèces du domaine pélagique, non commerciales pour la plupart, et les études éparpillées au niveau temporel et spatial sur des espèces diverses et sans lien entre elles ne permettent pas de dégager un modèle commun de structuration des écosystèmes par les Élastomobranche et donc de comprendre les répercussions en cascade possibles en cas de perturbation de l'écosystème.

## C/ La reproduction

### 1. Le comportement reproducteur

Le système sensoriel des raies et notamment le système électrosensoriel est impliqué dans la détection des partenaires pour la reproduction (Newton *et al.*, 2019) et dans l'accouplement (Rivera-Vicente *et al.*, 2011). En effet, le groupe ampullaire mandibulaire aurait pour fonction de stimuler l'ouverture de la bouche lorsque le mâle saisit la femelle. De plus, les stéroïdes sexuels ou d'autres composés spécifiques peuvent fonctionner comme des phéromones qui fournissent des informations aux mâles sur le statut reproducteur de la femelle (Kajiura *et al.*, 2000). Les quelques descriptions publiées des accouplements de requins et de raies sont probablement caractéristiques de l'ensemble du groupe (Kajiura *et al.*, 2000 ; Last *et al.*, 2016a). Après la phase d'approche le mâle saisit l'une des nageoires pectorales de la femelle avec ses dents pour la maintenir en position tandis qu'il vient coller sa surface ventrale contre la femelle, permettant l'intromission des organes copulateurs. Les mâles de la plupart des espèces n'utilisent qu'un seul ptérygopode à la fois. Les femelles restent généralement passives pendant la copulation, qui peut durer plusieurs heures chez les raies (Hamlett *et al.*, 1999).

## 2. Taille et âge de maturité sexuelle

La maturité sexuelle chez les raies est tardive (Last *et al.*, 2016a). Chez *P. violacea* les dimensions de disque pectoral à maturité sexuelle varient pour les femelles de 39 à 50 cm, pour un âge estimé de trois ans (Wilson et Beckett, 1970 ; Ribeiro-Prado et Amorim, 2008 ; Camhi *et al.*, 2009 ; Véras *et al.*, 2014a ; Véras *et al.*, 2014b ; Santhanam, 2017 ; UICN, 2019 ; Riutort et Sittler, 2022). Pour les mâles la taille du disque pectoral à maturité varie de 34 (ou moins) à 59,6 cm, pour un âge estimé de deux ans (Neer, 2008 ; Ribeiro-Prado et Amorim, 2008 ; Camhi *et al.*, 2009 ; Véras *et al.*, 2014a ; Santhanam, 2017 ; Riutort et Sittler, 2022 ; UICN, 2022). Malgré les variations géographiques de taille (Allen *et al.*, 2006) les femelles sont matures pour des tailles et des âges plus importants que les mâles, phénomène couramment observé chez d'autres espèces d'Élasmobranches (Véras *et al.*, 2014b ; Frisk, 2010).

La taille et le stade de calcification des ptérygopodes sont des éléments qui permettent de déterminer, sur individu vivant, si le mâle est mature ou non sexuellement. Les appendices calcifiés sont considérés comme appartenant à un individu sexuellement mature (Hemida *et al.*, 2003 ; Allen *et al.*, 2006). Par ailleurs, le développement testiculaire est informatif sur des individus morts (Véras *et al.*, 2014b). Chez les femelles, la maturité sexuelle ne peut être confirmée que post-mortem par l'analyse du système reproducteur : dimensions et stade des ovaires, de la glande oviducale et de l'utérus, contenu de l'utérus (œufs ou embryons) (Allen *et al.*, 2006 ; Véras *et al.*, 2014b). Ces analyses permettent de classer les femelles en six stades reproductifs successifs : juvénile, mature, pré-ovulatoire, gestante (trois stades), post-partum et sans activité reproductrice.

## 3. Le cycle reproducteur et la fécondité

### 3.1. Une saisonnalité de la reproduction non prouvée

Les Élasmobranches sont considérés comme des espèces saisonnières, et des cycles saisonniers de spermatogenèse ont été décrits chez différentes espèces dont *Dasyatis sabina* (Hamlett *et al.*, 1999). Toutefois, aucune saisonnalité de la reproduction n'a pu être mise en évidence chez *P. violacea* à partir de la distribution mensuelle des stades de maturité (Figure 40) (Véras *et al.*, 2014a ; Véras *et al.*, 2014b), même si elle est suspectée en captivité (Mollet *et al.*, 2002). De même, l'analyse du développement des embryons des femelles dans la baie de Naples montre différents stades de développement indiquant un manque de synchronisation dans les accouplements (Camhi *et al.*, 2009). Le cycle reproducteur pourrait avoir lieu plusieurs fois par an et jusqu'à trois fois par an dans la baie de Naples (Allen *et al.*, 2006 ; Camhi *et al.*, 2009 ; Frisk, 2010 ; Véras *et al.*, 2014a), avec un nombre de cycles probablement dépendant des variabilités océanographiques locales et de la disponibilité alimentaire. Les périodes de parturition varient ainsi selon l'hémisphère considéré et selon les populations de *P. violacea* (Mollet, 2002 ; Neer, 2008), et semblent conditionnées soit par la température de surface de l'eau, soit par la disponibilité des ressources alimentaires.

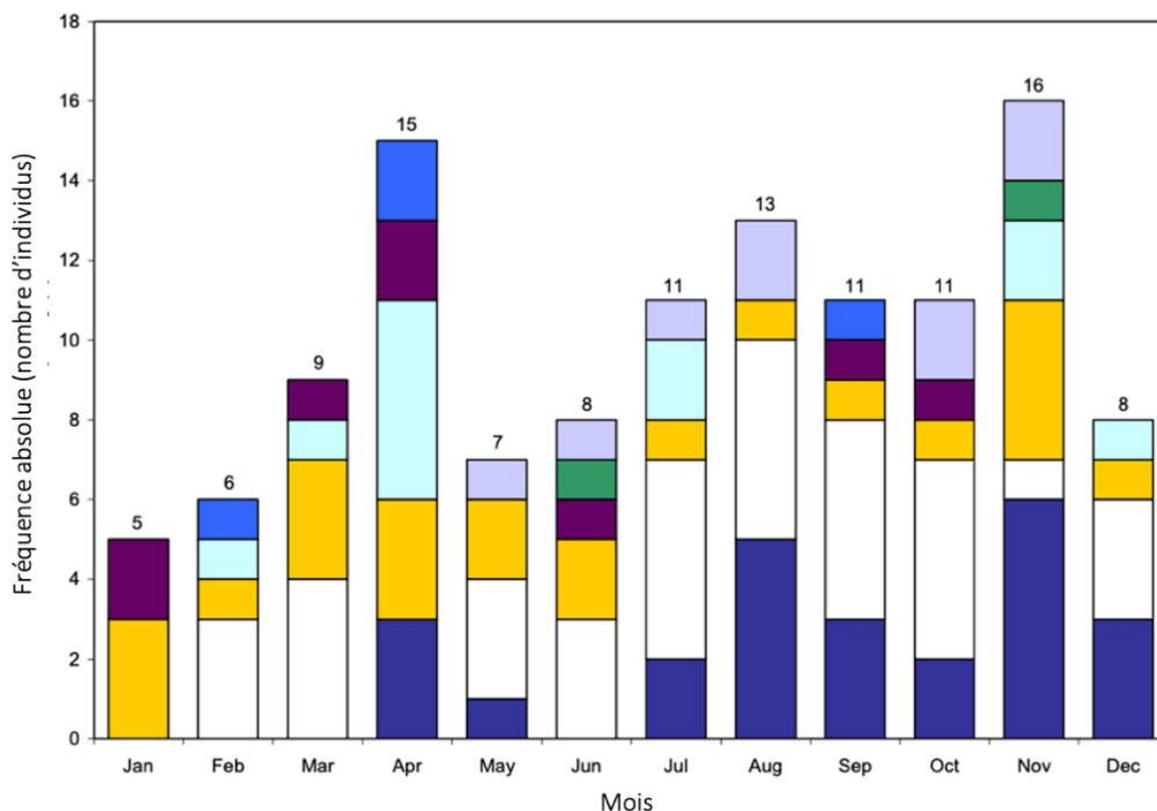


Figure 40 : graphique représentant la distribution mensuelle des stades de maturité des femelles de *Pteroplatytrygon violacea*, sans saisonnalité apparente de la reproduction. Violet clair : absence d'activité reproductrice ; bleu : post-partum ; vert : gestante stade I ; violet foncé : gestante stade II ; bleu clair : gestante stade III ; jaune : stade pré-ovulatoire ; blanc : mature ; bleu foncé : juvénile. Source : Véras *et al.*, 2014a.

La durée du cycle reproducteur est difficile à estimer car elle dépend de divers paramètres : d'une possible diapause embryonnaire, de la durée du stockage de sperme, de la vitellogenèse concomitante à la gestation, du moment de l'accouplement et de la durée de gestation (Hamlett *et al.*, 1999 ; Allen *et al.*, 2006 ; Camhi *et al.*, 2009). Les deux premiers phénomènes ont été estimés pour *P. violacea* en captivité, avec une durée de stockage du sperme qui pourrait atteindre 12 mois sans diapause (Mollet *et al.*, 2002). Ces deux mécanismes sont également suspectés par les résultats des études de terrain (Hemida *et al.*, 2003 ; Allen *et al.*, 2006) notamment en mer Méditerranée, en hiver, en raison de températures de l'eau plus basses (Hemida *et al.*, 2003). Une diapause pourrait également se produire dans l'Atlantique Sud-Ouest entre les mois de mai et d'octobre correspondant à la fin de l'automne et au début de l'hiver (Forselledo *et al.*, 2008). Ces hypothèses sont confirmées chez d'autres espèces de raies, notamment chez la raie pastenague *Dasyatis say* en Floride, lorsque les conditions environnementales deviennent défavorables (Hemida *et al.*, 2003).

La durée de gestation rapportée est variable selon les aires de capture de *P. violacea* en lien probable avec les paramètres environnementaux comme la température de l'eau (Camhi *et al.*, 2009). Sa durée entre deux et cinq mois (Mollet, 2002 ; Hemida *et al.*, 2003 ; Allen *et al.*, 2006 ; Forselledo *et al.*, 2008 ; Neer, 2008 ; Camhi *et al.*, 2009 ; Véras *et al.*, 2014b ;

Last *et al.*, 2016a ; Santhanam, 2017 ; Froese et Pauly, 2022 ; Riutort et Sittler, 2022), est considérablement plus courte que la période de gestation signalée pour d'autres espèces de Dasyatidés. Toutefois, le mode de nutrition des embryons pendant la gestation permet un degré de développement identique à celui des autres espèces (voir II/D/2.2) (Neer, 2008). Il semblerait que deux mois est la plus petite durée de gestation enregistrée chez les Élasmobranches (Camhi *et al.*, 2009).

### 3.2. Nombre de petits par portée

La fécondité utérine, basée sur le nombre d'œufs et/ou d'embryons, varie de un à neuf pour les spécimens capturés dans le milieu naturel (Hemida *et al.*, 2003 ; Allen *et al.*, 2006 ; Neer, 2008 ; Camhi *et al.*, 2009 ; Somvanshi *et al.*, 2009 ; Véras *et al.*, 2014a ; Véras *et al.*, 2014b Last *et al.*, 2016a ; Santhanam, 2017 ; Froese et Pauly, 2022 ; Riutort et Sittler, 2022 ; UICN, 2022) et jusqu'à 13 en captivité (Mollet *et al.*, 2002). À l'inverse d'autres espèces d'Élasmobranches, il n'y a pas de relation entre la taille de la femelle et le nombre de petits par portée (Hemida *et al.*, 2003 ; Allen *et al.*, 2006 ; Véras *et al.*, 2014b).

## 4. Taille à la naissance et taux de croissance

### 4.1. Taille et morphologie à la naissance

La taille des petits à la naissance, similaire à celle des autres Dasyatidés, est estimée entre 14 et 26 cm de largeur de disque (Cox et Francis, 1997 ; Mollet 2002 ; Camhi *et al.*, 2009 ; Véras *et al.*, 2014a ; Véras *et al.*, 2014b ; Last *et al.*, 2016a ; Santhanam, 2017 ; Riutort et Sittler, 2022 ; UICN, 2022) pour un poids compris entre 191 et 250 grammes (g) (Hemida *et al.*, 2003 ; Camhi *et al.*, 2009). La variation de taille des individus à la naissance peut être liée à des différences entre les femelles ou liée à des populations distinctes géographiquement ou génétiquement (Allen *et al.*, 2006 ; Camhi *et al.*, 2009). À la naissance, les petits sont autonomes et présentent déjà les caractéristiques morphologiques des adultes avec toutefois une longueur de queue inférieure à trois fois la longueur du corps (Riutort et Sittler, 2022).

### 4.2. Croissance et mortalité juvénile

Les espèces de raies pélagiques ont une croissance plus rapide que les espèces côtières, à l'exception de leur première année de vie (Camhi *et al.*, 2009). En captivité les femelles de *P. violacea* ont une croissance plus rapide que les mâles et il existe une saisonnalité des taux de croissance. De plus, la croissance moyenne de 8,1 cm/an des raies nées en captivité est cinq fois supérieure à celle de 1,6 cm/an des raies sauvages du même âge prélevées dans la nature (Mollet *et al.*, 2002). Malgré les informations que nous apportent ces données, nous n'avons aucune certitude sur ce qui se passe dans le milieu naturel. En effet, la croissance est affectée par le niveau d'activité, dépendant de la composition de la communauté et de la densité du peuplement, ainsi que par la disponibilité alimentaire.

La mortalité juvénile est inconnue pour *P. violacea*.

## 5. Sexe ratio

### 5.1. Des embryons

La sexe ratio (nombre de mâles : nombre de femelles) des embryons est de 1 : 1 (Hemida *et al.*, 2003 ; Allen *et al.*, 2006 ; Véras *et al.*, 2014a ; Véras *et al.*, 2014b).

### 5.2. Des adultes

Chez les adultes, la sexe ratio varie selon les zones géographiques et les saisons : les mâles semblent prédominer dans l'océan Atlantique équatorial et Sud-Ouest et dans l'océan Indien (Forselledo *et al.*, 2008 ; Somvanshi *et al.*, 2009 ; Véras *et al.*, 2009 ; Ferrari et Kotas, 2013 ; Véras *et al.*, 2014a ; Véras *et al.*, 2014b) ; tandis que les femelles sont en majorité au niveau des océans Pacifique Est et Atlantique Nord-Ouest, et en mer Méditerranée (Wilson et Beckett, 1970 ; Mollet, 2002 ; Hemida *et al.*, 2003 ; Neer, 2008 ; Júnior et Rotundo, 2012). Les hypothèses proposées pour expliquer ces différences sont (Hemida *et al.*, 2003 ; Véras *et al.*, 2009) : une ségrégation spatiale liée à la reproduction (qui entraîneraient des captures différentielles des sexes selon la profondeur de déploiement des filets), aux habitudes alimentaires ou à la température de l'eau (influence la distribution verticale dans la colonne d'eau (Weidner, 2014)) ; une sélectivité des filets de pêche influençant la mortalité plus ou moins élevée d'un sexe et/ou la taille des spécimens prélevés. Chez les requins on sait que la ségrégation sexuelle est présente. Elle dépend de la localisation géographique, de la compétition intraspécifique et des contraintes des choix de reproduction, associées aux stratégies de pré- ou post-accouplement (Véras *et al.*, 2009).

Pour conclure, on ne peut pas dégager de tendance globale de la sexe ratio pour les populations de *P. violacea*. Toutefois, une sexe ratio biaisée en faveur des femelles signifie que ces dernières sont majoritairement capturées dans certaines régions du globe. Ceci pourrait affecter à long terme la stabilité des populations pélagiques en impactant les capacités de reproduction de l'espèce (Neer, 2008).

## 6. Espérance de vie

Le taux de mortalité, nombre d'individus qui meurent par an par rapport au nombre total d'individus, de *P. violacea* est inférieur ou égal à 0,35 en considérant les modèles établis sur la base des traits d'histoire de vie connus (Cheung *et al.*, 2005).

La longévité, durée de vie caractéristique d'une espèce, est importante chez les Élaémobranches (Last *et al.*, 2016a). Chez *P. violacea* la durée de génération (durée moyenne qui s'écoule entre la naissance des parents et celle de leurs descendants) est estimée à 6,5 ans (UICN, 2022) avec une longévité maximale de 10 ans (Neer, 2008 ; Camhi *et al.*, 2009 ; UICN, 2022). Cependant, en captivité l'âge maximal enregistré est celui d'une femelle de 7 à 8 ans (Camhi *et al.*, 2009), probablement dû à une qualité de nourriture sous-optimale par rapport aux proies sauvages. Les diverses méthodes utilisées (Mollet *et al.*, 2009 ; Neer, 2008) pour déterminer l'espérance de vie, durée de vie moyenne dépendante de la population considérée, ne permettent pas une estimation précise de celle-ci.

## D/ Traits d'histoire de vie, dynamiques des populations et conséquences sur la vulnérabilité

### 1. Traits d'histoire de vie et stratégies évolutives

Les traits d'histoire de vie d'une espèce sont ses caractéristiques biologiques (l'âge et la taille à maturité sexuelle, l'âge de première et dernière reproduction, la fécondité, le taux de croissance, la taille maximale, les taux de survie des différentes classes d'âge, la longévité) qui permettent de comprendre et caractérisent son histoire évolutive. Les compromis évolutifs se traduisent par l'optimisation des différents traits d'histoire de vie, avec une allocation différentielle des ressources et de l'énergie entre la croissance et la reproduction notamment, et déterminent la stratégie évolutive d'une espèce (Frisk, 2010). Cette dernière est classiquement distinguée en stratégies de type « K », pour les espèces de longue durée de vie à reproduction tardive avec peu de descendants dont la mortalité est faible, ou en stratégies « r », pour les espèces de durée de vie courte qui se reproduisent le plus tôt possible afin de donner de nombreux descendants dont la mortalité est souvent élevée. Les analyses démographiques des populations d'Élasmobranches ont montré que les espèces à durée de vie courte ont une forte pression de sélection sur l'âge de maturité sexuelle, avec des cycles biologiques rapides bien adaptés pour répondre aux augmentations environnementales et anthropiques de la mortalité. À l'inverse, les espèces à durée de vie plus longue et au cycle biologique lent ont une sélection orientée vers la survie des adultes, vivent dans des environnements stables mais sont vulnérables à des augmentations soudaines de la mortalité (Frisk, 2010). Toutefois, ces deux stratégies opposées en théorie présentent un continuum dans la réalité qui ne permet pas de classer strictement toutes les espèces dans l'une ou l'autre catégorie.

Les traits d'histoire de vie des raies se caractérisent en général par un âge de maturité tardif, une faible fécondité, des périodes de gestation longues souvent accompagnées d'un investissement maternel élevé, des taux de croissance lents, une grande taille, une longue espérance de vie et une mortalité naturelle faible. Les compromis, à l'échelle de l'évolution, ont lieu entre la survie des adultes, l'âge à la maturité sexuelle et le succès reproducteur. Ces caractéristiques entraînent un rendement reproducteur faible ce qui en fait des espèces à stratégie de type plutôt « K ». Or la pêche exerce une pression sur la survie, notamment des adultes (Frisk, 2010). Les Batoïdes sont donc un groupe sensible à la surexploitation halieutique (par la pêche), qui limite leur capacité à se rétablir (Camhi *et al.*, 2007 ; Frisk, 2010 ; Last *et al.*, 2016a ; Adams *et al.*, 2018 ; Lyons et Wynne-Edwards, 2018 ; Pacoureau *et al.*, 2021).

En ce qui concerne *Pteroplatytrygon violacea* l'autonomie fonctionnelle des petits dès la naissance, la période de gestation courte et la taille de ses portées grande en comparaison des autres espèces côtières de Dasyatidés sont des éléments en faveur d'une stratégie évolutive de type « r » (Camhi *et al.*, 2009), relativement aux autres raies. Ceci est probablement lié à l'environnement pélagique, où la disponibilité alimentaire est faible et variable dans un espace immense, avec une pression de sélection favorisant l'obtention rapide de portées de grande taille en raison des ressources limitées et de la nécessité de dispersion. Toutefois, sa longévité importante, sa taille relativement grande et sa maturité sexuelle tardive sont des paramètres biologiques, typiques des raies, en faveur d'une stratégie de type

K. Cette dernière est en adéquation avec un environnement pélagique stable et une pression de prédation moindre en comparaison des habitats côtiers. Par ailleurs, la mortalité juvénile n'est pas connue à ce jour. Cette difficulté de rattacher *P. violacea* à une seule stratégie évolutive pourrait s'expliquer par une stratégie démographique plastique en lien avec son milieu de vie mixte, pélagique et côtier. Toutefois, même si moins marqué que chez les autres raies, les traits d'histoire de vie de *P. violacea* s'apparentent plutôt à une stratégie « K » et justifient une approche prudente de sa gestion dans l'écosystème pélagique.

Ainsi, il est essentiel de comprendre la dynamique des populations de *P. violacea* et de caractériser les variations dans les indices vitaux (âge à maturité, taux de survie, espérance de vie et taux de croissance) (Dulvy et Forrest, 2009). En particulier, il est essentiel de déterminer si ces variations résultent de changement phénotypiques ou génétiques. En effet, les contraintes environnementales (dont l'exploitation par la pêche) peuvent entraîner des changements dans les taux démographiques de deux natures : soit par des réponses de plasticité phénotypique, c'est-à-dire des changements dans les indices vitaux qui permettent d'ajuster le rendement reproducteur à la variabilité de l'environnement et de s'adapter rapidement (au cours de la vie d'un individu) à l'environnement changeant (dynamique compensatoire), soit par la sélection de traits d'histoire de vie entraînant des évolutions de ces paramètres à long terme (Cheung *et al.*, 2007 ; Frisk, 2010). Par exemple, chez les Élastmobranches avec une faible fécondité, l'augmentation de la fécondité dépendante de la densité semble le mécanisme prédominant : plus la densité des individus diminue plus la fécondité augmente, ce qui permet une certaine résilience face à l'augmentation de la mortalité due à la pêche. Toutefois, cette dynamique compensatoire n'est pas suffisante pour de nombreuses populations de requins. Un autre phénomène compensatoire réside dans l'amélioration du taux de survie des jeunes pour de faibles densités de populations (diminution de la territorialité, diminution de la compétition pour les ressources, diminution de la vulnérabilité face à la prédation ou au cannibalisme) (Dulvy et Forrest, 2009). Cependant, il y a peu d'informations sur le comportement compensatoire des Batoïdes. Ce qui est connu provient en grande partie d'analyses du cycle de vie à partir de modèles et non d'observations directes sur le terrain. De même, le manque de connaissance et les difficultés d'étude de *P. violacea* compliquent les évaluations des changements dans son cycle biologique et donc l'évaluation des répercussions de la pêche (Cheung *et al.*, 2007 ; Frisk, 2010). Malgré un rendement reproducteur élevé au sein des Élastmobranches (Camhi *et al.*, 2009) elle est considérée à haute vulnérabilité face aux pêcheries sur la base de modèles mathématiques (Cheung *et al.*, 2005 ; Cheung *et al.*, 2007 ; Somvanshi *et al.*, 2009).

## 2. Modèles de dynamiques des populations

Des modèles prédictifs sont utilisés pour comprendre comment les traits d'histoire de vie des Chondrichthyens contribuent aux risques de surexploitation et d'extinction. L'un des modèles le plus simple est le modèle logistique de croissance des populations. Il est basé sur le taux de croissance intrinsèque de la population ( $r$ ), la charge biotique maximale que peut supporter le milieu ( $K$ ) et le taux de capture annuel ( $C_t$ ) pour les populations pêchées. Le taux de croissance des populations est négativement corrélé à la taille maximale et au temps de génération chez les Chondrichthyens. Or il est représentatif de la productivité d'une population, c'est donc un déterminant direct de la résilience face à la pêche. Les espèces plus

petites sont donc plus résilientes, à l'exception des espèces avec des fécondités extrêmement faibles comme les requins de la famille des Squalidés. Par ailleurs, les études démographiques permettent d'estimer «  $r$  » et montrent que le paramètre le plus sensible est la survie des jeunes à maturité plutôt que la survie des nouveau-nés (Dulvy et Forrest, 2009). Chez les Batoïdes, les taux de survie des différentes classes d'âge et l'âge de maturité sexuelle des juvéniles sont les taux démographiques essentiels pour déterminer les taux de croissance des populations (Frisk, 2010). Toutefois, les modèles basés sur la démographie ne prennent pas en compte la dépendance du taux de survie des juvéniles à la densité de la population. Ceci pose un problème lorsque les populations considérées sont exploitées, les estimations de «  $r$  » ne représentant alors que la part de la population non exploitée (Dulvy et Forrest, 2009).

À l'inverse, les modèles basés sur les structures d'âge prennent en compte la variabilité du taux de survie juvénile en fonction de la densité de la population lors de la première année de vie. Des représentations à l'aide de fonctions stock-recrutement permettent de tracer le nombre moyen de juvéniles qui survivent en fonction de la biomasse du stock reproducteur ou des œufs produits. L'avantage majeur de cette approche est de montrer à quel degré la survie des jeunes, selon la densité initiale de la population, détermine des taux d'exploitation durables permettant le renouvellement des populations. Elle souligne également que dans certains cas (faible fécondité et faible taux de croissance des espèces) ce paramètre n'aura que peu d'influence sur les décisions de gestion car il ne suffira pas à assurer la viabilité des populations (Dulvy et Forrest, 2009).

Ainsi, la survie des jeunes conditionne la régulation des populations de Chondrichthyens et constitue le principal facteur de résilience face aux pêches, bien que son importance soit variable selon les populations. La gestion des pêches doit donc se focaliser dans un premier temps sur le maintien d'adultes reproducteurs et sur la protection des juvéniles qui ont survécus à leur première année de vie (Dulvy et Forrest, 2009).

## II/ Écophysiologie

### A/ L'écophysiologie, une discipline à la croisée de l'écologie et de la physiologie

L'écophysiologie ou écologie physiologique est l'intégration des différents aspects de l'écologie et de la physiologie des espèces, afin de les relier pour répondre aux questions écologiques (Lyons *et al.*, 2019). Elle permet par exemple l'étude des mouvements, de la sélection de l'habitat, de la reproduction et de la croissance en fonction de l'habitat. Cette approche considère les mécanismes physiologiques dans le contexte de l'environnement et de l'histoire évolutive des espèces pour comprendre les processus qui engendrent les tendances écologiques (pour plus de détails se référer à Lyons *et al.* (2019)).

L'écophysiologie est une discipline intégrative, c'est pourquoi des renvois vers des caractéristiques anatomiques, morphologiques ou biomécaniques, qui permettent de comprendre l'intrication avec l'écologie et la physiologie, apparaîtront afin de faire ressortir les corrélations de ces différentes disciplines avec l'histoire évolutive des Élasmobranches et de notre espèce, *Pteroplatytrygon violacea*.

### B/ Écologie sensorielle

Les systèmes sensoriels permettent la détection des conditions abiotiques environnementales mais également de facteurs biotiques, comme les proies ou les conspécifiques (individus de la même espèce) (Lyons *et al.*, 2019). Les systèmes sensoriels sont caractérisés par leur sensibilité et leur résolution, c'est-à-dire la capacité à distinguer deux stimuli proches dans l'espace améliorant la précision de l'information perçue. Ces deux propriétés indispensables ont évolué en lien avec l'écologie (alimentaire, reproductive, spatiale) de l'espèce.

#### 1. Spécificité sensorielle et écologie spatiale

Les hypothèses concernant les procédés d'orientations des Élasmobranches sont nombreuses comme nous avons pu le voir (partie I, II/B/3.2.). Du système électro- ou magnéto-sensoriel au mécanisme de cryptochrome (molécule sensible à la lumière bleue qui détecterait le champ géomagnétique) en passant par la chimioréception, les indices réellement utilisés restent encore inconnus (Lyons *et al.*, 2019). Cependant, la présence du système électrosensoriel, fort probablement utilisé pour la navigation, montre le lien existant entre la physiologie sensorielle et le mouvement, et donc avec l'écologie spatiale (Lyons *et al.*, 2019).

#### 2. Utilisation de l'habitat

La diversité des niches écologiques occupées par les Élasmobranches peut être reliée au nombre variable de pigments visuels dans les cônes, variant de zéro à trois, et aux propriétés du système visuel (Bedore *et al.*, 2013). En effet, les caractéristiques spectrales des photorécepteurs sont corrélées à la profondeur et à la turbidité ou couleur de l'eau dans laquelle ils se trouvent. Les espèces pélagiques par exemple présentent une sensibilité des photorécepteurs décalée vers le bleu en raison de la transmission élevée des longueurs d'onde

bleues dans les eaux océaniques claires. De plus, les espèces qui habitent des environnements lumineux ou avec un spectre de longueur d'ondes étendu ont tendance à posséder plus de pigments visuels que celles qui vivent en eaux sombres ou restreintes au niveau du spectre lumineux perçu. Le lien entre les propriétés optiques de l'habitat et les propriétés visuelles des Élaémobranches traduit ainsi l'importance de la vision chez ces espèces, leurs permettant d'interagir et d'exploiter leur environnement.

### 3. Évolution conjointe du régime alimentaire et du système électrosensoriel au cours du développement

Les caractéristiques morphologiques du système électrosensoriel comme le nombre de pores et leur distribution sont fixées à la naissance et corrélées à plusieurs facteurs comme la phylogénie, les préférences alimentaires ou l'habitat. Cependant ces deux paramètres peuvent changer au cours du développement, par des évolutions de la longueur et de l'orientation spatiale des canaux ampullaires. En effet, les juvéniles dont le régime alimentaire est principalement composé de petits invertébrés peu mobiles souvent enfouis dans les substrats, présentent un système sensoriel avec une haute résolution afin de détecter et distinguer de faibles champs électriques. Au cours de la croissance, la résolution spatiale diminue mais la sensibilité des récepteurs augmente, permettant une diminution du seuil de perception minimal, et le champ sensoriel s'élargit permettant d'échantillonner de plus grands volumes. Effectivement, le nombre de pores et leur localisation étant immuables, les distances entre les pores et des pores aux ampoules sous-cutanées augmentent, ce qui entraîne une augmentation de la sensibilité par allongement des canaux (Newton *et al.*, 2019).

Ces changements sont aussi présents chez les espèces avec des seuils de sensibilité les plus bas qui sont celles avec un nombre élevé de pores répartis sur toute la surface corporelle (Newton *et al.*, 2019). Chez ces espèces, le changement de régime alimentaire vers des proies plus grosses et plus diverses s'accompagne également d'une augmentation de leur mobilité, rendant la détection précoce des proies cruciale pour le succès de la prédation. Le système électrosensoriel est ainsi essentiel chez les Élaémobranches. Les modifications de ses propriétés physiologiques au cours du développement sont indissociables de l'évolution de la position trophique et de l'élargissement de la niche écologique de ces espèces.

### C/ Métabolisme et dépenses énergétiques

De nouveaux outils permettent l'exploration du taux métabolique chez les Élaémobranches. En effet, on utilise la télémétrie physiologique, c'est à dire le recueil de données physiologiques (fréquence cardiaque, vitesse de nage, taux de contraction musculaire, activité globale) et du comportement (niveaux d'activité, utilisation de l'habitat, migrations), et l'accélérométrie, c'est-à-dire l'étude de l'activité afin d'estimer les dépenses énergétiques et les comportements, pour estimer les taux métaboliques d'espèces difficiles à étudier (Lyons *et al.*, 2019). Par exemple, la physiologie thermique (Lyons *et al.*, 2019), c'est à dire l'influence de la température sur la physiologie des organismes, joue un rôle essentiel pour le métabolisme des espèces ectothermes. En effet, chez ces organismes, la quantité de réactions chimiques et métaboliques, et la quantité d'énergie consommée sont influencés par la température environnementale. Certains Élaémobranches présentent des adaptations

comportementales de thermorégulation, comportement permettant de maintenir la température corporelle à une température souhaitée, afin de modifier leur taux métabolique à partir de l'exploitation de gradients thermiques présents dans l'environnement. Ceci permettrait l'optimisation de la dépense énergétique et des processus physiologiques. Ces derniers, essentiels dans l'accomplissement du cycle de vie des Élasmobranches, sont modulés par le comportement et les modèles d'utilisation de l'habitat permettant l'exploitation de certaines caractéristiques écologiques, comme la température. Par ailleurs, la morphophysologie des branchies, c'est-à-dire le lien entre leur morphologie et leur fonction d'extraction d'oxygène lors de la respiration, permet d'estimer indirectement le taux métabolique. En effet, que ce soit en intra- ou inter-spécifique, la surface des branchies reflète la demande métabolique (Lyons *et al.*, 2019). Ces différents éléments, la morphologie branchiale et le taux métabolique, trouvent leur application en écologie puisqu'ils sont corrélés à la température, à l'activité et au type d'habitat. Pour conclure, l'étude de la physiologie énergétique passe par l'analyse de différents paramètres physiologiques, morphologiques et comportementaux reliés à l'écologie des espèces.

## D/ Écomorphologie et morphophysologie de la locomotion

Chez les raies, la forme du corps et le mode de locomotion sont fortement liés à la phylogénie, avec une augmentation de la surface des ailes pectorales et des modifications du squelette appendiculaire des nageoires pectorales correspondant à la transition d'une nage ondulatoire vers une nage oscillatoire (Jordan, 2008). De plus, on observe parmi les espèces de Dasyatidés des comportements locomoteurs associés en partie à leur mode de vie et à leur habitat (Rosenberger, 2001b). En effet, à l'inverse de la majorité des autres espèces de raies pastenagues, *P. violacea* présente un mode de locomotion intermédiaire (Jordan, 2008) avec une tendance à l'oscillation (Rosenberger, 2001b). Cette caractéristique peut s'expliquer par son mode de vie pélagique : la locomotion oscillatoire génère une meilleure portance grâce à une propulsion plus élevée ce qui facilite potentiellement la nage dans la colonne d'eau sur de longues distances, malgré une maniabilité réduite. De plus, les perturbations du substrat engendrés par les battements des nageoires pectorales ne pose pas de problème à cette espèce qui ne se nourrit pas au fond. Ainsi, ces différences dans le comportement locomoteur semblent être des adaptations fonctionnelles autapomorphes, c'est-à-dire des adaptations propres à un taxon, à un mode de vie pélagique et un régime alimentaire de proies se trouvant dans la colonne d'eau (Rosenberger, 2001b).

Par ailleurs, l'étendue structurelle des systèmes sensoriels, mécanosensoriel et électrosensoriel, sont comparés chez : la raie ronde benthique, *Urobatis halleri* ; la raie pélagique, *Pteroplatytrygon violacea* ; et la raie chauve-souris benthopélagique, *Myliobatis californica* (Jordan, 2008). Il en ressort que le pourcentage de couverture du disque pectoral, lié à la distribution des pores, est inversement proportionnel aux styles de nage (Figure 41) (Jordan, 2008 ; Newton *et al.*, 2019). En effet, les pores présentent une distribution plus large tout en étant majoritairement localisés au niveau des extrémités antérieures du disque pour les espèces qui ondulent (Newton *et al.*, 2019) avec un pourcentage de couverture significativement plus important (Jordan, 2008) ; alors qu'ils sont restreints à la tête et aux lobes céphaliques pour les espèces qui oscillent. Cette localisation préférentielle des pores dans les zones de moindres mouvements des nageoires pectorales vise à diminuer la

perturbation du système électrosensoriel par les champs électriques générés pendant la nage. *P. violacea* présente une zone de couverture pectorale sensorielle intermédiaire liée à son mode de nage intermédiaire, entre l'oscillation et l'ondulation (Figure 41). Ainsi, la perception électrosensorielle est améliorée par une diminution du bruit électrique de fond produit lors de la locomotion. L'étude plus poussée de la relation entre les systèmes sensoriels et la locomotion permettrait de comprendre le compromis évolutif apparent entre la surface sensorielle, utilisée pour l'alimentation, et la surface des nageoires, utilisée pour la propulsion (Jordan, 2008). L'effet du mouvement des nageoires sur les fonctions des systèmes sensoriels serait d'autant plus intéressant à étudier chez *P. violacea* qui a tendance à se servir de ses nageoires pectorales pour capturer ses proies.

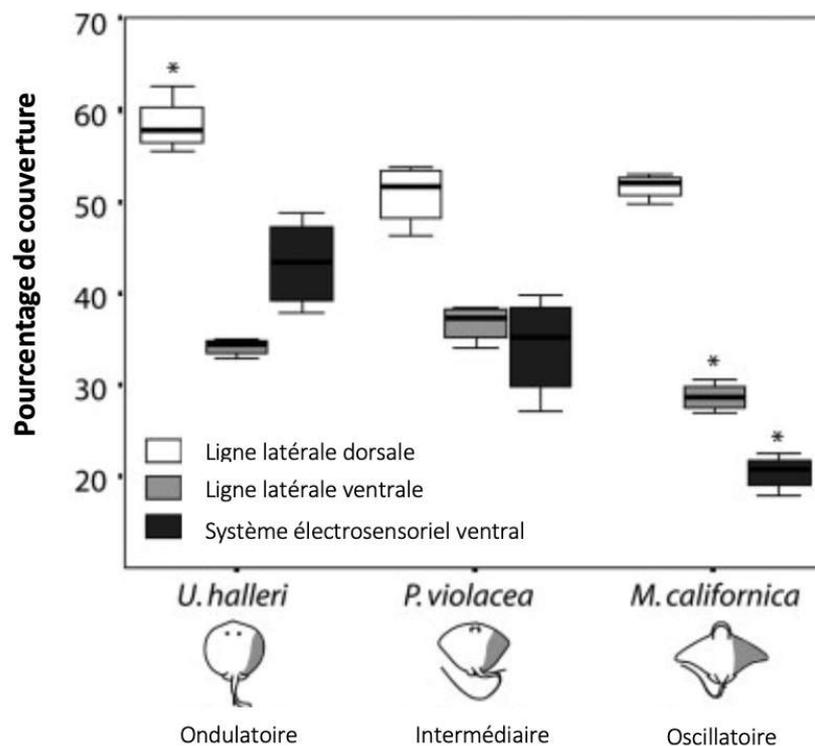


Figure 41 : pourcentage de la surface du disque couverte par la ligne latérale mécanosensorielle dorsale et ventrale, et le système électrosensoriel ventral chez trois espèces de raies : *Urobatis halleri*, *Pteroplatytrygon violacea*, et *Myliobatis californica*. Les cases indiquent l'écart interquartile, les barres noires indiquent la moyenne, les moustaches indiquent les valeurs minimales et maximales et les astéris indiquent les différences significatives par rapport aux deux autres espèces (p-value < 0,05). Les estimations de la partie de l'aile utilisée pour la propulsion sont ombrées sur les dessins. D'après Jordan, 2008.

## E/ Écophysiologie des systèmes sensoriels

Une étude de Jordan (2008) qui compare les différences morphologiques structurales, des canaux du système électrosensoriel et de la ligne latérale mécanosensorielle chez les trois espèces de raies présentées précédemment, met en évidence des différences fonctionnelles dans la détection et la localisation des proies en lien avec la stratégie de recherche alimentaire (Last *et al.*, 2016a ; Newton *et al.*, 2019). Tout d'abord, l'anatomie du système électrosensoriel

diffère en nombre de pores et en densité en fonction de l'habitat d'alimentation (Jordan *et al.*, 2009b). La distribution dorsoventrale assez similaire et large des pores électrosensoriels chez *P. violacea*, caractéristique des espèces pélagiques, permet d'étendre le volume de recherche et de faciliter la détection de proies mobiles, comme les téléostéens ou les calamars, à une grande distance dans un environnement à trois dimensions (Jordan, 2008 ; Bedore *et al.*, 2014 ; Newton *et al.*, 2019). Deuxièmement, les types de canal au niveau de la ligne latérale, poreux ou non poreux, et leur complexité, degré de ramification tubulaire, sont liés au type de proie et à la phylogénie (Jordan *et al.*, 2009a). Les espèces pélagiques auraient une complexité de la ligne latérale élevée sur les deux faces, dorsale et ventrale, afin d'améliorer la détection des signaux produits par les proies. Cependant la surface dorsale est disproportionnellement plus complexe que la surface ventrale chez *P. violacea*. Le nombre de pores ventraux réduit peut s'expliquer phylogénétiquement, les raies Dasyatidés ayant généralement une ramification ventrale limitée. Ceci permettrait, malgré une diminution globale de la sensibilité, de réduire le rapport signal/bruit pour localiser les proies. À l'inverse, l'augmentation du nombre de pores et de la complexité des ramifications sur la surface dorsale aiderait à détecter le sillage des proies qui nagent et à se déplacer dans l'environnement pélagique. Par ailleurs, l'utilisation des nageoires pectorales dans la capture des proies peut être source de contraintes et conséquences supplémentaires sur le fonctionnement de la ligne latérale qui interviendrait afin de guider les proies vers la bouche. Enfin, au niveau des systèmes électro- et mécano-sensoriel la vision semble jouer un rôle accru dans l'environnement pélagique, que ce soit dans la localisation ou la capture des proies (Jordan *et al.*, 2009a ; Jordan *et al.*, 2009b).

Ainsi, l'habitat et le régime alimentaire de *P. violacea* sont en étroite corrélation avec les caractéristiques écomorphologiques de ses systèmes sensoriels. D'un point de vue évolutif, ces corrélations trouvent un sens énergétique car il est coûteux pour les organismes de maintenir des systèmes sensoriels au-delà de ceux nécessaires à leur survie et à leur succès évolutif au cours des temps (Jordan *et al.*, 2009a).

La connaissance de la physiologie et de l'écologie des Élasmobranches ainsi que des liens existants entre ces deux disciplines permet d'appréhender les menaces subies et leurs répercussions sur le cycle de vie de ces espèces.



# PARTIE III. Menaces, enjeux de conservation et perspectives de protection des Chondrichthyens et plus spécifiquement de *Pteroplatytrygon violacea*

## I/ Menaces subies par les Chondrichthyens et risque d'extinction au XXI<sup>ème</sup> siècle

### A/ Des menaces avec des répercussions sur le statut de conservation des Chondrichthyens

#### 1. Statut de conservation des espèces

L'augmentation du risque d'extinction des espèces marines est récente et date du XXI<sup>ème</sup> siècle. Elle est liée à la croissance des populations humaines, entraînant une intensification de la pêche industrielle, une amélioration de l'efficacité des moyens employés et une anthropisation rapide des littoraux exacerbant la pollution marine (Ministères, 2021). Chez les Chondrichthyens notre compréhension de l'impact et des menaces liées à la pêche est essentiellement permise par les informations issues des pêcheries documentées des espèces commerciales. Toutefois, cette analyse est biaisée car elle ne prend pas en compte les espèces non commerciales. La liste rouge de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) vise à évaluer le risque d'extinction et son évolution par l'attribution d'un statut aux espèces animales. Les espèces considérées comme menacées d'extinction appartiennent à trois catégories : « vulnérable » (VU), « en danger » (EN pour Endangered) et « en danger critique d'extinction » (CR pour Critically Endangered). Actuellement, environ 13 % des Chondrichthyens (155 espèces) sont aujourd'hui classées en données insuffisantes (DD pour Data Deficient). Plus d'un tiers (environ 38 %) des Chondrichthyens sont menacés d'extinction, soit 391 espèces sur les 1 199 évaluées, en considérant que les espèces avec des données insuffisantes sont menacées en proportion égale à celles des espèces connues (méthode recommandée par l'UICN). Ce nombre d'espèces menacées est plus de deux fois le nombre d'espèces menacées de 2014 (181 sur 1 041 espèces). L'estimation des espèces menacées varie de 32,6 % en supposant que les espèces DD sont toutes « préoccupation mineure » (LC pour Least Concern) ou « quasi menacées » (NT pour Near Threatened) à 45,5 % en supposant que toutes les espèces DD sont menacées (Figure 42). Une autre méthode d'estimation, utilisant un modèle se basant sur les traits des espèces (taille maximale, profondeur moyenne à laquelle on trouve l'espèce, aire géographique de répartition) estime à 33 % les Chondrichthyens menacés. Les raies, qui représentent plus de la moitié des espèces actuelles (611 espèces sur 1 199), sont le groupe le plus touché avec 36,0 % (220 sur 611) des espèces désormais menacées. Ceci les place au deuxième rang des Vertébrés les plus menacés au monde derrière les Amphibiens (Last *et al.*, 2016a ; Dulvy *et al.*, 2021). En outre, pour 12 % des raies (75 espèces) l'état des données ne permet pas d'évaluer leur statut de conservation (DD) (Dulvy *et al.*, 2021).

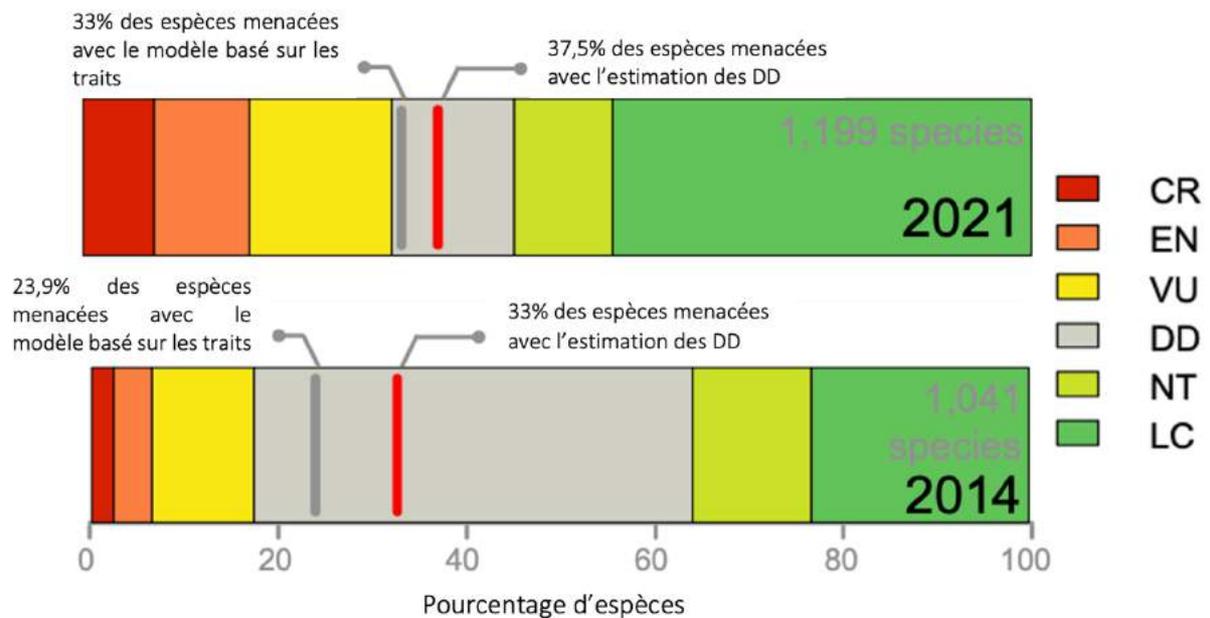


Figure 42 : évolution du pourcentage d'espèces de Chondrichthyens menacés entre 2014 et 2021, selon deux méthodes d'estimation. CR : en danger critique d'extinction ; EN : en danger ; VU : vulnérable ; DD : données insuffisantes ; NT : quasi menacée ; LC : préoccupation mineure. D'après Dulvy *et al.*, 2021.

Les objectifs d'Aichi en matière de biodiversité consistent en 20 objectifs définis dans le cadre du « Plan stratégique sur la diversité biologique 2011-2020 » adopté par les Parties à la Convention sur la diversité biologique (CDB) (Annexe 5) (CDB, 2010). Deux indicateurs permettent de suivre les progrès accomplis dans la réalisation de ces objectifs : l'indice Planète vivante (LPI pour Living Planet Index) qui mesure les variations de l'abondance des espèces et l'indice Liste rouge (RLI pour Red List Index) qui mesure les variations du risque d'extinction des taxons. Une valeur de LPI supérieure à 1,0 indique une augmentation de l'abondance alors qu'une valeur inférieure à 1,0 indique un déclin ; une valeur RLI de 1,0 indique que toutes les espèces sont considérées LC (c'est-à-dire qu'elles ne devraient pas s'éteindre dans un avenir proche), tandis qu'une valeur RLI de 0 indique que toutes les espèces se sont éteintes (EX pour Extinct). Une étude de Pacoureaux *et al.* (2021) sur 31 espèces de raies et requins océaniques indique que le RLI est passé de 0,86 en 1980 à 0,56 en 2018. La comparaison du RLI au fil du temps, entre taxons, révèle les tendances communes du risque d'extinction entre les groupes, malgré les différences d'habitat, d'histoire de vie et de menaces. Par ailleurs, de 1970 à 2020, le LPI indique que leur abondance a diminué d'environ 70 %. Toutefois, l'abondance réelle est probablement moindre et les déclin plus importants car les niveaux de pêche étaient déjà non durables il y a un demi-siècle, que les captures non déclarées (y compris d'espèces non commerciales ensuite rejetées à l'eau) ne sont pas incluses dans les calculs rendant l'évaluation des stocks incertaine et sous-estimant la mortalité par la pêche. Le LPI peut être décomposé pour chaque océan et chaque espèce, ainsi que pour les groupes fonctionnels présentant des caractéristiques écologiques (habitat) ou d'histoire de vie (temps de génération et taille maximale) similaires (Figure 43). Ce déclin mondial des populations de raies et requins océaniques depuis 50 ans, entraîne une augmentation sans précédent du risque d'extinction de ces espèces (Pacoureaux *et al.*, 2021).

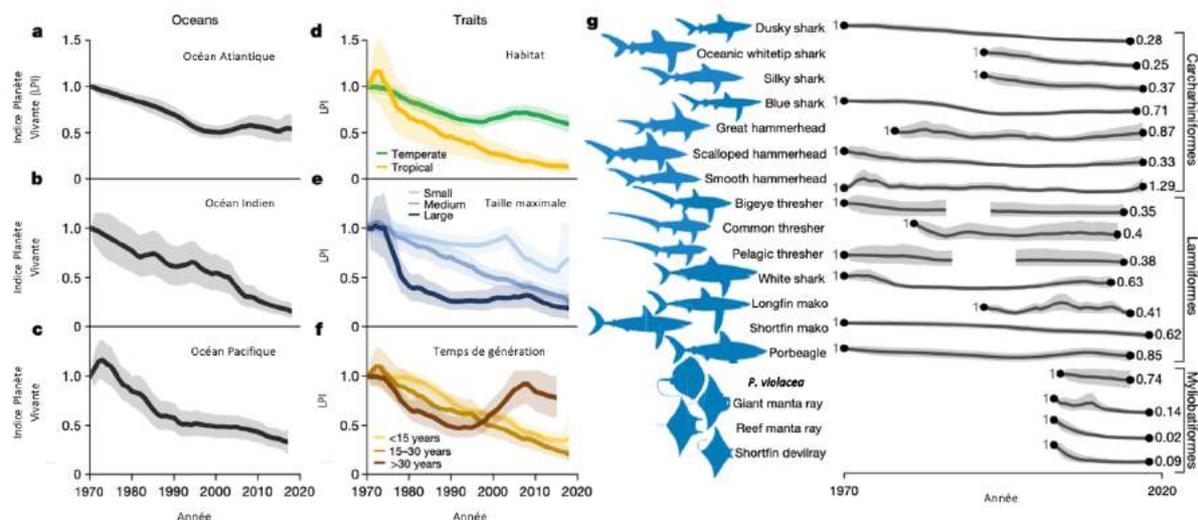


Figure 43 : représentation de l'évolution de l'indice planète vivante, pour 18 espèces de raies et requins océaniques, de 1970 à 2018 selon les océans, les traits des espèces (habitat, taille maximale du corps, temps de génération) et les espèces. a : océan Atlantique ; b : océan Indien ; c : océan Pacifique ; d : habitat (tempéré ou tropical) ; e : taille corporelle (longueur totale maximale divisée en trois catégories : petite,  $\leq 250$  cm ; moyenne, 250-500 cm ; grande,  $> 500$  cm) ; f : temps de génération (<15 ans, entre 15 et 30 ans,  $> 30$  ans) ; g : espèce. Les lignes noires indiquent la moyenne et les régions grises l'intervalle de confiance à 95 %. D'après Pacoureaux *et al.*, 2021.

## 2. La surexploitation

### 2.1. Indice de vulnérabilité intrinsèque et risque d'extinction

À partir des traits d'histoire de vie d'une espèce et de son habitat on peut définir un indice de vulnérabilité intrinsèque à la pêche (Cheung *et al.*, 2007). Cet indice, qui varie de 1 à 100 (100 étant le maximum de vulnérabilité), est calculé sur la base du cycle de vie de l'espèce et de ses caractéristiques écologiques (le comportement spatial et l'aire de répartition géographique). Les raies et les requins avec une grande taille corporelle ( $> 150$  cm), une longévité élevée, un âge de maturité avancé et des taux de croissance faibles présentent un temps de génération long, entraînant donc un taux intrinsèque de renouvellement des populations faibles et une plus grande vulnérabilité face à la pêche, c'est-à-dire qu'ils ne peuvent pas supporter une mortalité d'adultes élevée sans des répercussions sur la viabilité de leurs populations (Cheung *et al.*, 2007 ; Dulvy *et al.*, 2014 ; Dulvy *et al.*, 2021 ; Pacoureaux *et al.*, 2021). *P. violacea* présente une haute vulnérabilité aux pêcheries (indice de 63 sur 100) (Cheung *et al.*, 2005) avec une très faible résilience de ses populations, due à un temps de doublement de la population estimé à plus de 14 ans (Froese *et al.*, 2017). De plus, les espèces de surface (jusqu'à 200 m de profondeur), comme *P. violacea* et en particulier dans les océans Atlantique et Indien, et dans l'océan Pacifique centre-ouest (Dulvy *et al.*, 2014), sont plus touchées par la pression de pêche que les espèces des profondeurs en lien avec les techniques actuelles de pêche (voir B/1.1.).

Par ailleurs, certaines espèces de raies sont si peu connues que des déclinés drastiques dans leurs populations voire des extinctions locales pourraient passer inaperçues (Last *et al.*, 2016a).

En ce qui concerne l'aire de répartition géographique, les espèces avec une grande aire de distribution sont plus vulnérables que celles avec une aire restreinte. Bien que paradoxal à première vue ceci peut s'expliquer d'une part par l'extension des activités de pêche à tous les océans et mers du globe et d'autre part par la théorie macroécologique. Cette dernière stipule que l'aire de répartition géographique d'une espèce est positivement liée à sa taille corporelle maximale. En effet, les espèces de grande taille seraient plutôt généralistes, avec une mobilité et un besoin en ressources élevés, justifiant une large distribution. Or on sait que la taille corporelle est positivement corrélée à la vulnérabilité intrinsèque donc la vulnérabilité et l'étendue de l'aire de répartition sont positivement corrélées (Cheung *et al.*, 2007 ; Dulvy *et al.*, 2014 ; Dulvy *et al.*, 2021). Par ailleurs, on constate une superposition géographique entre la richesse spécifique et le nombre d'espèces menacées, c'est-à-dire que les lieux avec beaucoup de diversité d'espèces sont également les lieux où se trouvent le plus grand nombre d'espèces menacées. Même si 76 % des espèces menacées se trouvent dans les zones côtières regroupant la majorité des espèces, dans l'habitat pélagique les espèces menacées représentent plus de la moitié (62 %) du nombre d'espèces pélagiques et mésopélagiques total. Ces dernières sont les plus menacées dans l'océan Atlantique, notamment dans le golfe du Mexique et le long de la côte Est des États-Unis, ainsi que dans l'océan Atlantique Nord-Est et la mer Méditerranée, lieux où la présence de *P. violacea* est connue (Figure 44) (Piovano *et al.*, 2010 ; Dulvy *et al.*, 2021). Trois zones de menaces majeures de la biodiversité des raies et des requins, toutes espèces et tous habitats confondus, ont été identifiées : la Mer Méditerranée, la Mer Rouge et l'Indo-Pacifique (centré sur l'archipel indonésien) (Dulvy *et al.*, 2014).

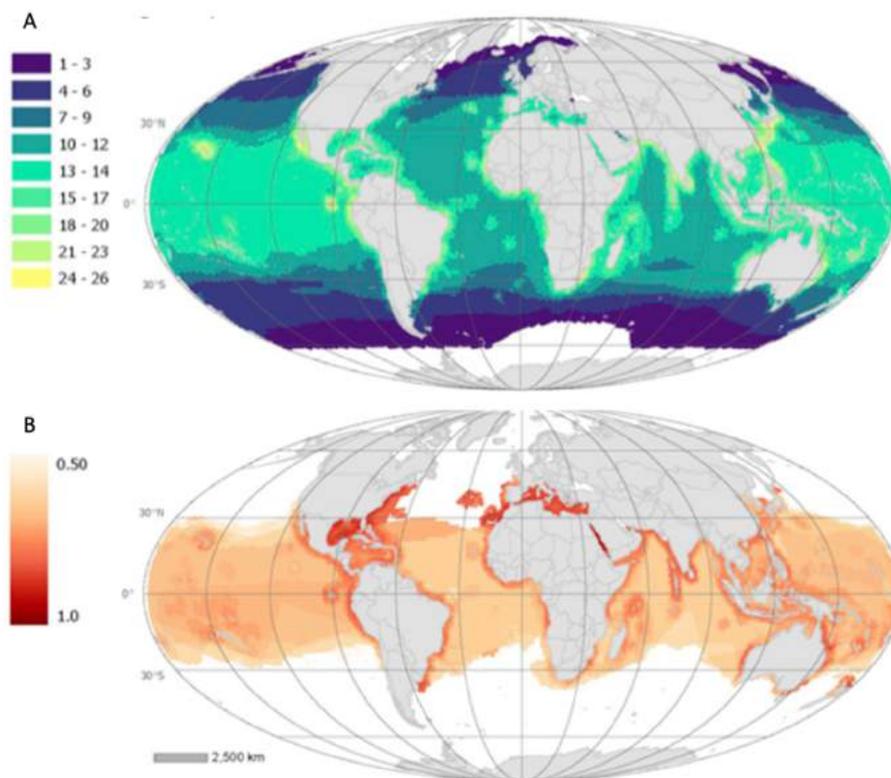


Figure 44 : proportion des espèces menacées en fonction de la richesse totale des espèces de Chondrichthyens, dans l'habitat pélagique. A : richesse des espèces pélagiques en nombre d'espèces ; B : proportion des espèces pélagiques menacées (seules les cases avec plus de dix espèces au départ sont représentées). Barre d'échelle, 2 500 km. Source : Dulvy *et al.*, 2021.

## 2.2. État de menace des Chondrichthyens par l'exploitation

L'ensemble des espèces avec une valeur commerciale sont menacées d'extinction (Sadili et al., 2015) ce qui représente un tiers des espèces menacées (soit 60 espèces sur 1041 connues en 2014) (Dulvy et al., 2014). La plupart des espèces pêchées ont des usages multiples et sont souvent pleinement utilisées. La majorité (91 %) sont utilisées pour la consommation alimentaire des humains (97 %). Les autres espèces sont utilisées à diverses fins, comme l'alimentation animale (29 %), les vêtements et accessoires à partir des peaux et autres parties du corps (16 %). En outre, pour 16 % des espèces (surtout des Squaliformes menacés) l'huile de foie est utilisée dans les produits pharmaceutiques (9 %) et comme carburant biodiesel (7 %). Les Chondrichthyens sont également prélevés dans la nature pour l'aquariophilie (9 %) (Last et al., 2016a) et la recherche scientifique (3 %) (Dulvy et al., 2021 ; Pacoureau et al., 2021). L'archipel indonésien, plus particulièrement, abrite la plus grande pêcherie de Chondrichthyens au monde avec des activités de pêche illégales, non déclarées ou non réglementées (Jacobsen et Bennett, 2013). L'Indonésie est le plus gros pays pêcheur de raies et de requins avec une biodiversité de ces espèces élevée (Booth et al., 2018). Il existe au moins 221 espèces d'Élasmobranches dans les eaux indonésiennes, la région de l'Ouest de l'Indo-Pacifique étant considérée comme le lieu de plus haute diversité pour les Chondrichthyens (Sadili et al., 2015). La question de la capture accidentelle est centrale pour la conservation de ces espèces mais les définitions et les perceptions varient, de la capture qui est rejetée à celle qui est conservée pour la consommation et la vente, certaines espèces devenant des cibles officielles des pêches (Last et al., 2016a).

Le commerce des raies, principalement en Europe et en Asie pour l'alimentation, a connu un essor au début du XX<sup>ème</sup> siècle entraînant le déclin de nombreuses espèces et leur disparition de leur aire de répartition historique comme pour le pocheteau gris, *Dipturus batis*. Les raies représentent plus de la moitié des débarquements signalés depuis 40 ans (Dulvy et al., 2014 ; Last et al., 2016a ; UICN, 2022). Dans la région Indo-Pacifique, les principaux marchés commerciaux de raies sont liés à des pêcheries artisanales. En Inde et en Indonésie les captures sont particulièrement importantes et certaines espèces de raies, comme les poissons-scies (Pristidés) et les raies guitares (Rhinobatidés), sont exploitées pour remplacer les ailerons de requins et sont classées comme des requins, ce qui mène à une sous-estimation des débarquements de raies. En Indonésie les raies représentent environ 50 % des prises totales de Chondrichthyens et les raies pastenagues comptent pour 90 % des raies. Les sous-produits comme le squelette (mâchoires et dents), les peaux, l'huile du foie, les queues et les aiguillons fournissent du cartilage, de la gélatine, du poison qui permettent des utilisations artisanales diverses (cuir pour la fabrication de bijoux, accessoires et bibelots ; cosmétiques ; sculptures ; médecine) dans de nombreuses régions tropicales (Carruthers et al., 2009 ; Last et al., 2016a ; Sajeevan et Sanadi, 2016 ; Walford et Long, 2018).

L'intensification de la pêche pélagique entraîne une augmentation de l'étendue des zones et de la durée de pêche et une diminution de l'abondance et de la biodiversité des espèces compétitrices et prédatrices ciblées comme les requins, les thons et les espadons (Carruthers et al., 2009 ; Ergüden et al., 2018b). Sur les 1 093 espèces de Chondrichthyens évaluées avec des données suffisantes selon les critères de la liste rouge, 99,6 % sont menacées par la surpêche (Last et al., 2016a ; Dulvy et al., 2021). Cette dernière est la

principale menace pour l'ensemble des 391 espèces menacées et constitue la seule menace pour deux tiers des espèces (67%) (Figure 45). L'abondance des requins dans l'océan Pacifique tropical aurait diminué de 21 % depuis le début de la pêche industrielle en 1950 et la pression de pêche a été multipliée par 18 depuis 1970 (Pacoureaux *et al.*, 2021). La biomasse des grands prédateurs (thons, requins) se serait ainsi effondrée d'un facteur 10 entre 1950 et 1990 (Ward et Myers, 2005). De même, depuis le début de la pêche industrielle au thon dans l'océan Indien, l'abondance des grands prédateurs pélagiques de cette zone est trois fois moins importante (Varghese *et al.*, 2014).

En plus de l'exploitation commerciale, certaines des espèces les plus menacées ont diminué à cause de captures accidentelles dans des pêcheries ciblant d'autres espèces qui partagent le même habitat et la même nourriture (Dulvy *et al.*, 2014 ; Veras *et al.*, 2014b ; Sadili *et al.*, 2015). Aujourd'hui presque la totalité des espèces de Chondrichthyens (99 % soit 1 082 espèces sur 1 093) sont victimes de captures accidentelles dans les pêcheries (Dulvy *et al.*, 2021). Quelle que soit l'intention des pêcheurs (exploitation commerciale ou rejet en mer), la mortalité qui résulte de ces prises a entraîné l'épuisement en série et l'extinction locale de populations de Chondrichthyens (Dulvy *et al.*, 2021). Par exemple, la disparition de l'ange de mer (*Squatina squatina*) au niveau du plateau continental du Nord Est de l'Atlantique ou encore celle des poissons-scies qui s'enchevêtrent facilement dans les filets, auparavant communs en Méditerranée et aujourd'hui absents (Dulvy et Forrest, 2009).

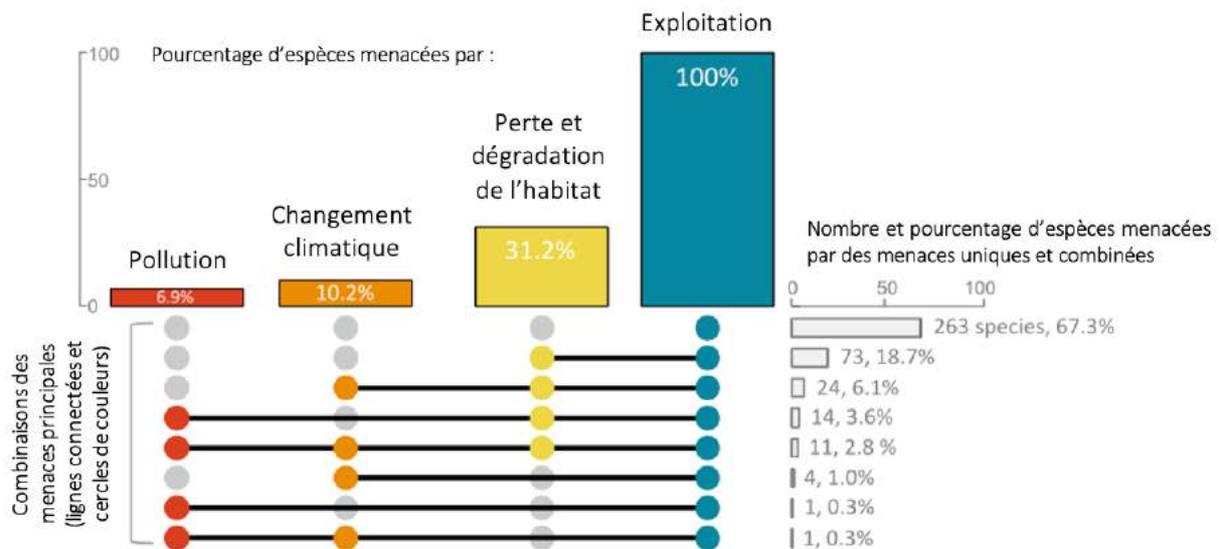


Figure 45 : menaces pesant sur les Chondrichthyens et pourcentage d'espèces menacées par une menace unique ou une combinaison de menaces. L'histogramme représente le pourcentage d'espèces pour lesquelles chaque menace a été signalée. Le diagramme à barres de droite représente le nombre d'espèces menacées uniquement par l'exploitation (barre supérieure droite) ou par une combinaison de menaces (indiquée par la combinaison de cercles colorés et de lignes de connexion entre chaque menace). Les cercles gris indiquent que la menace n'est pas incluse dans la combinaison. D'après Dulvy *et al.*, 2021.

Un autre type d'exploitation indirecte des Chondrichthyens réside dans l'écotourisme, avec le développement de sites de nutrition pour attirer les espèces sauvages (« shark feeding »). L'importance de cette menace n'est pas connue pour l'heure mais elle impacte la survie des espèces en modifiant leurs comportements, alimentaires et sociaux (interactions intra et interspécifiques, hiérarchie), leur écologie spatiale, leur physiologie ainsi que leurs rythmes biologiques naturels sur le long terme (Lunney *et al.*, 2008 ; Last *et al.*, 2016a). En effet, l'habituation, anticipation des moments et des lieux de nourrissage, augmente la concentration d'individus d'espèces solitaires et prédatrices dans des zones restreintes, comme les ports et les plages. Celles-ci entrent alors en compétition pour la nourriture causant des blessures et un stress physiologique dont les conséquences sont inconnues (Gaspar *et al.*, 2008). De même, les risques anthropiques (collisions, manipulations, lésions dues aux hameçons) ont des conséquences immédiates comme des infections, des difficultés de déplacement ou d'alimentation affectant le taux de survie et menant parfois au décès des individus (Newsome *et al.*, 2004 ; Semeniuk et Rothley, 2008). De plus, le nourrissage qui a lieu le jour modifie le rythme biologique d'espèces nocturnes comme la raie pastenague américaine (*Dasysatis americana*) (Semeniuk et Rothley, 2008). Par ailleurs, les aliments sont jetés dans la colonne d'eau ce qui oblige des espèces benthiques comme *Pateobatis fai* (anciennement *Himantura fai*) à modifier leur comportement alimentaire (Gaspar *et al.*, 2008). Enfin, la qualité et la quantité des aliments distribués mènent à des problèmes nutritionnels, à une malnutrition et une condition physique diminuée. Chez *Dasyatis americana*, une différence significative du profil des acides gras essentiels, impliqués dans la reproduction, la croissance et le développement des organismes, est mise en évidence entre les individus nourris et non nourris (Seminuk *et al.*, 2007). L'alimentation artificielle entraîne en plus une perte du comportement de recherche alimentaire chez cette même espèce (Seminuk *et al.*, 2007). À l'inverse, d'autres espèces comme *Pateobatis fai* conservent la capacité à se nourrir lorsque le nourrissage cesse (Covid 19). Toutefois, la résilience au conditionnement, c'est-à-dire le retour aux sites de nourrissage lors de leur réouverture, montre des modifications comportementales qui persistent dans le temps avec des impacts pour le moment inconnus sur les populations (Séguigne *et al.*, 2021).

### 3. Trois causes aggravantes majeures

En plus de la pêche, environ un tiers des espèces menacées se trouvent en danger en raison de la dégradation de leur habitat (31 %) (Figure 45), notamment les espèces côtières (Dulvy *et al.*, 2014). La perte et la dégradation de l'habitat est une menace supplémentaire à la surpêche pour près d'un cinquième (19 %) des espèces menacées (Figure 45). Cette menace peut être décomposée en sous-menaces, dominées par le développement résidentiel et commercial qui touche 26 % des espèces menacées ainsi que par l'agriculture et l'aquaculture (principalement la perte et la dégradation des mangroves) impactant 10 % des espèces menacées. Les modifications du milieu naturel, les perturbations humaines, la production d'énergie, l'exploitation minière, les espèces envahissantes et les infrastructures de transports et de services participent aux menaces à hauteur de 12 % (Dulvy *et al.*, 2021).

Le changement climatique menace 10 % des Chondrichthyens et aggrave les effets de la surpêche et de la perte d'habitat pour 6 % des espèces (Figure 45) (Dulvy *et al.*, 2021). Les conséquences sur les organismes en termes de physiologie et de comportements sont encore inconnues et soulèvent la question de leur capacité à s'adapter à de nouvelles conditions environnementales. Les prédictions d'une augmentation de fréquence des événements extrêmes (tempêtes, les phénomènes El Niño, anomalies des eaux chaudes) sont susceptibles de modifier l'écologie spatiale (les déplacements), les niches écologiques et la phénologie (événements périodiques du cycle de vie déterminés par les variations saisonnières du climat) des espèces, en impactant la distribution et la composition des ressources et des communautés animales (proies, prédateurs, température de l'eau, aires de repos et de reproduction) (Dulvy *et al.*, 2014). Par ailleurs, les modifications des courants, dus à l'augmentation de température de l'eau et à des changements dans la salinité des eaux polaires, influenceront la distribution des espèces (Roberts *et al.*, 2017). Ainsi, certaines espèces des zones tempérées sont en déclin à la limite de l'équateur (Dulvy *et al.*, 2014), où la hausse de la température de l'eau rend leur habitat d'origine moins adapté. Cette hausse des températures entraîne aussi une « tropicalisation », à savoir la redistribution des espèces tropicales vers les eaux plus tempérées, à l'origine d'une perte de diversité dans les eaux tropicales et subtropicales et d'une augmentation de diversité dans les eaux tempérées (Roberts *et al.*, 2017). Certaines zones comme la Méditerranée sont particulièrement sensibles au réchauffement climatique ce qui mènera à une évolution rapide du statut des espèces la peuplant. En effet, depuis 40 à 50 ans les températures ont augmenté en surface et en profondeur à l'ouest de la Méditerranée. Les prédictions climatiques indiquent que d'ici la fin du siècle les espèces en capacité de migrer vers le Nord (Golfe du Lion et Nord de la mer Adriatique), vers des eaux plus froides, se retrouveront prise au piège dans ces zones « cul-de-sac » (Lasram *et al.*, 2010) les menant proche de l'extinction. De plus, le relief sinueux de la côte Méditerranéenne pourrait entraîner une fragmentation des aires de répartition des espèces lors de leur déplacement vers le Nord, facteur aggravant le réchauffement climatique (Lasram *et al.*, 2010). De plus, la perte et la dégradation de l'habitat dues à la réduction de la couverture corallienne (blanchiment et maladies) risquent d'affecter la santé des espèces associées aux récifs coralliens (Hays *et al.*, 2016 ; Lyons *et al.*, 2019). Les autres conséquences prédites du changement climatique au niveau des écosystèmes marins (acidification et augmentation du niveau des mers, diminution de la productivité primaire et de la disponibilité en oxygène) impacteront également les communautés animales (Roberts *et al.*, 2017).

La pollution est généralement un facteur de stress non léthal qui affecte 7 % des Chondrichthyens menacés (Figure 45) (Dulvy *et al.*, 2021). Les Chondrichthyens font partie des prédateurs intermédiaires et supérieurs des réseaux trophiques ce qui les prédispose à une bioaccumulation (accumulation de composés chimiques au cours du temps) et à une bioamplification (accumulation de composés chimiques avec le niveau trophique croissant) de contaminants toxiques (Lyons et Wynne-Edwards, 2018). Les espèces avec des taux métaboliques élevés sont prédisposés à des concentrations de contaminants organiques plus élevées dues soit à un taux d'alimentation plus élevé, soit à des proies plus grosses et plus contaminées soit aux deux facteurs réunis. Un autre facteur influençant les concentrations dans un organisme est le sexe. En effet, les femelles peuvent décharger une part des contaminants sur leurs petits, à des degrés variables selon la physiologie de la reproduction et l'investissement maternel (lécitolophie ou matrotrophie), ce qui leur permet de diminuer

leur concentration en contaminants (Lyons *et al.*, 2019). Par exemple, la raie ronde côtière *Urobatis halleri*, qui est une espèce vivipare matrotrophe, transfère des contaminants comme les polluants organiques persistants (POP) tels que le dichlorodiphényltrichloroéthane (DDT) et les polychlorobiphényles (PCB) tout au long de la gestation (via le sac vitellin puis le lait utérin). Le caractère lipophile des contaminants conditionne la proportion et la quantité de contaminants qui sont retrouvés dans les lipides des œufs et des embryons. Les charges de contaminants mesurées chez les petits ont montré une relation positive avec les concentrations de contaminants de la mère (Lyons et Lowe, 2013). De plus, chez cette même espèce, l'exposition aux PCB a un impact négatif sur la croissance des embryons mâles. En effet, les embryons exposés pèsent significativement moins que ceux non exposés pour tous les stades de développement. Les PCB, étant connus pour avoir des effets perturbateurs endocriniens œstrogéniques et anti-œstrogéniques, contribueraient à cet effet négatif sur la croissance embryonnaire mâle. De plus, les foies des embryons mâles exposés sont proportionnellement plus lourds que ceux des embryons non exposés. L'hypothèse émise est que les embryons mâles non exposés sont plus efficaces pour convertir les ressources maternelles (masse corporelle plus élevée). À l'issue de ce premier constat se pose les questions de l'efficacité de la mobilisation des réserves hépatiques, de ses conséquences sur la condition physique des mâles exposés et in fine leur coût sur le succès reproducteur. En effet, la plus petite taille des mâles exposés au début de la vie, peut avoir des effets négatifs durables sur leur condition physique car la compétition entre les mâles est élevée chez cette espèce. Toutefois en ce qui concerne les femelles, le succès reproducteur, évalué par la taille de la portée, ne diffère pas entre les individus exposés et non exposés (Lyons et Wynne-Edwards, 2018). Par ailleurs, les pesticides (dont les insecticides) et les hydrocarbures, comme le pétrole, sont susceptibles d'altérer la fonction olfactive des Élasmobranchés comme montré chez la raie pastenague de l'Atlantique, *Hypanus sabinus*. En effet, la diminution de la sensibilité aux acides aminés après une exposition au pétrole brut peut avoir des conséquences sur la capacité d'alimentation, la détection des conspécifiques et des prédateurs pouvant entraîner une mort prématurée (Cave et Kajiura, 2018). D'autres polluants comme les composés organostanniques (composé comportant au moins une liaison covalente entre un atome d'étain et un atome de carbone), présents dans les peintures antisalissures, et le mercure (Hg) ont des effets toxiques sur la sécrétion des glandes rectales. Ces dernières étant impliquées dans le maintien de l'homéostasie (Hamlett *et al.*, 1999) (Annexe 2, III/ et Annexe 4, I/ pour plus de détails), les effets à long terme de ces produits chimiques toxiques doivent être évalués. En outre, la position trophique et le taux de croissance (en utilisant la longueur totale comme indicateur de l'âge) influencent la bioaccumulation de mercure chez 17 espèces de requins (Lyons *et al.*, 2019). L'exploration de l'ensemble des facteurs physiologiques (par exemple, le taux de croissance) et écologiques (par exemple la position trophique) qui influencent l'accumulation de contaminants peut être bénéfique aux efforts de conservation. En effet, les espèces ou les habitats qui sont plus sensibles à l'accumulation de contaminants peuvent être identifiés et permettre la mise en œuvre de moyens d'atténuation tout en évaluant les effets des contaminants (Lyons *et al.*, 2019).

Pour finir, 3 % des espèces menacées sont affectées par les quatre principales menaces simultanément (Figure 45) (Dulvy *et al.*, 2021).

## 4. Les autres menaces

Les champs électromagnétiques émis par les activités humaines sont de plus en plus présents spatialement et temporellement. La pêche au chalut électrique, les réseaux de câbles sous-marins à haute tension, les navires transocéaniques, la prospection minière et les infrastructures métalliques sont autant de facteurs susceptibles d'impacter les systèmes électrosensoriels des Chondrichthyens. Ces derniers n'ont pas la capacité de différencier les champs électriques continus artificiels et naturels, comme montré chez la petite roussette (*Scyliorhinus canicula*), ce qui n'impacterait pas leur capacité à détecter des proies et expliquerait le comportement de morsure sur les câbles sous-marins observé chez certains requins et raies. À l'inverse, les champs électriques alternatifs, induits dans l'eau de mer par un artefact magnétique généré par la structure des câbles sous-marins à courant alternatif, sont susceptibles de perturber la détection des proies et/ou l'orientation et la navigation dans l'espace. En effet, les animaux croisant ces champs induits sont capables de les détecter et de passer à côté de champs biologiquement pertinents. Enfin, des stimulations électriques répétées pourraient modifier la physiologie des systèmes électrosensoriels, en diminuant leur sensibilité, et les comportements et ainsi modifier la capacité à détecter des proies, des partenaires ou des prédateurs (Newton *et al.*, 2019).

### B/ Les menaces décrites chez *Pteroplatytrygon violacea*

#### 1. Espèce majeure des captures accidentelles lors des pêches

##### 1.1. Les techniques de pêche utilisées dans l'aire de répartition de *Pteroplatytrygon violacea*

Les techniques de pêche sont qualifiées de passives s'il n'y a pas de mise en mouvement des filets (palangre pélagique et filets maillants) ou d'actives si les filets sont mis en mouvement par des bateaux (chalut et senne coulissante).

##### 1.1.1. La pêche à la palangre pélagique

Les palangres sont constituées d'une ligne principale le long de laquelle pendent des fils munis d'hameçons, jusqu'à plusieurs milliers, appâtés et espacés de manière régulière. Elles peuvent être de fond (pour les poissons benthiques ou démersaux), dérivantes ou flottantes (pour les poissons pélagiques) ou mixtes (pour les poissons démersaux). Les types de palangres diffèrent par la taille et le type d'hameçons, par le type d'appât, par la profondeur et le lieu de déploiement selon la saison (Báez *et al.*, 2016). La pêche à la palangre dérivante est celle qui nous intéresse pour *P. violacea*. Elles sont déployées à des profondeurs de 100 à 300 m (FAO, 2021). Ce type de palangre est peu sélectif de la taille et des espèces de poissons capturés (Camhi *et al.*, 2007 ; Carruthers *et al.*, 2009 ; Ifremer, 2013).

##### 1.1.2. Les filets maillants dérivants

Ce sont des filets de forme rectangulaire déployés verticalement dans la colonne d'eau avec des lests au niveau de la ligne de fond et des flotteurs pour la ligne du dessus. On parle de filets dérivants lorsque les filets sont positionnés proches de la surface (flottabilité supérieure au lestage), sans ancrage et qu'ils bougent avec le courant. Ceci entraîne parfois leur dérive et perte, ce qui leur vaut la qualification de « filets fantômes ». Ces derniers

augmentent la mortalité due à la pêche. Ces filets peuvent s'étendre sur plusieurs dizaines de kilomètres, c'est pourquoi des restrictions ont été mises en place afin de restreindre les longueurs de filets et leur zone de déploiement. Les filets dérivants sont normalement interdits en mer Méditerranée mais cette obligation n'est pas toujours respectée et cette pratique persiste par le biais d'autres pays pêcheurs (Asie du Sud-Est notamment). En effet, cette pêche à faible coût est particulièrement intéressante dans les pêches artisanales. La taille des mailles permet toutefois une certaine sélectivité de la taille des poissons capturés (Ifremer, 2013).

### 1.1.3. La pêche à la senne coulissante

Cette technique de pêche consiste à entourer avec un filet rectangulaire les poissons pélagiques regroupés proche de la surface (profondeur maximale de 300m) puis à fermer le filet par le fond afin qu'ils ne puissent pas s'échapper. La partie supérieure du filet est équipée de flotteur tandis que la ligne de fond est lestée (Ifremer, 2013 ; FAO, 2021). Ces opérations de pêche utilisent de manière accrue des Dispositifs Concentrateurs de Poissons (DCP), objets flottants qui attirent les poissons avant le déploiement du filet, augmentant les prises accessoires notamment des juvéniles. Une grande partie des DCP est perdue ou abandonnée ce qui contribue d'autant plus à l'impact négatif de ce type de pêche (Swimmer et al., 2020). Le filet peut être déployé jusqu'à 1,0 km de longueur et 200 m de profondeur. Cette technique n'est pas très sélective ni de la taille ni des espèces de poissons (Ifremer, 2013 ; FAO, 2021).

### 1.1.4. Le chalut de fond et le chalut pélagique

Cette technique de pêche consiste à tirer un filet en forme de cône, ouvert d'un seul côté, avec un ou plusieurs bateaux. Pour le chalut de fond, le filet est lesté pour être en contact avec le fond et permettre la capture des espèces benthiques. Le filet pélagique est tiré dans la colonne d'eau et permet la capture d'espèces pélagiques vivant en banc, comme les thons. Cette dernière méthode limite les captures accidentelles d'autres espèces et les dégâts au niveau des fonds marins, cependant elle peut très vite mener à la surexploitation des espèces ciblées (Ifremer, 2013 ; FAO, 2021).

## 1.2. Les pêcheries qui touchent *Pteroplatytrygon violacea*

### 1.2.1. Évolution de son occurrence dans les prises accessoires

Alors que l'occurrence de *P. violacea* était rare dans les captures accessoires (évaluée à partir du nombre de raies capturées pour 1000 hameçons ou CPUE pour Catch Per Unit Effort), elle est aujourd'hui une espèce majeure des prises accidentelles des pêches à la palangre pélagique du thon et de l'espadon dans les océans Indien, Pacifique (Tropical en particulier), Atlantique (Nord-Ouest et Sud-Ouest notamment) et la mer Méditerranée. Elle est également prise dans les pêches au chalut de fond ou à la senne coulissante du Pacifique et de l'Atlantique et dans les filets maillants dérivants du Pacifique oriental. En Méditerranée, les raies et les requins sont le groupe de poissons marins le plus menacé à cause de la surpêche avec une diminution de leur abondance, de leur diversité et de leur aire de répartition. En effet, les requins ont décliné de plus de 97 % en nombre et en poids capturé depuis 200 ans. Toutefois, les taux de réduction des espèces dans les diverses zones de la Méditerranée ne sont pas connus. L'importance du déclin varie localement en fonction de l'intensité des

pêcheries (Bradai *et al.*, 2018). De plus en Méditerranée occidentale, *P. violacea* est la première espèce capturée accidentellement dans les pêcheries ciblant le thon blanc (*Thunnus alalunga*), et la seconde pour les pêches ciblant l'espadon. Par ailleurs, entre 2008 et 2011 c'est la cinquième espèce la plus capturée dans les palangriers visant les espadons de l'Atlantique (Orsi Relini *et al.*, 2000 ; Ward et Myers, 2005 ; Camhi *et al.*, 2007 ; Ellis, 2007 ; Forselledo *et al.*, 2008 ; Neer, 2008 ; Carruthers *et al.*, 2009 ; Somvanshi *et al.*, 2009 ; Piovano *et al.*, 2010 ; Veras *et al.*, 2014b ; Weidner, 2014 ; Báez *et al.*, 2016 ; Last *et al.*, 2016a ; Sajeevan et Sanadi, 2016 ; Riutort et Sittler, 2022 ; UICN, 2022).

Ces éléments reflètent les pressions de la pêche existantes sur les ressources océaniques et qui s'intensifient dans les zones d'occurrence de *P. violacea* (Ribeiro-Prado et Amorim, 2008). L'augmentation de l'étendue des zones de pêches et la disparition des espèces cibles favorisent la capture de *P. violacea*, entraînant une augmentation artificielle de son abondance dans les pêcheries.

Divers facteurs techniques de la pêche à la palangre, comme l'effort de pêche (nombre d'hameçons, la distance et la durée de palangue déployée) et sa distribution différentielle (latitude, saison), et écogéographiques (les phénomènes météorologiques, la température de surface de l'eau) conditionnent le taux de prises accidentelles. On sait par exemple que le climat méditerranéen présente une grande variabilité interannuelle étroitement liée aux schémas d'oscillation atmosphérique. L'oscillation Nord-Atlantique (NAO pour Nord-Atlantic Oscillation) influence la température de surface de l'eau. Les années où la NAO est élevée la température est moindre et les prises de *P. violacea*, le long des côtes de la péninsule ibérique, semblent moins importantes. De plus, la majorité des captures ont lieu dans les eaux plus profondes au large. Enfin, les prises accidentelles semblent varier selon le mois de l'année avec un pic en été. La prise en compte de l'interaction entre ces divers paramètres, écogéographiques, saisonniers et temporels et de leurs conséquences sur les captures accidentelles de *P. violacea* nous permettrait d'améliorer son état de conservation (Orsi Relini *et al.*, 2000 ; Báez *et al.*, 2016). Toutefois, la difficulté d'identification des raies par les pêcheurs est un problème pour la gestion des pêches et rend contestable les informations spécifiques données sur les espèces.

### 1.2.2. Des manipulations à bord des bateaux coûteuses pour l'espèce

Les prises accidentelles, dans les pêcheries industrielles ou récréatives, sont à l'origine d'avortements (embryons) ou de naissances prématurées (juvéniles) lors de la capture dans les filets ou à bord des bateaux lors des manipulations, probablement liées au stress physiologique ou aux traumatismes physiques (Hemida, 2003 ; Allen *et al.*, 2006 ; Siqueira *et al.*, 2007 ; Véras *et al.*, 2014a). Ce phénomène est commun chez les Élasmobranches vivipares et observé chez d'autres espèces de Dasyatidés (Hemida, 2003 ; Véras *et al.*, 2014a ; Adams *et al.*, 2018). Le taux de parturition induite par la capture représente une estimation du pourcentage de femelles gravides d'une espèce qui mettent bas à la capture et fournit également une première évaluation de l'impact potentiel de la capture sur les espèces couramment rejetées (Adams *et al.*, 2018). Sur 88 espèces d'Élasmobranches vivipares évaluées, 12 % montrent une parturition induite par la capture. Le taux de parturition est de 85 % pour *P. violacea* dans les palangres (Mollet, 2002), contre 40 % dans la pêche à la ligne (Siqueira et Sant'Anna, 2007), sachant que le taux moyen est de 24 % pour 24 espèces étudiées

(Adams *et al.*, 2018). Ceci indique que la méthode de pêche a une certaine influence sur le taux de parturition provoqué et que *P. violacea* semble particulièrement touchée. De plus, pour les espèces matrotrophes, un avortement est plus coûteux en raison des niveaux plus élevés d'investissement maternel en nutriments, même si la grande taille des embryons à des stades avancés de gestation pourrait améliorer leur survie après une mise bas prématurée (Adams *et al.*, 2018).

### 1.2.3. Un rejet des individus à la mer qui n'est pas sans conséquences

Dans la pêche à la palangre pélagique, les taux de survie après l'hameçonnage varient de moins de 10 % à 100 % tandis que les taux de survie après relâché ont été estimés entre 31 % et 100 % pour certaines des espèces (Carruthers *et al.*, 2009). La faible valeur commerciale de *P. violacea* entraîne son rejet dans la plupart des zones où elle est pêchée (Camhi *et al.*, 2007 ; Forselledo *et al.*, 2008 ; Ribeiro-Prado et Amorim, 2008 ; Júnior et Rotundo, 2012 ; UICN, 2022). Le taux de survie après le rejet à la mer est inconnu et nécessite des études supplémentaires, cependant on peut supposer qu'il est faible (Domingo *et al.*, 2005 ; Camhi *et al.*, 2007 ; Forselledo *et al.*, 2008 ; Piovano *et al.*, 2010 ; Báez *et al.*, 2016 ; UICN, 2022). En effet, cette espèce de raie étant venimeuse elle est souvent amputée de ses aiguillons et/ou de sa queue à bord des bateaux. De plus, cette crainte des pêcheurs d'être piqués les poussent à retirer les hameçons en écrasant les raies sur le côté du bateau ou en mettant un coup de couteau ce qui cause de graves lésions à la bouche et/ou à la partie ventrale du corps tandis que les mâchoires sont arrachées la plupart du temps (Wilson et Beckett, 1970 ; Domingo *et al.*, 2005 ; Forselledo *et al.*, 2008 ; Ribeiro-Prado et Amorim, 2008 ; Sajeevan et Sanadi, 2016 ; Riutort et Sittler, 2022). Toutefois, l'observation d'individus sans queue (Forselledo *et al.*, 2008) ou avec des cicatrices aux niveau des mâchoires (Júnior et Rotundo, 2012) indique que la survie est possible. Par ailleurs, même les individus sans blessures apparentes sont souvent étourdis et nagent avec difficulté lors du retour à l'eau. Il faut en outre savoir que la manipulation des raies enlève leur mucus protecteur et entraîne l'apparition de traces quelques heures plus tard, qui peuvent s'infecter et se transformer en lésion selon l'état physiologique de l'animal. Enfin, dans certains cas les animaux sont tués (Riutort et Sittler, 2022).

Ainsi, les captures accidentelles nombreuses, non réglementées et non renseignées dans plusieurs zones de l'aire de répartition de *P. violacea* induisent un manque d'informations sur les débarquements et les rejets (Carruthers *et al.*, 2009). Ceci ne permet pas une gestion efficace et entraîne probablement une sous-estimation de la mortalité des adultes et des embryons/juveniles, impactant le potentiel de reproduction des individus pêchés et in fine la démographie des populations de cette espèce (Adams *et al.*, 2018).

### 1.3. Une espèce de faible valeur commerciale ?

C'est essentiellement en Indonésie que *P. violacea* est consommée pour sa viande et son cartilage est parfois utilisé (White *et al.*, 2006 ; Froese et Pauly, 2022 ; UICN, 2022). Cependant, la taille et l'importance de ce commerce est inconnu comme pour la plupart des autres espèces de Chondrichthyens (Booth *et al.*, 2018). Ceci complique d'autant plus l'évaluation des menaces et l'estimation de la taille de ses populations empêchant une gestion adaptée de ses stocks.

## 2. Impacts du réchauffement climatique

La connaissance des températures préférentielles de l'eau de surface pour *P. violacea* (voir partie II, I/A/1.1) permet de modéliser son aire de répartition mondiale à l'horizon 2050, en considérant le réchauffement climatique (Figure 46). On constate un déplacement vers les latitudes extrêmes et donc vers des eaux moins chaudes, avec la zone intertropicale qui se dépeuplera progressivement. Ces modifications des habitats viables pour la raie pastenague violette sont susceptibles d'impacter négativement les migrations liées à la reproduction et de diminuer les zones de ressources alimentaires. Ces modifications écologiques importantes pourraient impacter sur le long terme la survie des populations et les compromis des traits d'histoire de vie de cette espèce pélagique.

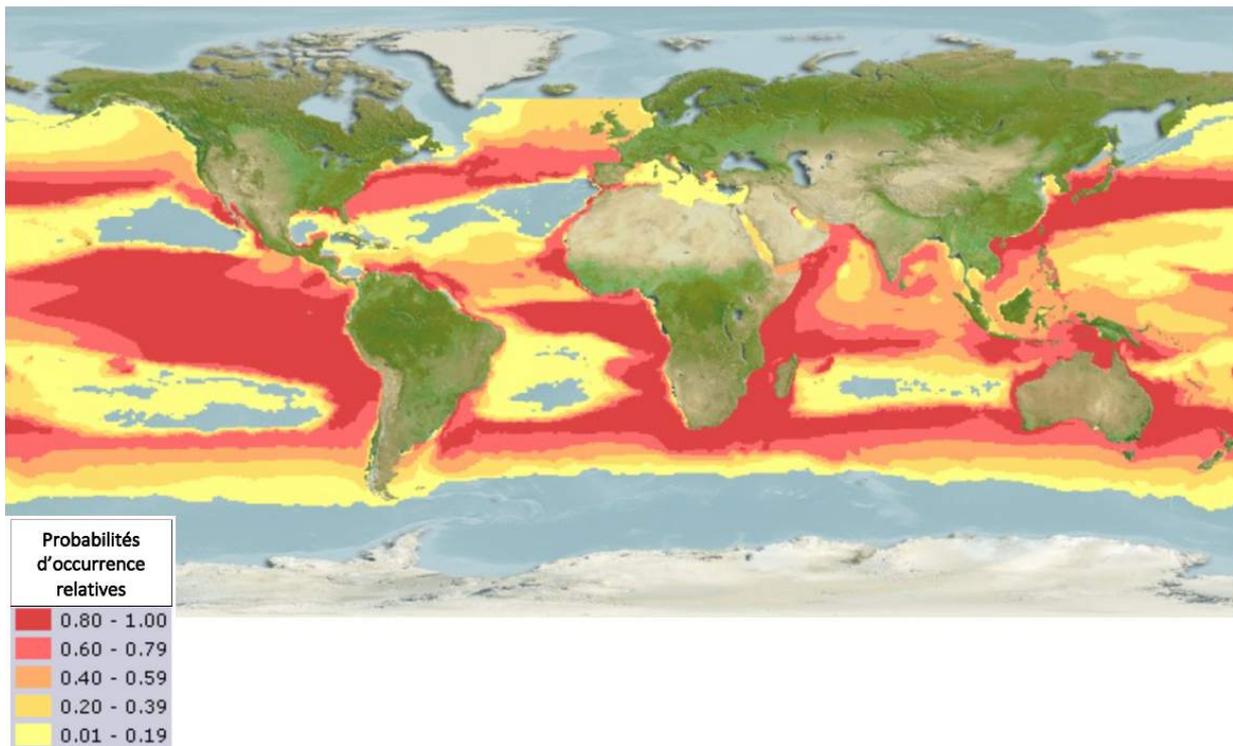


Figure 46 : modélisation de l'aire de distribution et de la probabilité d'occurrence de *Pteroplatytrygon violacea* à horizon 2050 à partir de son aire de répartition actuelle. Les couleurs indiquent la probabilité de présence selon la durabilité de l'habitat. Le scénario d'émission de gaz à effet de serre (RCP pour Representative Concentration Pathway) est le 8,5 (augmentation de la température moyenne de surface entre 2,6°C et 4,8°C d'ici la fin du siècle) (IPCC, 2014). Source : AquaMaps, 2019.

### 3. Impacts de la pollution

Des malformations au niveau des nageoires pectorales (non-union à la tête) ou des nageoires pelviennes et des ptérygopodes ont été observées pour *P. violacea*. Les hypothèses émises sont liées à une contamination chimique de l'environnement et à une exposition durant la phase embryonnaire à des éléments traces métalliques tels que le cuivre (Cu), le zinc (Zn), le mercure et le cadmium (Cd) (Rideiro-Prado *et al.*, 2008 ; Mejía-Falla *et al.*, 2011). Toutefois, la bioaccumulation du mercure chez *P. violacea* au niveau du foie et des muscles, au Nord de la mer Adriatique, ne permet pas de mettre en évidence des conséquences physiologiques chez les adultes. Ceci s'expliquerait par le rôle du sélénium (Se) dans la détoxification et l'élimination du mercure (Horvat *et al.*, 2014 ; Faganeli *et al.*, 2018).

### 4. Bilan : état de conservation de *Pteroplatytrygon violacea*

L'abondance de *P. violacea* est estimée avoir diminué de 26 % (passage du LPI de 1 à 0,74) au cours des 20 dernières années (Figure 43) (Pacoureaux *et al.*, 2021). Toutefois, les données limitées et variables sur son comportement et son régime alimentaires ainsi que l'absence de données d'abondance et de structuration de ses populations ne nous permettent pas de déterminer les effets de la pêche sur cette espèce (Weidner, 2014).

Ainsi, les menaces qui pèsent sur les Chondrichthyens sont similaires à celles qui affectent les animaux terrestres. Cependant les incertitudes et les conséquences des activités anthropiques sont beaucoup plus difficiles à évaluer sur des espèces difficilement accessibles, notamment pour les espèces pélagiques, et peu étudiées dans un environnement marin vaste et connecté. Les incertitudes multiples de l'intensité des menaces pesant sur *P. violacea* nécessitent une surveillance attentive de ses populations et de leur évolution. Les priorités de conservation doivent s'orienter vers une exploitation halieutique durable des Chondrichthyens avec la mise en place de restriction et interdiction nationales et internationales cohérentes et structurées.

## II/ Les mesures de protection

### A/ Les mesures de conservation et de protection actuelles

#### 1. Limiter la surexploitation et promouvoir une pêche durable

La vulnérabilité intrinsèque peut être prédite à partir des traits d'histoire de vie tandis que les effets de la pêche sur les communautés de poissons peuvent être suivis en évaluant les changements dans la composition des captures au fil du temps (Cheung *et al.*, 2007). Ces deux éléments (vulnérabilité et composition des captures) constituent des outils qui doivent être utilisés dans la gestion des pêches et aider à la transition vers l'exploitation durable des ressources.

##### 1.1. Les outils législatifs nationaux et internationaux

Parmi les outils juridiques développés pour la conservation des requins et des raies, certains comme les traités et les conventions sont contraignants dans le sens où ils obligent les États à prendre des mesures une fois qu'ils ont ratifié le texte. D'autres proposent des lignes directrices et des résolutions non contraignantes.

###### 1.1.1. La Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction

La Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction (CITES) ou convention de Washington, signée en 1973, a inscrit une espèce de raies (Pristidés, les poissons-scies) sur l'annexe I ; 12 espèces de requins et quatre de raies, n'incluant pas *P. violacea*, sur l'annexe II ; neuf espèces de raies (Potamotrygonidés, raies d'eau douce) en annexe III (CITES, 2022). Les espèces inscrites à l'Annexe I ne peuvent normalement pas faire l'objet d'un commerce international (sauf autorisation spéciale pour les spécimens d'élevage et à des fins scientifiques) ; pour les espèces inscrites aux annexes II et III le commerce international est autorisé mais limité par la délivrance de certificats permettant une exploitation durable. La CITES fournit donc un cadre juridique pour lutter contre le commerce non contrôlé et non durable, bien que le nombre d'espèces inscrit soit faible en comparaison du nombre de Chondrichthyens menacés par la surexploitation.

###### 1.1.2. La Convention sur les espèces migratrices

La Convention sur les espèces migratrices (CMS) ou Convention de Bonn adoptée en 1979 et entrée en vigueur en 1983, classe les espèces en Annexes I (« Espèces migratrices en danger », interdiction de prélèvements) et II (« Espèces migratrices devant faire l'objet d'Accords », ce dernier terme désigne des accords internationaux pour la protection et la gestion d'espèces au statut de conservation défavorable) (CMS, 2020a). Quarante espèces d'Élasmobranches sont listées au sein des annexes : 22 dans l'annexe I et 37 dans l'annexe II dont 21 appartenant aux deux annexes (CMS, 2020b). Ce texte oblige les signataires à mettre en œuvre des plans de conservation pour les Chondrichthyens. Ces plans ont pour objectif d'améliorer la connaissance des populations de requins migrateurs en implémentant des suivis des espèces à travers leur aire de répartition afin de recueillir des données et de mettre en place des mesures de protections adaptées et efficaces garantissant une exploitation durable des espèces. En parallèle de ces mesures, une protection des écosystèmes et des corridors écologiques, chemins de migration et de passage qui relie différents milieux

naturels et populations, est indispensable. La sensibilisation du public aux menaces qui pèsent sur les requins et leurs habitats et sa participation aux activités de conservation font également partie des objectifs de ces plans d'actions. La plupart des espèces migrant au-delà des limites de juridiction nationale, une action coopérative commune et cohérente des États est nécessaire pour maximiser les efforts de gestion nationaux, protéger et gérer de manière efficace et durable les populations des espèces à l'échelle mondiale, que ce soient des espèces cibles ou non des pêches (Camhi *et al.*, 2007 ; Dulvy *et al.*, 2014). La CMS a établi un Mémoire d'entente sur la conservation des requins migrateurs (MdE Requins). En 2015, il y a 7 espèces de requins, mais aucune espèce de raies, inscrites à l'annexe I du MdE qui doivent être prises en compte par les gouvernements dans leur plan d'action (CMS, 2015). Toutefois plus de 150 espèces de Chondrichthyens migrent régulièrement à travers les frontières nationales et devraient être l'objet de l'attention des gouvernements (Dulvy *et al.*, 2014).

### 1.1.3. Le plan d'action international pour la conservation et la gestion des requins

Après l'adoption en 1995 du Code de conduite pour une pêche responsable de l'Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO pour Food and Agriculture Organization) (FAO, 2022), le «Plan d'action international pour la conservation et la gestion des requins» (PAI-Requins) (le terme « requins » désigne les Chondrichthyens), adopté en 1999 par le Comité des pêches (COFI pour Committee on Fisheries) de la FAO (FAO, 1999), a marqué une véritable transition dans la prise de conscience de la vulnérabilité et des menaces pesant sur les Chondrichthyens (Stéphan *et al.*, 2015). Ce plan a pour but d'assurer la conservation et la gestion des requins et leur utilisation durable à long terme. Tous les États qui décident d'adhérer doivent produire un rapport d'évaluation des requins (SAR pour Shark Assessment Report) et ceux ayant des pêcheries de Chondrichthyens dans leurs eaux nationales doivent adopter et appliquer un plan d'action national pour la conservation et la gestion des stocks de requins (NPOA pour National Plan of Action), afin d'évaluer les enjeux et les menaces et pour fixer des objectifs à atteindre afin d'améliorer la préservation des espèces. Toutefois, les mesures effectives de protection implémentées (déclaration des captures (espèces, quantité) et des rejets (Camhi *et al.*, 2007), quotas, surveillance des débarquement et guides pour différencier les espèces auxquelles appartiennent les ailerons (Booth *et al.*, 2018), fermetures de zones) sont encore peu nombreuses (Fischer *et al.*, 2012) et peu efficaces pour réduire le déclin des espèces menacées (Stéphan *et al.*, 2015 ; Dulvy *et al.*, 2021). Certains pays comme l'Indonésie, plus grand pays producteur mondial de requins et de raies, ont un grand intérêt à mettre en œuvre une meilleure gestion de ces espèces. En collaboration avec ses parties prenantes, des mesures ont été prises par le gouvernement indonésien pour réduire les prises accessoires de requins dans la pêche au thon (Sadili *et al.*, 2015). Les lois existantes mentionnent des restrictions quant aux types de filets de pêche utilisés et les modifications (taille des mailles, type d'hameçons, objets électromagnétiques répulsifs) à entreprendre. Un renforcement de ces lois, par la mise en place d'une surveillance et par le développement de taxes en cas de non-respect, motivent les gestionnaires des pêches à prendre les mesures adéquates (Booth *et al.*, 2018). De plus, en Indonésie, plusieurs réglementations obligent explicitement les pêcheurs à relâcher les requins gravides et juvéniles capturés pendant les activités de pêche. Par ailleurs, en dehors de la conservation des espèces menacées et de la gestion durable des stocks, le NPOA est un signe d'engagement international et une preuve de gestion officielle (Sadili *et al.*, 2015).

D'autres instruments internationaux comme la Convention des Nations Unies sur le droit de la mer (CNUDM) (adoption 1982, entrée en vigueur 1994) invitent les États à prévenir la surexploitation des poissons, dont les Chondrichthyens, et à gérer de manière durable les stocks par des mécanismes de coopération entre les pays (Ifremer, 2015) (voir le rapport de la FAO (Fischer *et al.*, 2012) pour plus de détails).

#### 1.1.4. La Convention de Barcelone

En mer Méditerranée, la Convention de Barcelone ou « Convention pour la protection du milieu marin et du littoral de la Méditerranée », adoptée dans le cadre du Programme pour les mers régionales du Programme des Nations Unies pour l'environnement (PNUE), est un cadre juridique pour les 22 signataires (dont l'Union Européenne) permettant la mise en place d'un développement durable des eaux méditerranéennes (PNUE, 2019). Trois espèces de Chondrichthyens sont protégés par cette convention : le requin-pèlerin (*Cetorhinus maximus*), le grand requin blanc (*Carcharodon carcharias*) et la raie manta géante (*Mobula mobular*) (PNUE *et al.*, 2003). Malgré l'inclusion des Chondrichthyens peu de pays ont mis en œuvre des mesures concrètes afin de respecter les engagements stipulés (Dulvy *et al.*, 2014). Pourtant, un outil intéressant développé par Stéphan *et al.* (2015) permet d'identifier les espèces d'Élasmobranches critiques dans nos eaux métropolitaines françaises afin de cibler les actions de conservation immédiates. Un score global, de 10 à 264 et calculé selon trois indices, est attribué à chaque espèce selon son enjeu de conservation. Plus le score est élevé plus l'enjeu de conservation est important. Les indices sont : « état de conservation » noté à partir des évaluations de différents comités scientifiques ; « vulnérabilité biologique » lié aux traits d'histoire de vie des espèces, notamment la taille maximale et le mode de reproduction ; « responsabilité de la façade » qui prend en compte la répartition géographique mondiale de l'espèce et au sein du secteur français considéré (Manche/mer du Nord, Atlantique et Méditerranée). À titre d'exemple, *P. violacea* obtient un score de 33 en Atlantique et de 55 en Méditerranée, ce qui ne la place pas comme une espèce prioritaire dans les eaux françaises.

Les accords ou conventions présentés ci-dessus ne constituent pas une liste exhaustive. Il existe autant de déclinaisons de ces outils juridiques à l'échelle nationale que le nombre de pays signataires. Les mesures de suivi, de recherche et de protection prescrites par ces conventions internationales dépendent du bon vouloir des États, qui décident ou non de les ratifier. De plus, ces derniers ont également leurs propres réglementations en ce qui concerne la gestion des pêches et la conservation d'espèces menacées. Malgré le caractère contraignant de la plupart de ces accords internationaux, les mesures effectives prises et mise en place sont loin des objectifs fixés et des engagements pris par les gouvernements pour atteindre un niveau d'exploitation et de protection des Chondrichthyens permettant leur viabilité sur le long terme. En effet, le risque d'extinction des Chondrichthyens augmente et le déclin de la plupart des espèces ne s'inverse pas. De plus, trop souvent encore les prises accidentelles sont considérées comme inévitables diminuant les efforts pour les éviter. Par ailleurs, la diversité des espèces menacées et les conditions socio-économiques de pays comme l'Indonésie sont des freins qui compliquent la mise en place des mesures de conservation (Dulvy *et al.*, 2021 ; Pacoureaux *et al.*, 2021).

## 1.2. Mise en place de quotas de pêche et restrictions des débarquements

La mise en place et le contrôle par les États de quotas de pêche, fondés sur des données scientifiques et sur le principe de précaution, et la restriction des débarquements sont indispensables pour les espèces de Chondrichthyens menacés. Plus précisément, pour les espèces en danger (CR et EN), la capture ainsi que les débarquements devraient être strictement interdits si cela est compatible avec les enjeux sociaux (Dulvy *et al.*, 2021).

Aujourd'hui des limites de pêche pour les espèces de Chondrichthyens exploitées et des restrictions commerciales sont de plus en plus souvent imposées (Booth *et al.*, 2018 ; Dulvy *et al.*, 2021 ; Pacoureaux *et al.*, 2021). Un rapport de la FAO (Fischer *et al.*, 2012) fait un bilan du PAI-Requins pour les 26 pays, régions et territoires les plus importants, c'est-à-dire qui participent à hauteur de 1 % au moins aux captures globales de Chondrichthyens entre 2000 et 2009. La principale mesure mise en œuvre concerne le « shark finning », qui consiste à couper les ailerons puis à rejeter les animaux encore vivant à l'eau. Plus de la moitié des pays (15 sur 26) ont mis en place des interdictions (comme aux États-Unis) de cette pratique ou des restrictions (débarquement des carcasses avec les ailerons déjà coupés ou coupe des ailerons à terre). Quelles que soient les mesures fixées des sanctions sont appliquées en cas de non-respect. De plus, presque la moitié des pays (12 sur 26), dont la France, ont adopté des quotas pour certaines espèces de requins. Ces mesures ont déjà fait preuve d'efficacité pour trois espèces de raies (*Dipturus innominatus*, *Dipturus laevis*, *Malacoraja senta*) dont l'état des populations s'est amélioré (passage au statut LC, LC et VU respectivement), sachant que les deux dernières espèces étaient menacées d'extinction. La limitation des captures a également permis la reconstitution et l'exploitation durable de plusieurs autres populations et espèces de Chondrichthyens aux États-Unis, au Canada, en Europe, en Australie et en Nouvelle-Zélande (Dulvy *et al.*, 2021).

Toutefois ces mesures restent rares au niveau national et plus encore au niveau international (Camhi *et al.*, 2007 ; Bradai *et al.*, 2018). Malgré les obligations ou les engagements de certains pays, les mises en application de ces mesures sont inadéquates (Dulvy *et al.*, 2021) et la conformité aux obligations de déclaration des captures, des débarquements et des rejets est peu respectée (Camhi *et al.*, 2007)). De plus, peu d'espèces de Chondrichthyens sont concernées par ces mesures (Fischer *et al.*, 2012 ; Bradai *et al.*, 2018), qui sont souvent inadaptées à l'état des populations, et leur application est inégale au niveau de leur aire de répartition. En effet, pour les pays en développement notamment, l'extension de ces restrictions est un véritable enjeu économique et les crises alimentaires un défi majeur (Dulvy *et al.*, 2021).

## 1.3. Diminuer la mortalité due aux captures accidentelles

Pour les espèces menacées et non menacées il est urgent de mettre en place des mesures d'atténuation des prises accidentelles. Il existe deux stratégies d'action à cette fin : éviter la capture et/ou diminuer la mortalité après capture (possibilité de s'échapper de l'engin de pêche, diminution du stress à bord afin de limiter les parturitions induites (Adams *et al.*, 2018), bonnes pratiques de manipulations et de remise à l'eau) (Swimmer *et al.*, 2020).

### 1.3.1. Augmenter la sélectivité des pêcheries

En lien avec les modèles de dynamique des populations des Chondrichthyens, il est indispensable de limiter la capture des adultes et des jeunes en capacité de se reproduire. Ceci est possible en modifiant les filets (taille des mailles notamment) et les pratiques de pêche (Dulvy et Forrest, 2009). En Australie du Sud par exemple, la taille des mailles est adaptée pour permettre aux femelles d'émissole gommée (*Mustelus antarcticus*) de s'échapper et ainsi protéger les individus reproducteurs (Stevens *et al.*, 2000). Dans la pêche à la palangre pélagique, jouer sur la profondeur de mouillage permet d'éviter la capture soit d'espèces épipélagiques soit d'espèces mésopélagiques. Le moment (de l'année et de la journée) et les emplacements de déploiement sont également des facteurs à prendre en compte pour réduire les prises accessoires (Carruthers *et al.*, 2009 ; Ferrari et Kotas, 2013). Pour *P. violacea* par exemple, on sait que les heures diurnes sont passées en eaux plus profondes en lien avec l'activité d'alimentation, (partie II, 1/2.2.), ce qui permettrait d'adapter les heures de déploiement des palangres. Il existe d'autres possibilités pour limiter les captures et la mortalité post-capture. La réduction du temps de mouillage (Salafsky *et al.*, 2008) (Carruthers *et al.*, 2009 ; Swimmer *et al.*, 2020), l'utilisation d'avançons (partie terminale plus fine du fil de pêche qui porte l'hameçon) en nylon ou monofilament et l'interdiction des filins (cordage) permettent aux individus de se dégager (en mordant le fil). L'utilisation d'hameçons circulaires, en particulier de taille 16/0 c'est-à-dire de 16 cm de l'œillet (endroit où s'accroche le fil) à la pointe (Beverly, 2006) plutôt que d'hameçons en « J » à tige droite (Figure 47) (Carruthers *et al.*, 2009). Il n'y a toutefois pas de consensus car les résultats du taux de prises accessoires varient selon les espèces concernées (Swimmer *et al.*, 2020). Il est également possible de minimiser l'utilisation d'appâts de calamars, qui entraînent des captures plus élevées de requins (Swimmer *et al.*, 2020) et essayer des appâts artificiels. Les premières études avec ce type d'appâts présentent des résultats mitigés au Pérou, en Alaska et à Hawaï (Gilman *et al.*, 2008) et nécessitent encore des essais (Swimmer *et al.*, 2020). L'ensemble de ces mesures combinées sont les plus efficaces pour réduire les prises accessoires dans la pêcherie palangrière (Swimmer *et al.*, 2020). Par ailleurs, les hameçons circulaires s'accrochent majoritairement par l'extérieur de la bouche (Ferrari et Kotas, 2013 ; Swimmer *et al.*, 2020), ce qui augmente la survie post-capture. La taille des hameçons circulaires (mesurée par la largeur minimale) influence également la sélectivité des espèces capturées, les petits requins étant plus capturés avec ce type d'hameçons qu'avec des hameçons en J. Il est donc essentiel de comprendre les vulnérabilités spécifiques de l'espèce, notamment liées à sa taille, en particulier si l'on rend obligatoire l'utilisation d'un type ou d'une taille d'hameçon spécifique (Swimmer *et al.*, 2020).



Figure 47 : illustration de différentes catégories d'hameçons utilisés dans la pêche à la palangre pélagique. D'après Piovano *et al.*, 2010.

Chez *P. violacea* l'utilisation d'hameçons circulaires, plutôt que des hameçons en J, diminue les prises accessoires de 1,4 à 4,0 fois (Piovano et al., 2008 ; Piovano et al., 2010 ; Ferrari et Kotas, 2013). De plus, la probabilité de survie après capture est deux à cinq fois plus élevée (accrochage par l'extérieur) selon une étude de Carruthers et al. (2009). Par ailleurs, la taille de l'hameçon utilisé dépend du type de pêche (industrielle ou artisanale) et des lieux (au large des côtes ou au niveau du plateau continental) de pêche. Pour les hameçons en J, qui capturent globalement des individus plus gros que ceux circulaires (Ferrari et Kotas, 2013), plus l'hameçon est gros plus le taux de capture de *P. violacea* est faible (Piovano et al., 2010). Une explication possible est liée à la relation entre la taille de l'ouverture buccale et la taille et la forme de l'hameçon. Alors que les hameçons en J capturent potentiellement des individus adultes matures dont il faut limiter les captures afin d'éviter les parturitions induites, la taille des individus capturés par les hameçons circulaires indique que ce sont de jeunes individus tout juste matures sexuellement (Ferrari et Kotas, 2013). Des données supplémentaires sont donc requises afin de savoir si les hameçons circulaires sont nocifs pour le cycle de reproduction de l'espèce. D'autre part, la taille des appâts n'influence pas le taux de capture de *P. violacea* (Piovano et al., 2010), tandis que les attracteurs artificiels comme les bâtons lumineux sont susceptibles de les attirer (Ribeiro-Prado et Amorim, 2008). Ceci peut être relié à l'écologie sensorielle de cette espèce, qui utilise la vision de façon significative dans l'alimentation pour repérer ses proies, et pourrait être mis à profit pour la repousser loin des engins de pêche (voir B/2.).

En ce qui concerne la senne coulissante, interdire ou limiter (seuil de dix tonnes de thon présents) l'utilisation des DCP et le nombre total déployé permet de diminuer considérablement les prises accessoires de Chondrichthyens. Des recherches sont en cours pour modifier les DCP avec des matériaux biodégradables et qui ne s'emmêlent pas afin de réduire l'impact environnemental et la mortalité des espèces. Il faut également s'assurer que tous les dispositifs sont identifiés et développer des plans de gestion des DCP, au niveau national et international, pour récupérer ces dispositifs une fois déployés. L'utilisation d'appâts pour attirer les requins loin des DCP avant leur mise à l'eau peut être efficace, mais cette méthode présente possiblement des inconvénients avec des répercussions comportementales sur les espèces et des perturbations des communautés animales (Swimmer et al., 2020).

### 1.3.2. Diminuer le taux de parturitions induites

La parturition induite est probablement causée par le stress. Une première étape passe par l'information et l'éducation des acteurs de la pêche et du public afin de sensibiliser et d'influencer les comportements en apportant une compréhension et l'acquisition de compétences générales sur les espèces et les services rendus par les écosystèmes marins (Salafsky et al., 2008). Pour les espèces venimeuses, comme *P. violacea*, l'information des pêcheurs permet de diminuer les mutilations physiques lors des manipulations et de la remise à l'eau, contribuant à la réduction du stress (Santhanam, 2017). De plus, l'étude de la fréquence des parturitions induites selon la saison permettrait de prendre en compte la périodicité de la reproduction, pour les espèces saisonnières, dans la gestion des pêches et d'adapter la période de fermeture de certaines zones critiques identifiées. La faible fécondité de la plupart des Chondrichthyens (Dulvy et Forrest, 2009), amène à cibler la protection des adultes en taille de se reproduire afin de permettre aux femelles gestantes de mettre bas à terme, permettant ainsi un renouvellement des populations (Adams et al., 2018).

### 1.3.3. Repousser les espèces non ciblées

Comme vu dans la partie précédente (partie III, I/A/4.), les champs électriques et magnétiques anthropiques peuvent perturber l'électroréception des Chondrichthyens. Cette menace peut également être considérée comme un atout si l'on souhaite dissuader les individus de s'approcher des filets de pêche afin de réduire les captures accidentelles. Certains types de métaux créent des champs électriques potentiellement aversifs afin de repousser les requins. À ce jour leur effet est mitigé et semble inconstant. Une autre méthode de répulsion repose sur des aimants permanents et puissants, qui produisent un champ électrique alternatif par leur mise en mouvement par les courants océaniques, utilisés comme source de stimuli aversifs. Ces aimants peuvent être fixés à des filets et aux hameçons afin de limiter les interactions entre ces prédateurs pélagiques et les activités de pêche ou les filets de plage (protection des nageurs). Leur efficacité pour diminuer les captures accidentelles a été montrée chez au moins dix espèces d'Élasmobranches (O'Connell *et al.*, 2010 ; O'Connell *et al.*, 2011a ; O'Connell *et al.*, 2011b ; O'Connell *et al.*, 2014a ; O'Connell *et al.*, 2014b ; O'Connell *et al.*, 2014c ; O'Connell *et al.*, 2015). Toutefois, comme mentionné en première partie (partie I, II/B/3.2.), l'incertitude des mécanismes utilisés pour la perception de ces champs par les Chondrichthyens pourrait limiter l'efficacité des moyens répulsifs déployés.

En outre, la réduction des prises accessoires est également bénéfique pour les pêcheurs avec une augmentation des prises d'espèces ciblées, un gain de temps et d'argent (appâts non consommés par des espèces non ciblées) et une sécurité de l'équipage plus grande par limitation des interactions avec des espèces potentiellement dangereuses comme *P. violacea* (Somvanshi *et al.*, 2009 ; Piovano *et al.*, 2010).

Les mesures de conservation idéales concernant la gestion des pêches devraient ainsi recenser l'ensemble des prises débarquées pour chaque espèce, interdire le débarquement d'espèces menacées et limiter au maximum les prises accidentelles ainsi que le développement d'un commerce de sous-produits pour les autres espèces. Ceci nécessite une identification précise de chaque espèce, une augmentation significative de la surveillance des prises et la mise en place de sanctions par les États en cas de non-respect des obligations réglementaires, et de plus amples recherches afin d'améliorer la sélectivité des engins de pêche (Last *et al.*, 2016a ; Dulvy *et al.*, 2021).

### 1.4. Les aires marines protégées

Les aires marines protégées (AMP) établies par les gouvernements nationaux en vertu d'engagements internationaux (O'Leary *et al.*, 2012) permettent de protéger et de réhabiliter des écosystèmes côtiers et marins ainsi qu'une biodiversité et des populations viables, fonctionnels et résilients en gérant les activités humaines qui s'y tiennent (Roberts *et al.*, 2017). Pour être efficaces, les AMP doivent contenir les habitats essentiels pour le cycle de vie des espèces, comme des aires de reproduction et de repos riches en ressources (Adams *et al.*, 2018). Lorsqu'elles sont suffisamment protégées elles fournissent une zone refuge pour les espèces animales sur une fraction significative de leur aire de répartition (Dulvy *et al.*, 2021). Elles visent aussi à renouveler les stocks de poissons pêchés en constituant une source de juvéniles, notamment pour les espèces pour qui la parturition induite par la capture est fréquente, qui pourront recoloniser le reste des mers et océans du globe dont les zones de

pêche (Roberts *et al.*, 2017 ; Adams *et al.*, 2018). De plus, l'augmentation de la taille des populations favorise la diversité génétique, deux facteurs qui améliorent l'adaptabilité et la résilience des espèces (Roberts *et al.*, 2017).

D'après la CDB, 10 % des eaux nationales aurait du être protégées en 2020 par chaque État signataire (CDB, 2010) et 30 % devrait être protégé d'ici 2030 pour atteindre les objectifs de conservation fixés, à savoir la protection des écosystèmes marins sur le long terme (Roberts *et al.*, 2017). De nos jours, entre 5 et 8 % des eaux mondiales sont protégées, selon que l'on considère les AMP effectives ou les AMP définies légalement (Plateforme Océan Climat, 2019). En effet, entre l'annonce de création de l'AMP et sa mise en place opérationnelle effective les délais sont parfois longs. Il existe quatre types d'AMP selon le niveau de protection et les activités humaines autorisées en leur sein, de protection maximale à protection minimale en passant par la protection haute et légère. Toutefois, seuls les niveaux de protection maximal (aucune exploitation permise) et haut (pêches limitées et de faible impact), qualifiés de « réserves marines » (Roberts *et al.*, 2017), permettraient de réels bénéfices écologiques, économiques et sociaux. « Les réserves marines limitent les facteurs de stress anthropiques directs, permettant ainsi aux espèces de retrouver leur abondance, leur biomasse, leur diversité, leur structure d'âge et leur productivité et aux habitats de retrouver leur complexité » (Roberts *et al.*, 2017). Or à titre d'exemple, sur les 20 % de la Zone Économique Exclusive (ZEE) française qui sont protégés, moins de 1 % à un statut de protection considéré comme bénéfique (Plateforme Océan Climat, 2019). À l'échelle mondiale en 2015, seulement 1,6 % des océans bénéficient d'une protection totale ou forte (Roberts *et al.*, 2017). Ainsi, les bénéfices des AMP sont fortement dépendants de l'efficacité de leur mise en œuvre et de leur gestion (Roberts *et al.*, 2017).

De plus, aujourd'hui la plupart des AMP s'étendent dans les limites des juridictions nationales. Compte-tenu de la distribution des espèces, une planification spatiale des AMP à l'échelle internationale est nécessaire pour établir un réseau structuré, cohérent et de grande taille (maintien des processus écologiques, connectivité des populations) (Roberts *et al.*, 2017). En Indonésie par exemple, la taille moyenne des aires protégées est seulement de 500 kilomètres carré (km<sup>2</sup>) pour des espèces qui présentent des aires de distribution de plusieurs centaines de milliers de kilomètres (Booth *et al.*, 2018). Par ailleurs, dans le cadre du Programme pour les mers régionales du PNUE, la convention pour la protection du milieu marin de l'Atlantique du Nord-Est ou convention Oslo/Paris (OSPAR pour OSlo/PARis) a défini un objectif de cohérence écologique. Celui-ci inclut la nécessité pour le réseau d'AMP de représenter tous les types d'espèces et d'habitats et de présenter une connectivité (O'Leary *et al.*, 2012). Cet objectif est cependant loin d'être atteint avec seulement 3,15 % de l'aire maritime totale OSPAR appartenant à des AMP. Ceci entraîne une sous-représentation de certains habitats comme la plaine abyssale.

De plus, le principe de précaution est de mise pour protéger des espèces et des écosystèmes sur lesquels les données sont limitées.

Enfin, la gestion de l'eau est également un aspect des AMP à prendre en considération car elle permet de gérer la pollution et de restaurer des habitats et des processus naturels afin de retrouver une fonctionnalité des écosystèmes.

Les AMP constituent donc un moyen important de protection, qui doit s'accompagner de mesures complémentaires, comme la régulation des pêcheries dans les 70 à 90 % des océans encore soumis aux efforts de pêche (Roberts *et al.*, 2017).

## 2. La sécurité alimentaire mondiale, un facteur majeur en faveur de la protection des Chondrichthyens

La menace qui pèse sur la sécurité alimentaire de nombreux pays à faibles revenus et en développement des régions tropicales (particulièrement l'archipel Indonésien), dont beaucoup pratiquent la pêche des Chondrichthyens, est préoccupante. La mise en œuvre et l'application de mesures de protection strictes est difficile car ces communautés de pêcheurs dépendent de ce commerce pour leur survie. Un compromis possible est la transition vers des moyens de subsistance plus durables basés sur de nouvelles approches de gestion des pêches (Dulvy *et al.*, 2021 ; Pacoureau *et al.*, 2021) et le développement d'« Activités Alternatives Génératrices de Revenus » (AAGR) (Clément *et al.*, 2010). Par exemple, comme mentionné au paragraphe précédent, la création de réserves marines permet au bout de plusieurs années le renouvellement des populations des espèces pêchées en dehors des zones protégées. De plus, la création de petites réserves par les populations locales permet de gérer durablement leurs ressources naturelles tout en assurant leur alimentation. Elles contribuent également aux efforts de conservation et à l'atténuation du changement climatique qui menace indirectement leurs ressources (Roberts *et al.*, 2017). Par ailleurs, le développement de l'écotourisme autour des raies et des requins représente une source de revenus non négligeable pour certaines régions comme la Polynésie Française, l'Australie, les Maldives, les îles Caïmans (Newsome *et al.*, 2004 ; Gaspar *et al.*, 2008 ; Stevens, 2012). Cette activité peut être une mesure efficace de protection de ces espèces si elle est réglementée et contrôlée afin de la rendre durable en termes de santé animale et de sécurité humaine. Enfin, la mise en place de cultures alternatives comme l'aquaculture (poissons) ou l'ostréiculture (huitres) peuvent permettre de réduire les pressions de pêche exercées sur ces espèces (Clément *et al.*, 2010). Ainsi il est possible de protéger les espèces de Chondrichthyens exploitées tout en assurant la sécurité alimentaire (Dulvy *et al.*, 2021 ; Pacoureau *et al.*, 2021).

## 3. *Pteroplatytrygon violacea*, une espèce non protégée

Le statut de conservation de *P. violacea* au niveau de la liste rouge des espèces menacées est de « préoccupation mineure » à l'échelle mondiale, Européenne et nationale (UICN, 2022). De plus, elle n'apparaît pas ni dans les annexes de la CITES (CITES, 2022) ni dans celles de la CMS (CMS, 2020b). Toutefois, comme souligné dans les parties précédentes, la pauvreté des données sur son cycle de vie, avec un potentiel de reproduction faible (en considérant une reproduction par an avec moins de dix jeunes), et son augmentation dans les captures accidentelles couplée à un taux de survie des adultes probablement faible et à des avortements (embryons ou juvéniles prématurés) ne nous permettent pas de connaître avec précision l'impact des pêches sur ses populations. Un meilleur contrôle des rejets et des débarquements ainsi que des recherches plus poussées, notamment sur l'occurrence et les causes de parturition induites, sont nécessaires afin de comprendre les conséquences liées à cette perte du potentiel reproducteur, d'évaluer la taille des populations et mettre en place des mesures de gestion adaptées (Forselledo *et al.*, 2008 ; Veras *et al.*, 2014b ; Adams *et al.*,

2018). Pour le moment il faut être prudent dans l'évaluation de son statut et appliquer le principe de précaution qui consiste notamment à considérer tous les événements de parturition induite comme des avortements, c'est-à-dire avec une mortalité de 100 % des embryons et des juvéniles (Adams et al., 2018).

Ainsi à travers les différentes mesures de conservation en place ou celles qu'il faudrait implémenter, on comprend la complexité et les difficultés de protection des Chondrichthyens. Outre les connaissances à acquérir pour la plupart des espèces et les évaluations requises en termes d'écologie, d'état des populations et des impacts réels des menaces anthropiques, une coopération internationale est nécessaire pour une gestion durable des espèces menacées et pour prévenir le déclin d'espèces déjà fortement impactées par les captures accidentelles. Les scientifiques, les décideurs politiques et les gestionnaires doivent s'accorder afin d'obtenir une cohérence de protection.

## B/ Les perspectives de recherche afin d'améliorer les moyens de protection et de conservation de Chondrichthyens

### 1. Retracer l'histoire de vie à partir de l'étude de la minéralisation vertébrale

Les vertèbres semblent se développer tout le long de la vie chez les Chondrichthyens (Santhanam, 2017) avec toutefois un possible arrêt du développement chez les individus âgés (SeaWorld Parks and Entertainment, 2022). Cette caractéristique permet l'utilisation du centre vertébral (Figure 48) pour estimer l'âge d'un individu, en dénombrant les anneaux vertébraux de croissance déposés annuellement (Goldman, 2005 ; Smith *et al.*, 2013 ; Santhanam, 2017). Les bandes de croissance sont généralement déposées de manière saisonnière en corrélation avec la température de l'eau, ce qui limite par ailleurs les espèces et les habitats étudiés, et en lien avec le taux de croissance (Goldman, 2005 ; Smith *et al.*, 2013 ; Santhanam, 2017). En effet, dans les eaux tempérées, les bandes larges représentent une croissance plus rapide en été alors que les bandes étroites traduisent une croissance plus faible en hiver (Goldman, 2005). L'obtention d'informations précises et exactes sur l'âge sont essentielles pour estimer la longévité des individus, leur taux de croissance et inférer des taux de mortalité. Ces éléments peuvent être pris en compte dans l'évaluation des stocks et donc dans la gestion des pêches. Toutefois, en cas d'erreur dans l'estimation de ces paramètres, qui conditionnent les dynamiques des populations et l'exploitation durable possible, les conséquences comme la surexploitation des stocks peuvent menacer la viabilité des populations. Les limites de cette méthode sont nombreuses car le motif des bandes de croissance et leur périodicité de dépôt peuvent être influencés par la physiologie de l'animal et du taxon (modèle de minéralisation vertébrale variable) et les conditions environnementales (température de l'eau, photopériode). De plus, peu d'études ont validé l'âge absolu par l'utilisation de cette méthode (Goldman, 2005).

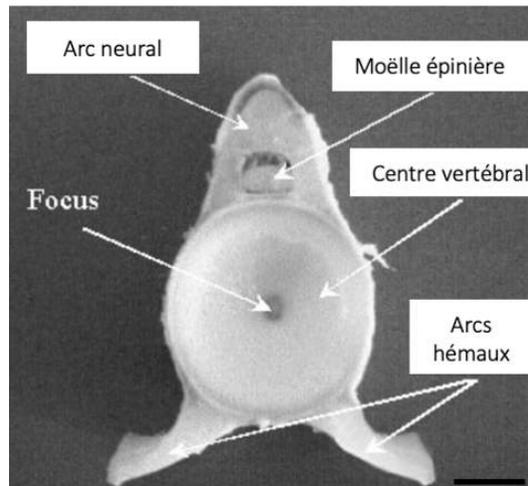


Figure 48 : photographie de l'anatomie d'une vertèbre d'Élasmobranchie. On observe les arcs hémaux (en bas) et neural (en haut), la moëlle épinière et le centre vertébral. Le focus est le point vertébral à partir duquel on dénombre les anneaux vertébraux déposés annuellement. Échelle : 2 cm. D'après Goldman, 2005.

De surcroît, la composition vertébrale permet de retracer l'histoire environnementale d'un individu à partir des éléments métalliques mineurs et traces qu'il incorpore au cours de sa vie, via l'alimentation et la respiration. Ces éléments pourraient permettre d'identifier l'origine géographique des individus, étudier les schémas de déplacements, la structure et l'utilisation de l'habitat des populations d'Élasmobranches et ainsi aider dans la mise en place d'une gestion efficace afin de protéger ces espèces. Cependant, la complexité du phénomène d'incorporation et de sa régulation, dépendant de la température du milieu, de la physiologie et du métabolisme de l'animal, et de son taux de croissance, rend difficile l'interprétation et la compréhension de la relation entre la chimie vertébrale et les conditions environnementales. C'est pourquoi il est important de combiner les outils (analyse de plusieurs marqueurs élémentaires, analyses moléculaires, mesures de la masse vertébrale, composition isotopique stable des composés) afin de fournir des informations exactes et précises (Smith *et al.*, 2013).

Ainsi, la confirmation de la fiabilité des méthodes d'analyse de la minéralisation vertébrale et de l'exactitude des informations tirées est prometteuse pour obtenir des données écologiques et de dynamiques des populations. L'étude des vertèbres permettrait aussi d'évaluer les impacts du changement climatique, notamment l'augmentation de température des eaux, et d'analyser comment les différentes espèces répondent à ces modifications environnementales.

## 2. Améliorer nos connaissances sur les systèmes sensoriels pour comprendre et diminuer l'impact de nos activités anthropiques

La connaissance des capacités et de la physiologie sensorielles est utile pour réduire les prises accessoires en développant des méthodes répulsives et pour limiter la mortalité à bord des navires (Lyons *et al.*, 2019). La compréhension des conséquences fonctionnelles des différences de morphologie du système électrosensoriel pourrait être exploitée afin d'améliorer les systèmes de répulsion actuels à base de métaux et d'aimants et pour en inventer de nouveaux artificiels (Jordan *et al.*, 2009a ; Jordan *et al.*, 2009b).

Le système visuel est une modalité sensorielle importante dans l'utilisation de l'habitat pour les espèces d'Élasmobranches. La plupart des Batoïdes possèdent plusieurs types de cônes qui attestent de leur capacité physiologique à percevoir les couleurs. Seuls les tests comportementaux pourront toutefois attester d'une véritable vision polychromatique chez ces espèces (Bedore *et al.*, 2013). Cette dernière, une fois sa signification fonctionnelle comprise, pourrait être utilisée afin de limiter les interactions avec les engins de pêche. Chez le grand requin blanc (*Carcharodon carcharias*) par exemple, il a été montré qu'une barrière visuelle est suffisante pour le dissuader d'accéder à une zone (O'Connell *et al.*, 2014a). L'utilisation de couleurs spécifiques, selon leur perception par les différentes espèces, pourraient renforcer l'effet répulsif des techniques développées et nécessite de plus amples recherches. De plus, étudier l'implication relative de la vision et de l'électroréception, selon l'habitat, permettrait d'adapter et d'augmenter l'efficacité des moyens de dissuasion implémentés. Dans les habitats côtiers avec une eau trouble, l'électroréception prend le dessus sur la vision chez le requin citron (*Negaprion brevirostris*). Ces informations orientent la gestion vers la mise en place d'aimants permanents répulsifs plutôt que vers des filets de plage (évitement basé sur la vision) (O'Connell *et al.*, 2014b). Ainsi, la conjonction de moyens répulsifs basés sur les sens pourrait être pertinente pour diminuer les prises accidentelles. Cependant, les recherches actuelles sont limitées dans ce domaine et nécessitent une bonne connaissance de l'écologie et de la biologie des espèces (Swimmer *et al.*, 2020). Le fonctionnement du système électrosensoriel et les modalités de détection des champs électriques et magnétiques doivent encore être explorés afin de comprendre l'impact des champs anthropiques et de développer des méthodes répulsives efficaces mais non néfastes pour les Chondrichthyens (Newton *et al.*, 2019). Les réponses devraient être étudiées pour plusieurs espèces, âge et états physiologiques en croisant les domaines de recherche de la biologie, physique et chimie des océans (Newton *et al.*, 2019).

Par ailleurs, l'identification des indices utilisés pour détecter les proies et les discriminer (taille, espèce) sont manquantes. Ces informations permettraient de comprendre les caractéristiques des stimuli détectés et les réponses engendrées afin d'adapter le type d'appâts et de mettre en place des moyens de dissuasion efficaces pour empêcher l'accès aux hameçons et à certaines zones d'aquaculture (Lyons *et al.*, 2019).

Ainsi, la compréhension de la physiologie sensorielle est cruciale dans la conservation des Chondrichthyens pour comprendre comment les activités anthropiques et leurs conséquences (réchauffement climatique par exemple) sont susceptibles d'impacter certaines fonctions vitales, pour les individus (alimentation) et pour les populations (reproduction) (Lyons *et al.*, 2019).

### 3. Enjeux des études liées à l'écologie du mouvement

La compréhension des facteurs physiologiques et écologiques qui influencent la navigation permettrait de comprendre l'utilisation et la sélection de l'habitat (Lyons *et al.*, 2019). Ces informations peuvent diminuer la probabilité de prises accessoires en déployant les engins de pêche à des profondeurs, des moments de la journée et des durées limitant le chevauchement entre les habitats d'alimentation des différentes espèces (Weidner, 2014 ; Swimmer *et al.*, 2020). Chez *P. violacea*, le rôle de la température de l'eau reste à confirmer dans les schémas de déplacements journaliers mais également dans les migrations. Toutefois,

les profondeurs de ses mouvements verticaux quotidiens chevauchent celles des espèces cibles (espadon notamment) rendant fortement improbable une modification des profondeurs de déploiement des engins de pêche à la palangre pélagique (Weidner, 2014). Dans ce cadre, jouer sur la sélectivité des engins serait plus prometteur.

De plus, pour comprendre les mouvements des espèces, il est de plus en plus simple de poser sur les animaux de balises satellites permettant d'enregistrer des données comme l'intensité lumineuse, en plus des températures de l'eau et de la profondeur. Ces méthodes permettront notamment de comprendre les impacts des cycles lunaires et saisonniers. Chez *P. violacea* le rôle indirect des cycles lunaires sur les ressources alimentaires est connu en Inde mais une influence directe reste à explorer. Ces informations pourraient être utiles pour lier les schémas de déplacement aux aspects biophysiques de l'environnement, et de jouer dessus pour diminuer les captures accidentelles. Par ailleurs, les données de suivi des espèces peuvent-être utilisées dans l'identification de zones clés (mise-bas, croissance) à certaines périodes de l'année. Ces zones pourraient alors faire l'objet d'AMP ou de restrictions de la pêche (Hays et al, 2016), par la mise en place de fermetures saisonnières et/ou spatiales.

#### 4. Intégrer les résultats de l'écophysiologie dans les stratégies de conservation

Loin des préoccupations actuelles des gestionnaires, les informations issues de l'écophysiologie pourraient cependant être de précieux outils pour la gestion et la conservation des Chondrichthyens. La compréhension des mécanismes impliqués dans les réponses des organismes aux stress anthropiques permettrait d'anticiper les réactions des espèces face aux changements environnementaux. Par exemple, la connaissance du taux métabolique des espèces améliorerait notre compréhension de leurs traits d'histoire de vie et donc de leur sensibilité intrinsèque à la pêche, permettant la mise en place de mesures immédiates et adéquates de gestion des populations. De plus, le taux métabolique est lié aux taux de croissance individuels et démographiques, il est donc corrélé au risque d'extinction et à la résilience des espèces face aux pressions de pêche. Ainsi, ce paramètre physiologique permet de relier trois disciplines : la physiologie, l'écologie et la conservation. De même, la prise en compte des optima thermiques et des limites physiologiques des Chondrichthyens est indispensable pour comprendre et anticiper les réponses des organismes qui auront lieu face au changement climatique. Nos connaissances sur les organismes et les écosystèmes actuels permettraient de visualiser les distributions spécifiques futures et d'anticiper les zones clés à protéger (Lyons et al., 2019).

#### 5. D'une gestion spécifique vers une gestion écosystémique

La surveillance et les efforts de gestion des pêches se concentrent aujourd'hui majoritairement sur les espèces d'importance commerciales et sur celles menacées (Cheung *et al.*, 2005 ; Dulvy *et al.*, 2014 ; Da Silva *et al.*, 2015 ; Booth *et al.*, 2018 ; Bradai *et al.*, 2018). De plus, ils sont focalisés sur des habitats et des lieux critiques définis par leur importance pour la réalisation des étapes du cycle de vie (Booth *et al.*, 2018) ou pour la vulnérabilité des espèces qui s'y trouvent (Cheung *et al.*, 2005). Le développement d'indicateurs, comme l'indice de vulnérabilité intrinsèque basé sur les traits d'histoire de vie, permettent de prendre de plus en plus en compte les espèces vulnérables dans les modèles économiques et politiques de gestion (Cheung *et al.*, 2005 ; Cheung *et al.*, 2007).

Toutefois, cette gestion de la pêche espèce par espèce s'avère peu efficace et peu pertinente car elle ne prend pas en compte les autres éléments de l'environnement (ressources, prédateurs de l'espèce) et leur dynamique. La pêche n'étant pas le seul facteur agissant sur les populations, de nouveaux modèles de dynamiques des populations des Chondrichthyens sont nécessaires pour permettre une gestion durable des pêches basée sur des approches écosystémiques. Ces modèles nécessitent de nombreux paramètres (interactions biologiques, transfert et consommation d'énergie, production des différents niveaux trophiques de l'écosystème) pour évaluer et prédire les impacts de la surpêche et du changement climatique sur le milieu marin. Par conséquent, une compréhension approfondie de l'écologie, notamment de la composition du régime alimentaire des prédateurs pêchés (Varghese *et al.*, 2014), et des traits d'histoire de vie fondamentaux est une condition préalable nécessaire pour développer ces modèles (Da Silva *et al.*, 2015).

Par ailleurs se pose la question des critères de protection des espèces. De nos jours les critères de protection des espèces se basent sur leur rareté (ou degré de menace et risque d'extinction) (Pacoureaux *et al.*, 2021), l'étendue de leur aire de répartition, leur importance et valeur biologique et écologique ainsi que sur la faisabilité et le coût des mesures de protection à mettre en place (Dulvy *et al.*, 2014). La diversité phylogénétique, reflet du patrimoine historique transmis au cours de l'évolution, devrait cependant être considérée après la prise en compte des paramètres cités précédemment. L'importance de la classification et du temps d'évolution d'une espèce devraient être mis au service de la protection de la diversité des espèces car une proximité écologique n'est pas toujours synonyme d'une proximité historique. Une fois les actions de conservation immédiates nécessaires implémentées et guidées par l'indice de la liste rouge de l'UICN, les actions préventives de protection devraient être guidées par la phylogénie (Guillaume Lecointre, communication personnelle).

La poursuite de la recherche est indispensable mais non suffisante si les résultats ne sont pas pris en compte par les décideurs politiques et traduit par des actions directes de conservation sur le terrain (Hays *et al.*, 2016). Les gouvernements doivent prioriser leurs actions sur les espèces menacées tout en assurant la gestion durable des autres espèces et renforcer les sanctions en cas de non-respect des réglementations nationales et internationales.



## CONCLUSION

Les stratégies d'histoire de vie des Chondrichthyens leurs ont permis de survivre et de s'adapter à des conditions environnementales changeantes depuis des millions d'années. Ces espèces marines sont cependant menacées par les changements environnementaux et les activités anthropiques. Cette thèse avait pour objectif de comprendre en quoi les caractéristiques morpho-anatomiques et l'histoire de vie d'une espèce permettent d'appréhender la dynamique de ses populations et son statut de conservation, en prenant l'exemple de la raie pastenague violette *Pteroplatytrygon violacea*, seule espèce pélagique au sein de la famille des Dasyatidés.

Les raies possèdent des adaptations morpho-anatomiques spécifiques, dont leur système électrosensoriel, permettant l'orientation et la navigation. La locomotion est adaptée aux déplacements sur de longues distances à faible vitesse, afin de localiser des proies mobiles vivant dans la colonne d'eau. Ses traits d'histoire de vie, avec une stratégie démographique intermédiaire dans le gradient lent-rapide, lui confèrent une bonne adaptation au milieu pélagique mais une haute vulnérabilité à la pêche et sont à l'origine d'une faible résilience de ses populations.

Malgré ces connaissances anatomiques et physiologiques, la biologie des populations de raies reste très peu connue. La température de l'eau semble être le facteur majeur conditionnant la présence de *P. violacea* et ses mouvements migratoires, notamment en lien avec la reproduction. Cependant, son abondance et l'évolution de ses populations ne sont pas renseignés, appelant à la prudence quant à son statut de conservation actuellement de « préoccupation mineure » selon l'IUCN. Cette espèce est, comme presque la totalité des Chondrichthyens, victime de la surexploitation. Les prises accidentelles dans les palangres pélagiques, à l'origine d'avortements et de mutilations des individus, provoquent une mortalité non quantifiée avec des répercussions inconnues sur le long terme.

Des mesures de conservation adaptées sont cependant disponibles. Dans le cas des raies, l'augmentation de la sélectivité des pêcheries est possible par une adaptation des hameçons, des durées, des lieux et des périodes de déploiement des engins de pêche. L'éducation et la sensibilisation permettent en outre d'améliorer les pratiques de manipulation et de remise à l'eau afin de favoriser la survie des individus relâchés. Il faut également axer les recherches sur la compréhension de l'écophysiologie sensorielle des espèces de Chondrichthyens afin de créer des systèmes répulsifs adéquats, tout en limitant les répercussions néfastes sur les fonctions vitales de leur cycle de vie. Les aires marines protégées sont un moyen d'avoir une gestion cohérente de ces espèces hautement migratrices à l'échelle internationale. Toutefois, malgré les outils pratiques et juridiques développés, les dispositions effectives prises par les gouvernements sont incomplètes. Des sanctions en cas de non-respect des obligations de débarquements et de quotas devraient être appliquées afin de sauver les espèces en danger et menacées d'extinction. Si nous ne faisons rien, la poursuite du déclin et la disparition des espèces de Chondrichthyens auront des conséquences écologiques, économiques et sociales.







## Bibliographie

Adams K.R., Fetterplace L.C., Davis A.R., Taylor M.D. et Knott N.A. (2018). Sharks, rays and abortion : The prevalence of capture-induced parturition in elasmobranchs [en ligne]. *Biological Conservation*, 217, pp. 11–27. Disponible sur : <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.10.010> [consulté le 23 octobre 2021].

Akhilesh K.V., Manjebrayakath H., Ganga U., Bineesh K.K. et Shanis C.P.R. (2008). Morphometric characteristics of the pelagic stingray *Pteroplatytrygon violacea* (Bonaparte, 1832) caught off Cochin, south-west coast of India [en ligne]. *Journal of the Marine Biological Association of India*, 50(2), pp. 235-237. Disponible sur : [http://eprints.cmfri.org.in/2161/1/Akhilesh\\_235-237.pdf](http://eprints.cmfri.org.in/2161/1/Akhilesh_235-237.pdf) [consulté le 23 octobre 2021].

Alanazi S.A., Turki A., Ahmad I.A.A., Adnan A.K. et Saeed A. (2015). Ultrastructure Organization of Collagen Fibrils and Proteoglycans of Stingray and Shark Corneal Stroma [en ligne]. *Journal of Ophthalmology*, 2015, pp. 1–11. Disponible sur : <https://doi.org/10.1155/2015/686914> [consulté le 23 octobre 2021].

Allen L.G., Pondella D.J. et Horn M.H. (2006). *The Ecology of Marine Fishes: California and Adjacent Waters* [en ligne]. Berkeley et Los Angeles, Californie : University of California Press, 660 p. Disponible sur : [https://books.google.fr/books?id=XQMmDQAAQBAJ&printsec=frontcover&hl=fr&source=gb\\_s\\_ge\\_summary\\_r&cad=0#v=onepage&q&f=false](https://books.google.fr/books?id=XQMmDQAAQBAJ&printsec=frontcover&hl=fr&source=gb_s_ge_summary_r&cad=0#v=onepage&q&f=false) [consulté le 23 octobre 2021].

Antonenko D.V., Balanov A.A., Matveichuk S.P. et Blishak N.M. (2015). Record of rare for waters of Russia pelagic stingray *Pteroplatytrygon violacea* (Dasyatidae) in the south Kuril region [en ligne]. *Journal of Ichthyology*, 55(6), pp. 911-913. Disponible sur : <https://doi.org/10.1134/S0032945215050021> [consulté le 23 octobre 2021].

AquaMaps (2019). *Computer generated distribution maps for Pteroplatytrygon violacea (Pelagic stingray), with modelled year 2050 native range map based on IPCC RCP 8.5 emissions scenario* [en ligne]. URL : [https://www.aquamaps.org/receive.php?type\\_of\\_map=regular](https://www.aquamaps.org/receive.php?type_of_map=regular) [consulté le 23 octobre 2021].

Aquaportail (2022). *Espèce fourragère : définition, explications* [en ligne]. URL : <https://www.aquaportail.com/definition-5778-espece-fourragere.html> [consulté le 25 octobre 2022]

Arratia G. et Schultze H.P. (1991). Palatoquadrate and its ossifications : Development and homology within osteichthyans [en ligne]. *Journal of Morphology*, 208(1), pp. 1–81. Disponible sur : <https://doi.org/10.1002/jmor.1052080102> [consulté le 23 octobre 2021].

Báez J., Crespo G., García-Barcelona S., Ortiz De Urbina J. et Macías D. (2016). Understanding pelagic stingray (*Pteroplatytrygon violacea*) by-catch by Spanish longliners in the Mediterranean Sea [en ligne]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 96(7), pp. 1387–1394. Disponible sur : <https://doi.org/10.1017/S0025315415001253> [consulté le 23 octobre 2021].

Bedore C.N., Loew E.R., Frank T.M., Hueter R.E., McComb D.M. et Kajiura S.M. (2013). A physiological analysis of color vision in batoid elasmobranchs [en ligne]. *Journal of Comparative Physiology A*, 199(12), pp. 1129–1141. Disponible sur : <https://doi.org/10.1007/s00359-013-0855-1> [consulté le 23 octobre 2021].

Bedore C.N., Harris L.L. et Kajiura S.M. (2014). Behavioral responses of batoid elasmobranchs to prey-simulating electric fields are correlated to peripheral sensory morphology and ecology [en ligne]. *Zoology*, 117(2), pp. 95–103. Disponible sur : <https://doi.org/10.1016/j.zool.2013.09.002> [consulté le 23 octobre 2021].

Beverly S. (2006). Les hameçons utilisés pour la pêche à la palangre [en ligne]. *Lettre d'information sur les pêches*, 117, pp. 45-48. Disponible sur : [https://www.opalesurcasting.net/IMG/pdf/beverly\\_f\\_117.pdf](https://www.opalesurcasting.net/IMG/pdf/beverly_f_117.pdf) [consulté le 7 novembre 2022].

Blackburn D.G. (1992). Convergent Evolution of Viviparity, Matrotrophy, and Specializations for Fetal Nutrition in Reptiles and Other Vertebrates *American* [en ligne]. *Zoologist*, 32(2), pp. 313–321. Disponible sur : <https://doi.org/10.1093/icb/32.2.313> [consulté le 23 octobre 2021].

Booth H. et al. (2018). *Shark and ray conservation and management in Indonesia: Status and strategic priorities 2018-2023* [en ligne]. Bogor, Indonesia : Wildlife Conservation Society, 73 p. Disponible sur : <https://www.researchgate.net/publication/341119663> Shark and ray conservation and management in Indonesia Status and strategic priorities 2018-2023 [consulté le 7 novembre 2022].

Bordenave V. (2018). *Alerte aux raies venimeuses sur les côtes françaises de Méditerranée* [en ligne]. URL : <https://www.lefigaro.fr/sciences/2018/08/09/01008-20180809ARTFIG00191-alerte-aux-raies-venimeuses-sur-les-cotes-francaises-de-mediterranee.php> [consulté le 13 août 2022].

Bradai M.N., Saidi B. et Enajjar, S. (2018). Overview on Mediterranean Shark's Fisheries: Impact on the Biodiversity [en ligne]. *Marine Ecology - Biotic and Abiotic Interactions*, pp. 1-20. Disponible sur : <https://doi.org/10.5772/intechopen.74923> [consulté le 4 novembre 2022].

Branstetter S. et McEachran J.D. (1983). A First Record of the Bigeye Thresher, *Alopias superciliosus*, the Blue Shark, *Prionace glauca*, and the Pelagic Stingray, *Dasyatis violacea*, from the Gulf of Mexico [en ligne]. *Northeast Gulf Science*, 6(1), pp. 59-61. Disponible sur : <https://doi.org/10.18785/negs.0601.07> [consulté le 23 octobre 2021].

Bucking C. (2015). Feeding and Digestion in Elasmobranchs: Tying Diet and Physiology Together [en ligne]. *Fish Physiology*, 34(B), pp. 347–394. Disponible sur : <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801286-4.00006-X> [consulté le 23 octobre 2021].

Camhi M.D., Valenti S. V., Fordham S. V., Fowler S. L. et Gibson C. (2007). *The Conservation Status of Pelagic Sharks and Rays. Report of the IUCN Shark Specialist Group Pelagic Shark Red List Workshop* [en ligne]. Tubney House, UK : University of Oxford, 92 p. Disponible sur : <https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/2009-021.pdf> [consulté le 23 octobre 2021].

Camhi M.D., Pikitch E.K. et Babcock E.A. (2009) *Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation* [en ligne]. New Jersey, USA : John Wiley et Sons, 536 p. Disponible sur : <https://books.google.fr/books?id=lc9MyMaXHgEC> [consulté le 23 octobre 2021].

Carruthers E.H., Schneider D.C. et Neilson J.D. (2009). Estimating the odds of survival and identifying mitigation opportunities for common bycatch in pelagic longline fisheries [en ligne]. *Biological Conservation*, 142(11), pp. 2620–2630. Disponible sur : <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.06.010> [consulté le 23 octobre 2021].

Castel O. et Quilichini T. (2018). *Les raies pastenagues violettes toujours plus présentes sur les côtes corses* [en ligne]. URL : <https://www.francebleu.fr/infos/societe/les-raies-pastenagues-toujours-plus-presentes-sur-les-cotes-corses-1534428797> [consulté le 13 août 2022]

Cave E.J. et Kajiura, S.M. (2018). Effect of Deepwater Horizon Crude Oil Water Accommodated Fraction on Olfactory Function in the Atlantic Stingray, *Hypanus sabinus* [en ligne]. *Scientific Reports*, 8(15786), pp. 1-8. Disponible sur : <https://doi.org/10.1038/s41598-018-34140-0> [consulté le 23 octobre 2021].

Cheung W.W.L., Pitcher T.J. et Pauly D. (2005). A fuzzy logic expert system to estimate intrinsic extinction vulnerabilities of marine fishes to fishing [en ligne]. *Biology Conservation* 124(1), pp. 97-111. Disponible sur : [10.1016/j.biocon.2005.01.017](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.01.017) [consulté le 23 octobre 2021].

Cheung W.W.L., Watson R., Morato T., Pitcher T.J., et Pauly D. (2007). Intrinsic vulnerability in the global fish catch [en ligne]. *Marine Ecology Progress Series*, 333, pp. 1–12. Disponible sur : <https://doi.org/10.3354/meps333001> [consulté le 23 octobre 2021].

CITES (2022). *Annexes I, II et III* [en ligne]. URL : <https://cites.org/fra/app/appendices.php> [Consulté le 28 septembre 2022].

Claeson K.M. (2011). The synarcual cartilage of batoids with emphasis on the synarcual of Rajidae [en ligne]. *Journal of Morphology*, 272(12), pp. 1444–1463. Disponible sur : <https://doi.org/10.1002/jmor.10996> [consulté le 23 octobre 2021].

Clément T., Gabrié C., Mercier J.R. et You H. (2010). *Aires Marines Protégées-Capitalisation des expériences cofinancées par le FFEM*. Fonds Français pour l'Environnement Mondial (FFEM), 92 p.

CMS, CMS Shark MOU et UNEP (2015). *Mémoire d'entente sur la conservation des requins migrants (MdE Requins)* [en ligne]. URL : <https://www.cms.int/sites/default/files/publication/MdE%20Requins%20Fiche%20d'information.pdf> [Consulté le 28 septembre 2022].

Convention on the Conservation of Migratory Species of Wild Animals (CMS) (2020a). *Appendices I and II of CMS* [en ligne]. URL : <https://www.cms.int/en/convention-text> [Consulté le 28 septembre 2022].

Convention on the Conservation of Migratory Species of Wild Animals (CMS) (2020b). *Appendices I and II of CMS* [en ligne]. URL : <http://www.cms.int/en/species> [Consulté le 28 septembre 2022].

Convention sur la Diversité Biologique (CDB) (2010). *Plan stratégique pour la diversité biologique 2011-2020 et les Objectifs d'Aichi* [en ligne]. Disponible sur : <https://www.cbd.int/doc/strategic-plan/2011-2020/Aichi-Targets-FR.pdf> [Consulté le 28 septembre 2022].

Cowie R. H., Bouchet P. et Fontaine, B. (2022). The Sixth Mass Extinction: Fact, fiction or speculation [en ligne]. *Biological Reviews*, 97(2), pp. 640-663. Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/brv.12816> [Consulté le 28 septembre 2021].

Cox G. et M. Francis (1997). *Sharks and rays of New Zealand*. Univ. of Canterbury., UK : Univ. Press, 68 p.

Culpepper E. et Mylniczenko N. (2017). Elasmobranch Husbandry Manual II Chapter: Stingray Ultrasound: supplement to Chapter 30 Diagnostic Imaging [en ligne]. *Ohio Biological Survey*, pp. 2-45 Disponible sur : [https://www.researchgate.net/publication/323992564\\_Stingray\\_Anatomy\\_and\\_Ultrasound\\_Supplement\\_to\\_Chapter\\_30\\_Diagnostic\\_Imaging](https://www.researchgate.net/publication/323992564_Stingray_Anatomy_and_Ultrasound_Supplement_to_Chapter_30_Diagnostic_Imaging) [consulté le 13 juillet 2021].

Da Silva C. *et al.* (2015). The current status and management of South Africa's chondrichthyan fisheries [en ligne]. *African Journal of Marine Science*, 37(2), pp. 233-248. Disponible sur : <https://doi.org/10.2989/1814232X.2015.1044471> [consulté le 9 novembre 2022].

Davis M.C. (2013). The Deep Homology of the Autopod: Insights from Hox Gene Regulation [en ligne]. *Integrative and Comparative Biology*, 53(2), pp. 224-232. Disponible sur : <https://doi.org/10.1093/icb/ict029> [consulté le 13 juillet 2021].

Debelius H. (1998). *Fischführer Mittelmeer und Atlantik*. Hamburg, Allemagne : Jahr Verlag GmbH und Co., 305 p.

Domingo A., Menni R.C. et Forselledo R. (2005). Bycatch of the pelagic ray *Dasyatis violacea* in Uruguayan longline fisheries and aspects of distribution in the southwestern Atlantic [en ligne]. *Scientia Marina*, 69(1), pp. 161-166. Disponible sur : <https://doi.org/10.3989/scimar.2005.69n1161> [consulté le 13 juillet 2021].

Dulvy N.K. et Reynolds J.D. (1997). Evolutionary transitions among egg-laying, live-bearing and maternal inputs in sharks and rays [en ligne]. *Biological Sciences*, 264(1386), pp. 1309–1315. Disponible sur : <https://doi.org/10.1098/rspb.1997.0181> [consulté le 13 juillet 2021].

Dulvy N.K et Forrest R.E. (2009). Life Histories, Population Dynamics, and Extinction Risks in Chondrichthyans. In : Carrier J.C., Musick J.A. et Heithaus M.R. *Sharks and their relatives II. Biodiversity, adaptative physiology and conservation*. Londre et New York : CRC Press, pp. 639-679.

Dulvy N.K *et al.* (2014). Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays [en ligne]. *eLife*, 3, pp. 1-34. Disponible sur : <https://doi.org/10.7554/eLife.00590> [consulté le 13 juillet 2021].

Dulvy N.K. *et al.* (2021). Overfishing dees over one-third of all sharks and rays toward a global extinction crisis [en ligne]. *Current Biology*, 31(21), pp. 4773-4787. Disponible sur : <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.08.062> [consulté le 13 juillet 2022].

EBERT D. A. et SQUILLANTE M.D. (2003). *Sharks, rays, and chimaeras of California*. Berkeley : University of California Press, 297 p.

ELLIS J. R. (2007). Occurrence of pelagic stingray *Pteroplatytrygon violacea* (Bonaparte, 1832) in the North Sea [en ligne]. *Journal of Fish Biology*, 71(3), pp. 933–937. Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01534.x> [Consulté le 24 mai 2021]

Ergüden D., Ergüden S.A., Çekiç M. et Altun, A. (2018). On the occurrence of the pelagic stingray *Pteroplatytrygon violacea* (Bonaparte, 1832) (Chondrichthyes: Dasyatidae) in the Eastern Mediterranean basin, Turkey [en ligne]. *Biharean Biologist*, 12 (1), pp. 58-59. Disponible sur : <http://openaccess.iste.edu.tr/xmlui/handle/20.500.12508/476?show=full> [Consulté le 24 mai 2021].

FAO, 1995. *Guia FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca – Pacífico centro-oriental – Volumen II. Vertebrados-Parte 1*. Rome : FAO, 606 p.

FAO (1999). *Report of the FAO Technical Working Group on the Conservation and Management of Sharks. Tokyo, Japan, 23-27 April 1998* [en ligne]. 583. Rome : FAO Fisheries Report, 28 p. Disponible sur <https://www.fao.org/3/X1452E/X1452E00.htm> [Consulté le 28 septembre 2022].

FAO (2021). *Fisheries and Aquaculture - Fish capture technology* [en ligne]. URL : <https://www.fao.org/fishery/en/technology/capture> [Consulté le 1 juin 2021].

FAO (2022). *Pêche illicite, non déclarée et non réglementée (INDNR) – Code de conduite pour une pêche responsable* [en ligne]. URL : <https://www.fao.org/iuu-fishing/international-framework/code-of-conduct-for-responsible-fisheries/fr/> [Consulté le 28 septembre 2022].

Fay R.R., Kendall J.I., Popper A.N. et Tester A.L. (1974). Vibration detection by the macula neglecta of sharks [en ligne]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 47(4), pp. 1235–1240. Disponible sur : [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(74\)90097-8](https://doi.org/10.1016/0300-9629(74)90097-8) [Consulté le 1 juin 2021].

Ferrando S. *et al.* (2019). Secondary Folds Contribute Significantly to the Total Surface Area in the Olfactory Organ of Chondrichthyes [en ligne]. *Frontiers in Physiology*, 10 (245), pp. 1-14. Disponible sur : <https://doi.org/10.3389/fphys.2019.00245> [Consulté le 1 juin 2021].

Faganeli J., Falnoga I., Horvat M., Klun K., Lipej L. et Mazej D. (2018). Selenium and Mercury Interactions in Apex Predators from the Gulf of Trieste (Northern Adriatic Sea) [en ligne]. *Nutrients*, 10(3), pp. 2-11. Disponible sur : <https://doi.org/10.3390/nu10030278> [Consulté le 1 juin 2022].

Ferrari L.D. et Kotas J.E. (2013). Hook selectivity as a mitigating measure in the catches of the stingray *Pteroplatytrygon violacea* (Bonaparte, 1832) (Elasmobranchii, Dasyatidae) [en ligne]. *Journal of Applied Ichthyology*, 29(4), pp. 769–774. Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/jai.12182> [Consulté le 3 juin 2021].

Ferretti F., Worm B., Britten G.L., Heithaus M.R. et Lotze H.K. (2010). Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean: Ecosystem consequences of shark declines [en ligne]. *Ecology Letters*, 13(8), pp. 1055-1071. Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01489.x> [Consulté le 3 juin 2021].

Fischer J., Erikstein K., D'Offay B., Guggisberg S. et Barone M. (2012). *Review of the Implementation of the International Plan of Action for the Conservation and Management of Sharks*. FAO Fisheries and Aquaculture Circular No. 1076. Rome, Italie : FAO, 120 p.

Forselledo R., Pons M., Miller P. et Domingo A. (2008). Distribution and population structure of the pelagic stingray, *Pteroplatytrygon violacea* (Dasyatidae), in the south-western Atlantic [en ligne]. *Aquatic Living Resources*, 21(4), pp. 357–363. Disponible sur : <https://doi.org/10.1051/alr:2008052> [Consulté le 3 juin 2021].

Frisk M. (2010). Life History Strategies of Batoids [en ligne]. *Marine Biology*, pp. 283–316. Disponible sur : <https://doi.org/10.1201/9781420080483-11> [Consulté le 3 juin 2021].

Froese R., Demirel N., Coro G., Kleisner K.M. et H. Winker H. (2017). Estimating fisheries reference points from catch and resilience [en ligne]. *Fish and Fisheries*, 18(3), pp. 506-526. Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/FAF.12190> [Consulté le 3 juin 2021].

Froese R. et Pauly D. (2022). *FishBase. World Wide Web electronic publication. Pteroplatytrygon violacea, Pelagic stingray* [en ligne]. URL : <https://www.fishbase.de/summary/2576> [consulté le 24 mai 2021].

Gaspar C., Château O. et Galzin R. (2008). Feeding site frequentation by the pink whipray *Himantura fai* in Moorea (French Polynesia) as determined by acoustic telemetry [en ligne]. *Cybium*, 32(2), pp. 153-164. Disponible sur : [https://www.researchgate.net/publication/278020872\\_Feeding\\_site\\_frequentation\\_by\\_the\\_pink\\_whipray\\_Himantura\\_fai\\_in\\_Moorea\\_French\\_Polynesia\\_as\\_determined\\_by\\_acoustic\\_telemetry](https://www.researchgate.net/publication/278020872_Feeding_site_frequentation_by_the_pink_whipray_Himantura_fai_in_Moorea_French_Polynesia_as_determined_by_acoustic_telemetry) [consulté le 24 mai 2021].

Goldman K. (2005). Age and growth of elasmobranch fishes [en ligne]. *Management techniques for elasmobranch fisheries*, 474, pp. 76-102. Disponible sur : [https://www.researchgate.net/publication/237824394\\_Age\\_and\\_growth\\_of\\_elasmobranch\\_fishes](https://www.researchgate.net/publication/237824394_Age_and_growth_of_elasmobranch_fishes) [consulté le 24 mai 2021].

Hamlett W.C., et al. (1999). *Sharks, Skates, and Rays: The Biology of Elasmobranch Fishes*. Baltimore and London : The Johns Hopkins University Press. 528 p.

Hays G.C. et al. (2016). Key Questions in Marine Megafauna Movement Ecology [en ligne]. *Trends in Ecology and Evolution*, 31(6), pp. 463–475. Disponible sur : <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.015> [consulté le 30 juin 2021].

Heemstra P.C. (1995). *Additions and corrections for the 1995 impression of Smiths' sea fishes*. Berlin, Allemagne : Springer-Verlag, 1191 p.

Hemida F. et al. (2003). New observations on the reproductive biology of the pelagic stingray, *Dasaytis violacea* Bonaparte, 1832 (Chondrichthyes: Dasyatidae) from the Mediterranean Sea [en ligne]. *Acta Adriatica*, 44(2), pp. 183–192. Disponible sur : [https://www.researchgate.net/publication/263089274\\_New\\_observations\\_on\\_the\\_reproductive\\_biology\\_of\\_the\\_pelagic\\_stingray\\_Dasaytis\\_violacea\\_Bonaparte\\_1832\\_Chondrichthyes\\_Dasyatidae\\_from\\_the\\_Mediterranean\\_Sea](https://www.researchgate.net/publication/263089274_New_observations_on_the_reproductive_biology_of_the_pelagic_stingray_Dasaytis_violacea_Bonaparte_1832_Chondrichthyes_Dasyatidae_from_the_Mediterranean_Sea) [consulté le 30 juin 2021].

Horvat M., Degenek N., Lipej L., Tratnik J.S. et Faganeli J. (2014). Trophic transfer and accumulation of mercury in ray species in coastal waters affected by historic mercury mining (Gulf of Trieste, northern Adriatic Sea) [en ligne]. *Environmental Science and Pollution Research*, 21(6), pp. 4163–4176. Disponible sur : <https://doi.org/10.1007/s11356-013-2262-0> [consulté le 30 juin 2021].

Ifremer (2013). *Les engins de pêche* [en ligne]. URL : <https://peche.ifremer.fr/Le-monde-de-la-peche/La-peche/comment/Les-engins> [Consulté le 28 septembre 2022].

Ifremer (2015). *ORGP* [en ligne]. URL : <https://peche.ifremer.fr/Glossaire/Glossaire/ORGP> [Consulté le 28 septembre 2022].

IPCC (2014). *Climate Change 2014 : Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Pachauri R.K. et Meyer L.A. Genève, Suisse : IPCC. 151 p.

Jacobsen I.P. et Bennett M.B. (2013). A Comparative Analysis of Feeding and Trophic Level Ecology in Stingrays (Rajiformes; Myliobatoidei) and Electric Rays (Rajiformes: Torpedinoidei) [en ligne]. *PLoS ONE*, 8(8), pp. 1-10. Disponible sur : <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0071348> [consulté le 30 juin 2021].

Johanson Z., Trinajstic K., Carr R. et Ritchie A. (2013). Evolution and development of the synarcual in early vertebrates [en ligne]. *Zoomorphology*, 132(1), pp. 95–110. Disponible sur : <https://doi.org/10.1007/s00435-012-0169-9> [consulté le 30 juin 2021].

Jordan L.K. (2008). Comparative morphology of stingray lateral line canal and electrosensory systems [en ligne]. *Journal of Morphology*, 269(11), pp. 1325–1339. Disponible sur : <https://doi.org/10.1002/jmor.10660> [consulté le 3 avril 2021].

Jordan L.K., Kajiura S.M. et Gordon, M.S. (2009a). Functional consequences of structural differences in stingray sensory systems. Part I: mechanosensory lateral line canals [en ligne]. *Journal of Experimental Biology*, 212(19), pp. 3037–3043. Disponible sur : <https://doi.org/10.1242/jeb.028712> [consulté le 3 avril 2021].

Jordan L.K., Kajiura, S.M. et Gordon, M.S. (2009b). Functional consequences of structural differences in stingray sensory systems. Part II: electrosensory system [en ligne]. *Journal of Experimental Biology*, 212(19), pp. 3044–3050. Disponible sur : <https://doi.org/10.1242/jeb.028738> [consulté le 3 avril 2021].

Junior T.V. et Rotundo M.M. (2012). Inshore occurrences of the pelagic stingray, *Pteroplatytrygon violacea*, (Bonaparte, 1832) (Elasmobranchii: Dasyatidae), in São Paulo State, southeastern Brazil [en ligne]. *Pan- American Journal of Aquatic Sciences*, 7(3), pp. 182–186. Disponible sur : [https://panamjas.org/pdf\\_artigos/panamjas\\_7\(3\)\\_182-186.pdf](https://panamjas.org/pdf_artigos/panamjas_7(3)_182-186.pdf) [consulté le 30 juin 2021].

Kajiura S.M., Sebastian A.P. et Tricas T.C. (2000). Dermal Bite Wounds as Indicators of Reproductive Seasonality and Behaviour in the Atlantic Stingray, *Dasyatis sabina* [en ligne]. *Environmental Biology of Fishes*, 58(1), pp. 23–31. Disponible sur : <https://doi.org/10.1023/A:1007667108362> [consulté le 30 juin 2021].

La Bigne Y. (2018). *Les secrets de l'intelligence animale*. Paris : Larousse, 256 p.

Lasram F.B.R., Guilhaumon F.O., Albouy C., Somot S., Thuiller W. et Mouillot D. (2010). The Mediterranean Sea as a 'cul-de-sac' for endemic fishes facing climate change [en ligne]. *Global Change Biology*, 16, pp. 3233–3245. Disponible sur : [10.1111/j.1365-2486.2010.02224.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02224.x) [consulté le 3 novembre 2022].

Last P.R. et Stevens J.D. (1994). *Sharks and rays of Australia*. CSIRO, Australia. 513 p.

Last P.R. et al. (2016a). *Rays of the world*. CSIRO Publishing, 800 p.

Last P.R., Naylor G.J.P. et Manjaji-Matsumoto B.M. (2016b). A revised classification of the family Dasyatidae (Chondrichthyes: Myliobatiformes) based on new morphological and molecular insights [en ligne]. *Zootaxa*, 4139(3), pp. 345–368. Disponible sur : <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4139.3.2> [consulté le 30 juin 2021].

Le livre scolaire. *La modification de la biodiversité au cours du temps* [en ligne]. URL : <https://www.lelivrescolaire.fr/page/55472018?goTo=ckcq3987500jr2v10x7ix39dw> [consulté le 13 août 2022]

Lebel É. (2017). *Chondrification et minéralisation du squelette postcrânien de l'aiguillat noir (Centroscyllium fabricii) du golfe du Saint-Laurent*. Mémoire. Rimouski, Québec : Université du Québec, Département de biologie, chimie et géographie, 102 p.

Lipej L., Mavrič B., Paliska D. et Capapé C. (2013). Feeding habits of the pelagic stingray *Pteroplatytrygon violacea* (Chondrichthyes: Dasyatidae) in the Adriatic Sea [en ligne]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93(2), pp. 285–290. Disponible sur : <https://doi.org/10.1017/S0025315412000197> [consulté le 30 juin 2021].

Lunney D., Munn A. et Meikle, W. (2008). *Too close for comfort: Contentious issues in human-wildlife encounter* [en ligne]. Australia: Royal Zoological Society of New South Wales, 292 p. Disponible sur : <https://doi.org/10.7882/9780980327229> [consulté le 12 février 2022].

Lyons K. et Lowe C.G. (2013). Quantification of Maternal Offloading of Organic Contaminants in Elasmobranchs Using the Histotrophic Round Stingray (*Urobatis halleri*) as a Model [en ligne]. *Environmental Science & Technology*, 47(21), pp. 12450–12458. Disponible sur : <https://doi.org/10.1021/es402347d> [consulté le 30 juin 2021].

Lyons K. et Wynne-Edwards K.E. (2018). Legacy polychlorinated biphenyl contamination impairs male embryonic development in an elasmobranch with matrotrophic histotrophy, the round stingray (*Urobatis halleri*): PCB impairment of stingray embryonic growth [en ligne]. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 37(11), pp. 2904–2911. Disponible sur : <https://doi.org/10.1002/etc.4255> [consulté le 30 juin 2021].

Lyons K. *et al.* (2019). Bridging disciplines to advance elasmobranch conservation: applications of physiological ecology [en ligne]. *Conservation Physiology*, 7(1), pp. 1-14. Disponible sur : <https://doi.org/10.1093/conphys/coz011> [consulté le 30 juin 2021].

Camila M., Olavo G. et Soares L. (2014). The first record of *Pteroplatytrygon violacea* (Bonaparte, 1832) (Elasmobranchii: Dasyatidae) in the shallow waters of Todos os Santos Bay, northeastern Brazil [en ligne]. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 9(2), pp. 126-130. Disponible sur : <https://www.researchgate.net/publication/267338382> [The first record of Pteroplatytrygon violacea Bonaparte 1832 Elasmobranchii Dasyatidae in the shallow waters of Todos os Santos Bay northeastern Brazil](https://www.researchgate.net/publication/267338382) [consulté le 30 juin 2021].

Marramà G., Carnevale G., Naylor G.J.P. et Kriwet J. (2019). Mosaic of plesiomorphic and derived characters in an Eocene myliobatiform batomorph (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from Italy defines a new, basal body plan in pelagic stingrays [en ligne]. *Zoological Letters*, 5(13), pp. 1-18. Disponible sur : <https://doi.org/10.1186/s40851-019-0128-0> [consulté le 30 juin 2021].

McAllister D.E. (1990). A list of the fishes of Canada. Rev. Ottawa, Canada : National Museum of Natural Sciences, 310 p.

Mejía-Falla P.A., Navia A.F. et Muñoz-Osorio L. (2011). First record of morphological abnormality in embryos of *Urotrygon rogersi* (Jordan & Starks, 1895) (Myliobatiformes: Urotrygonidae) in the Tropical Eastern Pacific [en ligne]. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 39(1), pp. 184-188. Disponible sur : <http://dx.doi.org/10.3856/vol39-issue1-fulltext-19> [consulté le 30 juin 2021].

Ministère de la Transition écologique et Ministère de la mer (2021). *Stratégie nationale pour les aires protégées 2030*. 82 p.

MNHN et OFB. *Pteroplatytrygon violacea* (Bonaparte, 1832) - *Pastenague violette* [en ligne]. URL : [https://inpn.mnhn.fr/espece/cd\\_nom/528562](https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/528562) [consulté le 10 mai 2021].

Mollet H.F. (2002). Distribution of the pelagic stingray, *Dasyatis violacea* (Bonaparte, 1832), off California, Central America, and worldwide [en ligne]. *Marine and Freshwater Research*, 53(2), pp. 525–530. Disponible sur : <https://doi.org/10.1071/MF02010> [consulté le 30 juin 2021].

Mollet H.F., Ezcurra J.M. et O'Sullivan J.B. (2002). Captive biology of the pelagic stingray, *Dasyatis violacea* (Bonaparte, 1832) [en ligne]. *Marine and Freshwater Research*, 53, pp. 531–541. Disponible sur : <https://doi.org/10.1071/MF01074> [consulté le 30 juin 2021].

Moosamikandy S. (2016). Distribution and abundance in time and space of pelagic stingray *Pteroplatytrygon violacea* (Bonaparte, 1832) [en ligne]. *Indian Journal of Geo-Marine Sciences*, 45(12), pp. 1709-1713. Disponible sur : [https://www.researchgate.net/publication/316239519\\_Distribution\\_and\\_abundance\\_in\\_time\\_and\\_space\\_of\\_pelagic\\_stingray\\_Pteroplatytrygon\\_violaceaBonaparte1832](https://www.researchgate.net/publication/316239519_Distribution_and_abundance_in_time_and_space_of_pelagic_stingray_Pteroplatytrygon_violaceaBonaparte1832) [consulté le 30 juin 2021].

Mundy B.C. (2005). Checklist of the fishes of the Hawaiian Archipelago [en ligne]. *Bishop Museum Bulletin in Zoology*, (6), pp. 1-704. Disponible sur : [https://www.researchgate.net/publication/284574119\\_Checklist\\_of\\_the\\_fishes\\_of\\_the\\_Hawaiian\\_Archipelago](https://www.researchgate.net/publication/284574119_Checklist_of_the_fishes_of_the_Hawaiian_Archipelago) [consulté le 30 juin 2021].

Neer J.A. (2008). Ecology of the pelagic stingray, *Pteroplatytrygon violacea* (Bonaparte, 1832). In: Camhi M.D., Pikitch E.K. et Babcock, E.A. (eds). *Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation*. New York : Blackwell Scientific, pp. 152–159.

Nelson J.S. (2006). *Fishes of the World*. 4. New Jersey, USA : John Wiley et Sons. 601 p.

Newsome D., Lewis A. et Moncrieff D. (2004). Impacts and risks associated with developing, but unsupervised, stingray tourism at Hamelin Bay, Western Australia [en ligne]. *International Journal of Tourism Research*, 6(5), pp. 305–323. Disponible sur : <https://doi.org/10.1002/jtr.491> [consulté le 30 juin 2021].

Newton K.C., Gill A.B. et Kajiura S.M. (2019). Electroreception in marine fishes: chondrichthyans [en ligne]. *Journal of Fish Biology*, 95, pp. 135-154. Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/jfb.14068> [consulté le 30 juin 2021].

Nickel E. et Fuchs S. (1974). Organization and ultrastructure of mechanoreceptors (Savi vesicles) in the elasmobranch *Torpedo* [en ligne]. *Journal of Neurocytology*, 3(2), pp. 161–177. Disponible sur : <https://doi.org/10.1007/BF01098387> [consulté le 30 juin 2021].

O'Connell C.P., Abel D.C., Rice P.H., Stroud E.M. et Simuro N.C. (2010). Responses of the southern stingray (*Dasyatis americana*) and the nurse shark (*Ginglymostoma cirratum*) to permanent magnets [en ligne]. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 43(1), pp. 63– 73. Disponible sur : <https://dx.doi.org/10.1080/10236241003672230> [consulté le 2 octobre 2022].

O'Connell C.P., Abel D.C. et Stroud E.M. (2011a). Analysis of permanent magnets as elasmobranch bycatch reduction devices in hook-and-line and longline trials [en ligne]. *Fisheries Bulletin*, 109(4), pp. 394–401. Disponible sur : <https://www.semanticscholar.org/paper/Analysis-of-permanent-magnets-as-elasmobranch-in-O'Connell-Abel/2205c8aa4d5ae30c58b6d766693508c450704023>

O'Connell C.P., Gruber S.H., Abel D.C., Stroud E.M. et Rice P.H. (2011b). The responses of juvenile lemon sharks, *Negaprion brevirostris*, to a magnetic barrier [en ligne]. *Ocean and Coastal Management*, 54(3), pp. 225– 230. Disponible sur : <https://dx.doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2010.11.006> [consulté le 2 octobre 2022].

O'Connell C.P., Andreotti S., Rutzen M., Meyer M. et He P. (2014a). The use of permanent magnets to reduce elasmobranch encounter with a simulated beach net [en ligne]. 2. The great white shark (*Carcharodon carcharias*). *Ocean and Coastal Management*, 97, pp. 20–28. Disponible sur : <https://doi.org/10.1016/J.OCECOAMAN.2012.11.006> [consulté le 2 octobre 2022].

O'Connell C.P., Guttridge T.L., Brooks J., Finger J.S., Gruber S.H. et He P. (2014b). Behavioural modification of visually deprived lemon sharks (*Negaprion brevirostris*) towards magnetic fields [en ligne]. *Journal of Experimental Marine Biology et Ecology*, 453, pp. 131–137. Disponible sur : <https://miami.pure.elsevier.com/en/publications/behavioral-modification-of-visually-deprived-lemon-sharks-negapri> [consulté le 2 octobre 2022].

O'Connell C.P. *et al.* (2014c). The use of permanent magnets to reduce elasmobranch encounter with a simulated beach net. 1. The bull shark (*Carcharhinus leucas*) [en ligne]. *Ocean and Coastal Management*, 97, pp. 12–19. Disponible sur : <https://doi.org/10.1016/J.OCECOAMAN.2013.12.012> [consulté le 2 octobre 2022].

O'Connell C.P., Hyun S.Y., Gruber S.H. et He P. (2015). Effects of barium-ferrite permanent magnets on great hammerhead shark *Sphyrna mokarran* behaviour and implications for future conservation technologies [en ligne]. *Endangered Species Research*, 26, pp. 243–256. Disponible sur : <https://doi.org/10.3354/ESR00629> [consulté le 2 octobre 2022].

O'Leary B.C., Brown R.L., Johnson D.E., von Nordheim H., Ardron J., Packeiser T. et Roberts C.M. (2012). The first network of marine protected areas (MPAs) in the high seas: The process, the challenges and where next [en ligne]. *Marine Policy*, 36(3), pp. 598–605. Disponible sur : <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2011.11.003> [consulté le 2 octobre 2022].

Orsi Relini L., Garibaldi F., Digitali B. et Lanteri L. (2000). Abundance of the pelagic stingray, *Pteroplatytrigon (Dasyatis) violacea*, in the Ligurian Sea, with preliminary notes about its feeding and growth. In : Vacchi M., La Mesa G., Serena F. et Séret B. *European Elasmobranch Association, 27-30 septembre 2000, Livorno (Italy)*.

Pacoureau N. *et al.* (2021). Half a century of global decline in oceanic sharks and rays [en ligne]. *Nature*, 589, pp. 567–571. Disponible sur : <https://doi.org/10.1038/s41586-020-03173-9> [consulté le 3 juillet 2022].

Pauly D., Christensen V., Dalsgaard J., Froese R. et Torres F. (1998). Fishing Down Marine Food Webs [en ligne]. *Science*, 279(5352), pp. 860–863. Available at: <https://doi.org/10.1126/science.279.5352.860> [consulté le 30 juin 2021].

Pauly D. et Watson R. (2005). Background and interpretation of the “Marine Trophic Index” as a measure of biodiversity [en ligne]. *Biological Sciences*, 360(1454), pp. 415–423. Disponible sur : <https://doi.org/10.1098/rstb.2004.1597> [consulté le 30 juin 2021].

Peach M.B. et Marshall N.J. (2000). The pit organs of elasmobranchs: a review [en ligne]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 355(1401), pp. 1131–1134. Disponible sur : <https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0653> [consulté le 30 juin 2021].

Pequeño G. (1998). Peces de Chile. Lista sistemática revisada y comentada : addendum [en ligne]. *Oceanographic Literature Review*, 45(8), pp. 1366-1367. Disponible sur : <https://www.semanticscholar.org/paper/Peces-de-Chile.-Lista-sistematica-revisada-y-Pequeño/e41d3d9b60ad2ca0d3cecbc1a6cde2c5f27b99b7> [consulté le 30 juin 2021].

Piovano S., Clò S., Basciano G. et Giacoma C. (2008). Reducing pelagic stingray (*Pteroplatytrigon Violacea*) by-catch in central Mediterranean longline fisheries [en ligne]. Disponible sur : [https://www.researchgate.net/publication/237469658\\_REDUCING\\_PELAGIC\\_STINGRAY\\_Pteroplatytrygon\\_violacea\\_BY\\_CATCH\\_IN\\_CENTRAL\\_MEDITERRANEAN\\_LONGLINE\\_FISHERIES?enrichId=rgreq-0e72ac4ded0f42408bd0f0fabd659808-XXX&enrichSource=Y292ZXJQYWdlOzIzNzQ2OTY1ODtBUzoxNjcwNDg0NDEyNDU3MjFAMTQxNjgzODg2MDk2NA%3D%3D&el=1\\_x\\_2\\_&esc=publicationCoverPdf](https://www.researchgate.net/publication/237469658_REDUCING_PELAGIC_STINGRAY_Pteroplatytrygon_violacea_BY_CATCH_IN_CENTRAL_MEDITERRANEAN_LONGLINE_FISHERIES?enrichId=rgreq-0e72ac4ded0f42408bd0f0fabd659808-XXX&enrichSource=Y292ZXJQYWdlOzIzNzQ2OTY1ODtBUzoxNjcwNDg0NDEyNDU3MjFAMTQxNjgzODg2MDk2NA%3D%3D&el=1_x_2_&esc=publicationCoverPdf) [consulté le 30 juin 2021].

Piovano S., Clò S. et Giacoma C. (2010). Reducing longline bycatch: The larger the hook, the fewer the stingrays [en ligne]. *Biological Conservation*, 143(1), pp. 261–264. Disponible sur : <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.10.001> [consulté le 30 juin 2021].

Plateforme Océan et Climat (2019). *Policy Brief - Les Aires Marines Protégées : Vers de nouveaux standards internationaux de comptabilité et de rapportage* [en ligne]. URL : <https://ocean-climate.org/publication-du-policy-brief-les-aires-marines-protegees-vers-de-nouveaux-standards-internationaux-de-comptabilite-et-de-rapportage/> [Consulté le 28 septembre 2022].

PNUE, PAM et CAR/ASP (2003). *Plan d'Action pour la conservation des poissons cartilagineux (Chondrichthyens) en Mer Méditerranée*. Tunis, Tunisie : RAC/SPA, 56 p.

PNUE (2019). *Convention sur la protection du milieu marin et du littoral de la Méditerranée et ses protocoles* [en ligne]. Nairobi, 168 p. Disponible sur : [https://wedocs.unep.org/bitstream/handle/20.500.11822/31970/bcp2019\\_web\\_fre.pdf](https://wedocs.unep.org/bitstream/handle/20.500.11822/31970/bcp2019_web_fre.pdf) [Consulté le 28 septembre 2022].

Ribeiro-Prado C.C., Oddone M.C., Gonzalez M.M., Amorim A.F. et Capapé C. (2008). Morphological abnormalities in skates and rays (Chondrichthyes) from off southeastern Brazil [en ligne]. *Labomar Arquivos de Ciências do Mar*, 41(2), pp. 21–28. Disponible sur : <https://labomar.ufc.br/wp-content/uploads/2017/01/acm-2008-41-2-03.pdf> [consulté le 30 juin 2021].

Ribeiro-Prado C.C. et Amorim A.F. (2008). Fishery biology on pelagic stingray *Pteroplatytrygon violacea* caught off southern Brazil by longliners settled in Sao Paulo State (2006–2007) [en ligne]. *Collective Volume of Scientific Papers ICCAT*, 62 (6), pp. 1883–1891. Disponible sur : [https://www.researchgate.net/publication/255907257\\_FISHERY\\_BIOLOGY\\_ON\\_PELAGIC\\_STINGRAY\\_PTEROPLATYTRYGON\\_VIOLACEA\\_CAUGHT\\_OFF\\_SOUTHERN\\_BRAZIL\\_BY\\_LONGLINERS\\_SETTLED\\_IN\\_SAO\\_PAULO\\_STATE\\_2006-2007](https://www.researchgate.net/publication/255907257_FISHERY_BIOLOGY_ON_PELAGIC_STINGRAY_PTEROPLATYTRYGON_VIOLACEA_CAUGHT_OFF_SOUTHERN_BRAZIL_BY_LONGLINERS_SETTLED_IN_SAO_PAULO_STATE_2006-2007) [consulté le 30 juin 2021].

Riutort J.J. et Sittler A.P. *Pteroplatytrygon violacea* (Bonaparte, 1832) [en ligne]. URL : <https://doris.ffesm.fr/Especies/Pteroplatytrygon-violacea-Pastenague-violette-4770> [consulté le 13 juillet 2021]

Rivera-Vicente A.C., Sewell J. et Tricas T.C. (2011). Electrosensitive Spatial Vectors in Elasmobranch Fishes: Implications for Source Localization [en ligne]. *PLoS ONE*, 6(1), pp. 1-15. Disponible sur : <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0016008> [consulté le 30 juin 2021].

Roberts C.M. *et al.* (2017). Marine reserves can mitigate and promote adaptation to climate change [en ligne]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(24), pp. 6167-6175. Disponible sur : [10.1073/pnas.1701262114](https://doi.org/10.1073/pnas.1701262114) [consulté le 30 juin 2021].

Robins C.R. et Ray G.C. (1986). *A field guide to Atlantic coast fishes of North America*. Boston, USA : Houghton Mifflin Company, 354 p.

Romero P. (2002). *An etymological dictionary of taxonomy*. Madrid : unpublished.

Rosenberger L.J. (2001a). Phylogenetic Relationships within the Stingray Genus *Dasyatis* (Chondrichthyes: Dasyatidae) [en ligne]. *Copeia*, 2001(3), pp. 615–627. Disponible sur : [https://doi.org/10.1643/0045-8511\(2001\)001\[0615:PRWTSG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1643/0045-8511(2001)001[0615:PRWTSG]2.0.CO;2) [consulté le 30 juin 2021].

Rosenberger L.J. (2001b). Pectoral fin locomotion in batoid fishes: undulation versus oscillation [en ligne]. *Journal of Experimental Biology*, 204(2), pp. 379–394. Disponible sur : <https://doi.org/10.1242/jeb.204.2.379> [consulté le 30 juin 2021].

Sadili D., Dharmadi, Fahmi, Sarmintohadi, Ramli I. et Sudarsono (2015). *National Plan of Action (NPOA) Conservation and Management of Sharks and Rays 2016-2020* [en ligne]. Ministry of Marine Affairs and Fisheries-Republic of Indonesia, 55 p. Disponible sur : <https://www.fao.org/3/bt661e/bt661e.pdf> [consulté le 30 juin 2021].

Sajeevan M.K. et Sanadi R.B. (2016). Distribution and abundance in time and space of pelagic stingray *Pteroplatytrygon violacea* (Bonaparte.1832) [en ligne]. *Indian Journal of Geo-Marine Sciences*, 45(12), pp. 1709-1713. Disponible sur : [https://www.researchgate.net/publication/316239519\\_Distribution\\_and\\_abundance\\_in\\_time\\_and\\_space\\_of\\_pelagic\\_stingray\\_Pteroplatytrygon\\_violaceaBonaparte1832](https://www.researchgate.net/publication/316239519_Distribution_and_abundance_in_time_and_space_of_pelagic_stingray_Pteroplatytrygon_violaceaBonaparte1832) [consulté le 30 juin 2021].

Salafsky N. *et al.* (2008). A Standard Lexicon for Biodiversity Conservation: Unified Classifications of Threats and Actions [en ligne]. *Conservation Biology*, 22(4), pp. 897–911. Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00937.x> [consulté le 30 juin 2021].

Santhanam R. (2017) *Biology and Ecology of Venomous Stingrays: Biology and Ecology of Marine Life* [en ligne]. New York : Apple Academic Press, 386 p. Disponible sur : <https://doi.org/10.1201/9781315207438> [consulté le 10 juin 2021].

SeaWorld Parks and Entertainment. *All About Sharks and Rays* [en ligne]. URL : <https://seaworld.org/animals/all-about/sharks-and-rays/> [consulté le 28 juillet 2021].

Schnetz L., Pfaff C., Libowitzky E., Johanson Z., Stepanek R. et Kriwet J. (2019). Morphology and evolutionary significance of phosphatic otoliths within the inner ears of cartilaginous fishes (Chondrichthyes) [en ligne]. *BMC Evolutionary Biology*, 19(238), pp. 1-13. Disponible sur : <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1568-z> [consulté le 28 juillet 2021].

Séguigne C., Mourier J., Vignaud T., Buray N. et Clua E. (2021). Effects of a COVID-19 lockdown-induced pause and resumption of artificial provisioning on blacktip reef sharks (*Carcharhinus melanopterus*) and pink whiprays (*Pateobatis fai*) in French Polynesia (East-Pacific) [en ligne]. *Ethology*, 128(2), pp. 119-130. Disponible sur : <https://doi.org/10.1111/eth.13246> [consulté le 13 février 2022].

Seminuk C.A.D., Speers-Roesch B. et Rothley K.D. (2007). Using fatty acid profiles as an ecological indicator in the management of tourist impacts on marine wildlife: a case of stingray-feeding in the caribbean [en ligne]. *Environmental Management*, 40, pp. 665-677. Disponible sur : <https://doi.org/10.1007/s00267-006-0321-8> [consulté le 13 février 2022].

Semeniuk C.A.D. et Rothley K.D. (2008). Costs of group-living for a normally solitary forager: effects of provisioning tourism on southern stingrays *Dasyatis americana* [en ligne]. *Marine Ecology Progress Series*, 357, pp. 271–282. Disponible sur : <https://doi.org/10.3354/meps07299> [consulté le 13 février 2022].

Seret B. (1990). *Les requins : questions et réponses*. Revue du Palais de la Découverte, 18(180), pp. 2-25.

Siqueira A.E. et Sant'Anna V.B. (2007). Data on the pelagic stingray, *Pterolatytrygon violacea* (Bonaparte, 1823) (Myliobatiformes: Dasyatidae) caught in the Rio de Janeiro coast [en ligne]. *Brazilian Journal of Oceanography*, 55 (4), pp. 323–325. Disponible sur : [10.1590/S1679-87592007000400008](https://doi.org/10.1590/S1679-87592007000400008) [consulté le 10 juin 2021].

Sisneros J.A. et Tricas T.C. (2000). Androgen-Induced Changes in the Response Dynamics of Ampullary Electrosensory Primary Afferent Neurons [en ligne]. *The Journal of Neuroscience*, 20(22), pp. 8586–8595. Disponible sur : <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.20-22-08586.2000> [consulté le 10 juin 2021].

Smith J.L.B (1986). *Smiths' sea fishes- Dasyatidae*. 6. Berlin, Allemagne : Springer Berlin Heidelberg, 1047 p.

Smith W.D., Miller J.A. et Heppell S.S. (2013). Elemental Markers in Elasmobranchs: Effects of Environmental History and Growth on Vertebral Chemistry [en ligne]. *PLoS ONE*, 8(10), pp. 1-19. Disponible sur : <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062423> [consulté le 10 juin 2021].

Somvanshi V.S., Varghese S.P. et Varghese S. (2009). Distribution, abundance and biology of pelagic stingray *Pteroplatytrygon violacea* (Bonaparte, 1832) (Myliobatiformes, Dasyatidae) in the Indian EEZ [en ligne]. *Journal of the Bombay Natural History Society*, 106(1), pp. 57-62. Disponible sur : <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/154917> [consulté le 10 juin 2021].

Stéphan E., Rohr A., Tachaires S., Iglésias S.P. et Gadenne H. (2015). *Proposition d'une méthode de hiérarchisation des enjeux de conservation pour les élasmobranches* [en ligne]. Rapport final, Brest, France. 19 p. Disponible sur : [https://asso-apecs.org/IMG/pdf/elasmobranches\\_hierarchisation\\_enjeux\\_conservation\\_vf\\_2016.pdf](https://asso-apecs.org/IMG/pdf/elasmobranches_hierarchisation_enjeux_conservation_vf_2016.pdf) [consulté le 10 juin 2022].

Stevens J.D., Bonfil R., Dulvy N.K. et Walker P.A. (2000). The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems [en ligne]. *ICES Journal of Marine Science*, 57(3), pp. 476-494. Disponible sur : <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0724> [consulté le 9 novembre 2022].

Stevens G. (2012). The impacts of tourism on a population of manta rays, Baa Atoll, Republic of Maldives. Y8160558, 45 p.

Suresh T.V. et Raffi S.M. (2013). Occurrence of pelagic stingray *Pteroplatytrygon violacea* (Bonaparte, 1832) in the inshore waters of Parangipettai, Southeast coast of India [en ligne]. *Indian Journal of Geo Marine Sciences*, 45(11), pp. 1610-1613. Disponible sur : <http://nopr.niscair.res.in/bitstream/123456789/38595/1/IJMS%2045%2811%29%201610-1613.pdf> [consulté le 10 juin 2021].

Swimmer Y., Zollett E.A. et Gutierrez A. (2020). Bycatch mitigation of protected and threatened species in tuna purse seine and longline fisheries [en ligne]. *Endangered Species Research*, 43, pp. 517–542. Disponible sur : <http://dx.doi.org/10.3354/esr01069> [consulté le 10 juin 2021].

The Shark Trust. *Pelagic stingray, Pteroplatytrygon violacea* [en ligne]. URL : <https://www.sharktrust.org/Handlers/Download.ashx?IDMF=533b5ff1-58a0-4823-9897-6cc982e28750> [consulté le 13 septembre 2021]

IUCN (2022). *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-1* [en ligne]. URL : <https://www.iucnredlist.org/species/161731/896169> [Consulté le 13 mai 2021].

Varghese S.P., Somvanshi V.S. et Dalvi R.S. (2014). Diet composition, feeding niche partitioning and trophic organisation of large pelagic predatory fishes in the eastern Arabian Sea [en ligne]. *Hydrobiologia*, 736(1), pp. 99–114. Disponible sur : <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1895-4> [Consulté le 13 mai 2021].

Véras D.P. *et al.* (2009). Stomach contents of the pelagic stingray (*Pteroplatytrygon violacea*) (Elasmobranchii: Dasyatidae) from the tropical Atlantic [en ligne]. *Brazilian Journal of Oceanography*, 57(4), pp. 339–343. Disponible sur : [10.1590/S1679-87592009000400008](https://doi.org/10.1590/S1679-87592009000400008) [Consulté le 13 mai 2021].

Véras D.P., Branco I.S.L., Hazin F.H.V., Wor C. et Travassos Tolotti M.T. (2014a). Preliminary analysis of the reproductive biology of pelagic stingray (*Pteroplatytrygon violacea*) in the southwestern atlantic [en ligne]. *SCRS*, 191, pp. 1-10. Disponible sur : [https://www.iccat.int/Documents/Meetings/Docs/SCRS/SCRS-08-191\\_Veras\\_et\\_al.pdf](https://www.iccat.int/Documents/Meetings/Docs/SCRS/SCRS-08-191_Veras_et_al.pdf) [consulté le 13 septembre 2021].

Véras D.P., Hazin F.H.V., Branco I.S.L., Tolotti M.T. and Burgess G.H. (2014b). Reproductive biology of the pelagic stingray, *Pteroplatytrygon violacea* (Bonaparte, 1832), in the equatorial and south-western Atlantic Ocean [en ligne]. *Marine and Freshwater Research*, 65(11), pp. 1035–1044. Disponible sur : <https://doi.org/10.1071/MF13008> [Consulté le 13 mai 2021].

Walford L.A. et Long D. (2018). *Chondrichthyan* [en ligne]. URL : <https://www.britannica.com/animal/chondrichthian> [consulté le 13 septembre 2021]

Ward P. et Myers R.A. (2005). Shifts in open-ocean fish communities coinciding with the commencement of commercial fishing [en ligne]. *Ecology*, 86(4), pp. 835–847. Disponible sur : <https://doi.org/10.1890/03-0746> [Consulté le 13 mai 2021].

Wegner N.C. (2015). Elasmobranch Gill Structure [en ligne]. *Fish Physiology*, 34(A), pp. 101–151. Available at: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801289-5.00003-1> [Consulté le 13 mai 2021].

Weidner T.A. (2014). *Combined Gut Content-Stable Isotope Trophic Analysis and Satellite Tagging of the Pelagic Stingray Pteroplatytrygon violacea (Bonaparte, 1832) from the Western North Atlantic Ocean*. Master's thesis. Floride, USA : Nova Southeastern University, 55p.

White W.T., Last P.R., Stevens J.D., Yearsly G.K., Fahmi et Dharmadi, (2006). *Economically Important Sharks and Rays of Indonesia* [en ligne]. Australian Centre for International Agricultural Research, 338 p. Disponible sur : <https://doi.org/10.22004/AG.ECON.114072> [Consulté le 2 novembre 2022].

Wilson P.B. et Beckett J.S. (1970). Atlantic Ocean distribution of the pelagic stingray, *Dasyatis violacea* [en ligne]. *Copeia*, 1970(4), pp. 696-707. Disponible sur : <https://doi.org/10.2307/1442312> [Consulté le 13 mai 2021].

Zacharia P.U., Joshi K.K. et Kandan P. (2011). First record of the pelagic stingray *Pteroplatytrygon violacea* (Bonaparte, 1832) (Family: Dasyatidae) from the east coast of India [en ligne]. *Indian Journal of Fisheries*, 58(1), pp. 95–98. Disponible sur : [http://eprints.cmfri.org.in/8476/1/IJF\\_Zacharia\\_95-98.pdf](http://eprints.cmfri.org.in/8476/1/IJF_Zacharia_95-98.pdf) [Consulté le 13 mai 2021].



## Annexes

### ANNEXE 1 : Caractéristiques taxonomiques des Chondrichthyens aux Batoïdes

Groupe phylogénétique	Caractéristiques anatomo-morphologiques
Chondrichthyens	<p>Une notochorde remplacée par la colonne vertébrale et secondairement supportée par des centres vertébraux minéralisés (excepté chez les chimères) ; un endosquelette de cartilage minéralisé par endroits ; une simple boîte crânienne qui contient le cerveau et les organes des sens ; un arc hyoïde et des arcs branchiaux soudés ; des mâchoires supérieures (cartilages palatocarrés) et inférieures (cartilages de Meckel) paires ; un squelette dermique formé d'écailles placoïdes ; des dents assemblées au sein de rangées formant des familles de dents qui se répliquent en dents fonctionnelles (fusionnées en plaques dentaires toujours croissantes chez les chimères), un mode de remplacement transversal et qui se fait de l'intérieur de la bouche vers l'extérieur, des dents non implantées dans les alvéoles des mâchoires mais directement dans la gencive ; 4 à 7 fentes branchiales indépendantes ; une bouche ventrale ; des narines ventrales présentant une seule ouverture subdivisée par un cartilage qui sert de support à un pli de peau ; pas de poumons ni de vessie natatoire ; des nageoires pelviennes et pectorales paires avec des ceintures endosquelettiques ; des nageoires dorsale et anale impaires (secondairement perdues chez certains groupes) ; des nageoires précaudales supportées intérieurement par des pièces cartilagineuses basales et distales ; des nageoires dont le support est complété par un tissu connectif élastique appelé cératotriche formant les actinotriches (remplaçant les rayons osseux jointifs, lépidotriches, présent chez les Ostéichthyens) ; une nageoire caudale supportée sur sa longueur par la colonne vertébrale ; des organes copulateurs paires provenant de la différenciation tubulaire des nageoires pelviennes.</p>
Élasmobranches	<p>La mâchoire supérieure est séparée du neurocranium et supportée par un élément de l'arc hyoïde dorsal modifié, la hyomandibule (permet la connexion des éléments hyoïdes ventraux (le basihyal et le cératohyal) au neurocranium) ; les ouvertures branchiales, au nombre de 5 à 7, sont séparées par des septa interbranchiaux et ne sont pas recouvertes par un opercule (présent chez les chimères) ; les branchies complètes ou holobranches sont en forme de plaque ; présence de spiracles sur la face dorsale ; les rangées de dents ne sont pas fusionnées en trois paires de plaques toujours croissantes (à l'inverse des chimères) ; la première nageoire dorsale est droite et ne peut pas se replier vers l'arrière ; le squelette des nageoires pectorales est tribasal (pro-, méso- et méta-ptérygium) ; les organes urogénitaux et rectaux se déversent dans un cloaque commun ; les mâles ne présentent pas de ptérygopodes accessoires, ni sur la tête (frontal) ni devant la nageoire pelvienne (pré-pelvien).</p>

Batoïdes	Aplatissement dorso-ventral ; le neurocrâne ne présente pas de trou occipital ; présence d'un synarcual cervico-thoracique en arrière du neurocranium ; un cératohyal petit et réduit ou absent, non relié à la hyomandibule et fonctionnellement remplacé par des pseudo-hyoïdes ventral et dorsal ; présence de cartilages antéorbitaux ; une paupière supérieure fusionnée avec le globe oculaire ; 5 à 6 fentes branchiales entièrement sur la face ventrale ; la ceinture scapulaire est articulée ou fusionnée au synarcual cervico-thoracique par la partie supra-scapulaire ; les nageoires pectorales sont fusionnées sur les côtés de la tête et elles présentent des proptérygia étendus aussi large ou plus large que les mésoptérygia ; des rayons cartilagineux pectoraux jointifs et connectés distalement, avec une musculature radiale.
----------	--

Sources : Hamlett *et al.*, 1999 ; Nelson, 2006 ; Riutort et Sittler, 2022.

Remarque : les chimères se caractérisent par des organismes avec des cellules d'origine génétique différente et comprennent les poissons éléphants (*Gnathonemus* spp.), les requins fantômes (*Hydrolagus* spp.) et les chimères communes (*Chimaera* spp.) (Last *et al.*, 2016a).

## ANNEXE 2 : Compléments sur l'anatomie des Chondrichthyens

### I/ Le squelette et le tégument

#### A/ Le tégument et l'exosquelette

##### 1. Le tégument

Le tégument ou peau, est le système organique le plus externe qui compose le corps des Vertébrés. Il fonctionne comme la barrière protectrice qui sépare l'animal de son environnement. En plus de cette fonction de protection, il intervient notamment dans la réception sensorielle, la sécrétion, l'excrétion, la respiration, la régulation thermique, la locomotion et l'équilibre hydrique. La peau des Vertébrés est composée de deux couches : une couche externe d'épithélium stratifié, l'épiderme, et une couche sous-jacente de tissu conjonctif, le derme. Ce dernier est plus épais chez les Élasmobranches et présente deux couches distinctes : une couche externe vascularisée de tissu conjonctif lâche, la couche vasculaire, et une couche compacte interne de tissu contenant des fibres de collagène alignées orthogonalement, le stratum compactum. Les vaisseaux sanguins, les nerfs et les cellules pigmentaires accompagnent les fibroblastes du tissu conjonctif. Les cellules épidermiques spécialisées comprennent les glandes unicellulaires, qui peuvent être muqueuses ou granuleuses et des glandes épidermiques multicellulaires (Hamlett *et al.*, 1999).

##### 2. L'exosquelette

###### 2.1. Les écailles placoïdes

Une écaille placoïde est constituée d'une cavité pulpaire de tissu conjonctif innervée et vascularisée, entourée d'une couche relativement épaisse de dentine ancrée dans la peau et une couronne de vitrodentine (substance proche de l'émail) exposée au milieu extérieur (Figure 49). Ces microstructures présentent une fonction hydrodynamique chez les requins, en réduisant les turbulences et en améliorant la pénétration dans l'eau. Les écailles placoïdes des Élasmobranches sont qualifiées de synchronomoriales (non-croissant), c'est-à-dire que leur croissance se fait en une seule étape et non en plusieurs étapes successives, avec une taille définitive dépendante de la taille de l'animal. Par la suite, elles sont poussées et remplacées par d'autres écailles plus larges. Ce processus de renouvellement est continuellement répété, mais il n'y a pas de processus de synchronisation de la mue. Chaque écaille est remplacée indépendamment des écailles voisines (Hamlett *et al.*, 1999).

###### 2.2. Les dents

Chez les Élasmobranches, toute la muqueuse buccale a conservé la capacité de former des denticules similaires à ceux de la peau. Dans la bouche et le pharynx, ils sont connus sous le nom de denticules stomodéaux (Hamlett *et al.*, 1999).

La base de la dent, incrustée dans la lamina propria de la muqueuse buccale, est composée d'os acellulaire. Les dents sont appelées lydodontes, c'est-à-dire qu'elles ne sont pas incrustées dans le cartilage de la mâchoire (Hamlett *et al.*, 1999). Elles sont ancrées dans le tissu conjonctif couvrant le cartilage mais sont continuellement déplacées vers l'avant à mesure qu'elles mûrissent et que leur tissu d'ancrage migre vers l'avant (Walford et Long, 2018). Leurs dents sont également polyphyodontes, c'est-à-dire qu'elles se développent en

rangées de familles de dents au sein desquelles des dents plus anciennes fonctionnent pendant un certain temps, puis sont remplacées par de nouvelles dents (Hamlett *et al.*, 1999). Les dents sont perdues lorsqu'elles atteignent la jonction avec la peau externe aux lèvres (Last *et al.*, 2016a). Plusieurs dentitions se succèdent au cours de leur développement, le taux de remplacement étant variable selon les espèces.

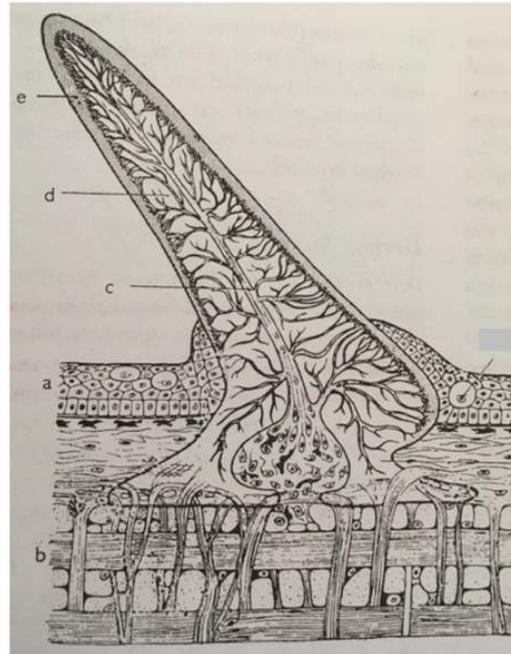


Figure 49 : structure d'une écaille placode de requin ancrée dans le derme et se projetant à travers et au-dessus de l'épiderme. a : épiderme ; b : derme ; c : cavité pulpaire ; d : dentine ; e : vitrodentine. Source : Hamlett *et al.*, 1999.

## B/ L'endosquelette

### 1. Un endosquelette cartilagineux

L'endosquelette est principalement constitué de cartilage hyalin minéralisé avec du phosphate de calcium carbonaté (hydroxyapatite). Au cours de l'ontogénie, certains éléments du squelette vont se minéraliser mais il n'y a pas d'ossification comme chez les Téléostéens. Le premier type de minéralisation est unique aux Chondrichthyens puisqu'il se fait via la formation de tessères. Ce sont de petites tuiles qui se composent de deux types de calcification : la portion externe est composée de cartilage prismatique très dense et la portion interne est formée par du cartilage calcifié globulaire. La présence de telles tessères assure le soutien de l'endosquelette. Cette rigidification du squelette permet de conserver une masse réduite, indispensable pour leur flottabilité, et une flexibilité accrue. Le second grand type de minéralisation est la minéralisation aréolaire ayant lieu au niveau des corps vertébraux. La minéralisation plus compacte et dense des centres vertébraux et des bases des arcs hémaux et neural, peut être partielle ou complète. La calcification de l'endosquelette est variable selon les espèces et leur lieu de vie (Lebel, 2017).

## 2. Le squelette axial

### 2.1. Le neurocrâne

Le neurocrâne, le chondrocrâne, le neurochondrocrâne ou l'endocrâne sont des termes identiques pour désigner une boîte cartilagineuse antérieure à la colonne vertébrale, qui est la plus grande composante du crâne des Élasmobranches. Elle protège le cerveau ainsi que les organes nasaux, les yeux et les oreilles internes dans des capsules sensorielles latérales. Les composants des systèmes sensoriels sont également soutenus par le neurocrâne. Le rostre, partie la plus antérieure du neurocrâne est absent chez toutes les raies de l'ordre des Myliobatiformes, dont *P. violacea*. Les capsules nasales creuses enferment les organes olfactifs contenus dans les cavités nasales. Chaque capsule nasale est partiellement ou complètement ouverte ventralement, avec une ouverture nasale antérolatérale, correspondant aux ouvertures des narines externes, et qui permet l'acheminement de l'eau dans et hors de la cavité de chaque organe olfactif. Par ailleurs, une fontanelle nasale ou une ouverture supplémentaire postérieure et médiale fermée par une membrane, est souvent présente et permet la sortie de l'eau lorsque l'animal avance. Un cartilage nasal en forme d'anneau renforce l'ouverture et il est parfois fusionné au fond de la capsule nasale (Hamlett *et al.*, 1999).

### 2.2. La colonne vertébrale

Le synarcual cervico-thoracique, acquis de manière convergente dans plusieurs groupes (notamment celui des Chondrichthyens et à des degrés divers dans plusieurs taxons de Mammifères (Johanson *et al.*, 2013)), est complexe et sa morphologie diffère selon les groupes. En effet, selon la famille de raies considérée, les spécificités ontogéniques varient et s'expliquent en partie par la phylogénie (Claeson, 2011). Toutefois, l'examen des premiers stades de développement indique que les vertèbres individuelles se sont développées normalement et ne sont incorporées que plus tard dans le synarcual. Les éléments vertébraux se formant directement derrière le synarcual continuent à être incorporés dans celui-ci à travers la croissance (Johanson *et al.*, 2013).

Les vertèbres peuvent être monospondyles ou diplospondyles (Johanson *et al.*, 2013). Les vertèbres monospondyles (régions cervicale, thoracique et lombaire) (Figure 50) présentent ventralement un basiventral associé ou non à des côtes, dorsalement un basidorsal et un interdorsal formant l'arc neural et se caractérisent par une longueur du corps vertébral deux fois plus grande que la longueur du corps vertébral des vertèbres diplospondyles. On note également une réduction progressive de la taille des centres vertébraux. Les vertèbres diplospondyles (régions pré-caudale et caudale) (Figure 50) quant à elles présentent également un arc neural dorsal mais présentent un arc hémal ventral avec un interventral. Il est possible d'observer des vertèbres de transition qui présentent les caractéristiques des deux régions voisines (régions lombaire et pré-caudale) (Figure 51) (Lebel, 2017).

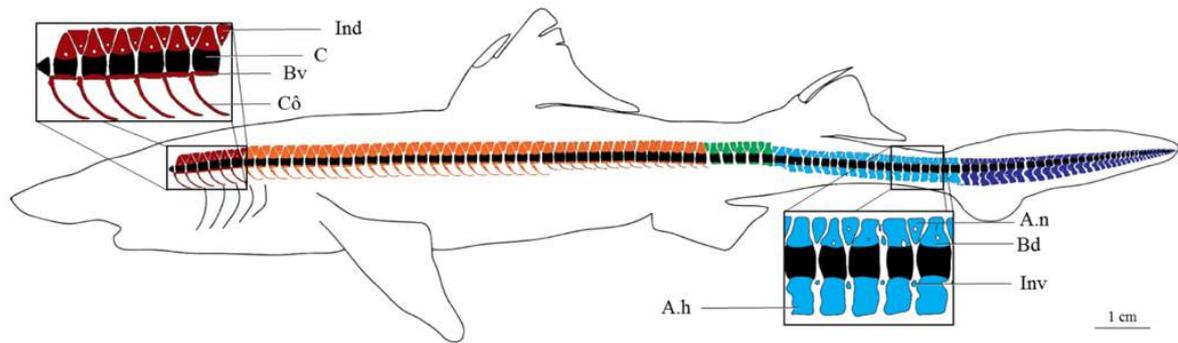


Figure 50 : schématisation de la colonne vertébrale de *Centroscyllium fabricii*. Chaque région est représentée par des couleurs différentes : cervicale (rouge), thoracique (orange), lombaire (verte), précaudale (bleue) et caudale (violette). A.h : arc hémal ; A.n : arc neural ; Bd : basidorsal; Bv : basiventral; C : centrum; Côt : côte; Ind : interdorsal; Inv: interventral. Source : Lebel, 2017.

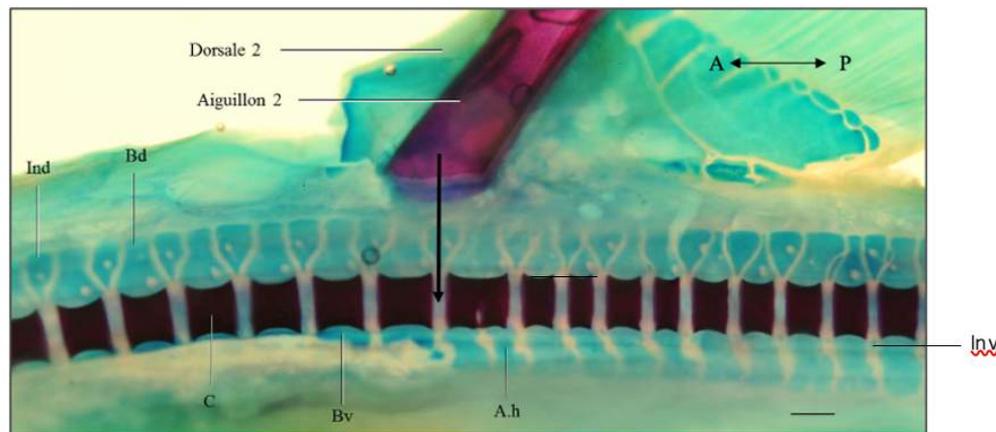


Figure 51 : vue latérale des vertèbres au niveau de la deuxième nageoire dorsale à la transition entre monospondyle et diplospondyle chez *Centroscyllium fabricii*. La flèche indique le début des vertèbres diplospondyles. A.h : arc hémal ; Bd : basidorsal; Bv : basiventral; C : centrum; Ind : interdorsal; Inv : interventral. Échelle 1 mm. D'après : Lebel, 2017.

### 3. Le squelette appendiculaire : ontogénie de l'autopode des Chondrichthyens

Il est intéressant de regarder l'évolution des nageoires jusqu'au membre afin de comprendre les composants anatomiques que l'on trouve chez les Chondrichthyens. L'exploration des homologies présentent au niveau de l'autopode (Davis, 2013) révèlent les conditions primitives chez les Gnathostomes.

Un endosquelette (Figures 52 et 53) soutient les nageoires avec une ou plusieurs pièces radiales antérieures (homologues au proptérygium et mésoptérygium (Lebel, 2017)), un métaptérygium postérieur et des rayons dermiques cartilagineux. Le métaptérygium varie de court à long avec un ou plusieurs segments s'étendant dans et soutenant les lobes postérieurs des nageoires pectorales (Lebel, 2017). Des pièces radiales distales distinctes et articulées avec le bord distal des pièces radiales antérieures apparaissent sous forme de condensation discrètes (Figure 52). Le métaptérygium varie de court à long avec un ou plusieurs segments s'étendant dans et soutenant les lobes postérieurs des nageoires pectorales (Lebel, 2017).

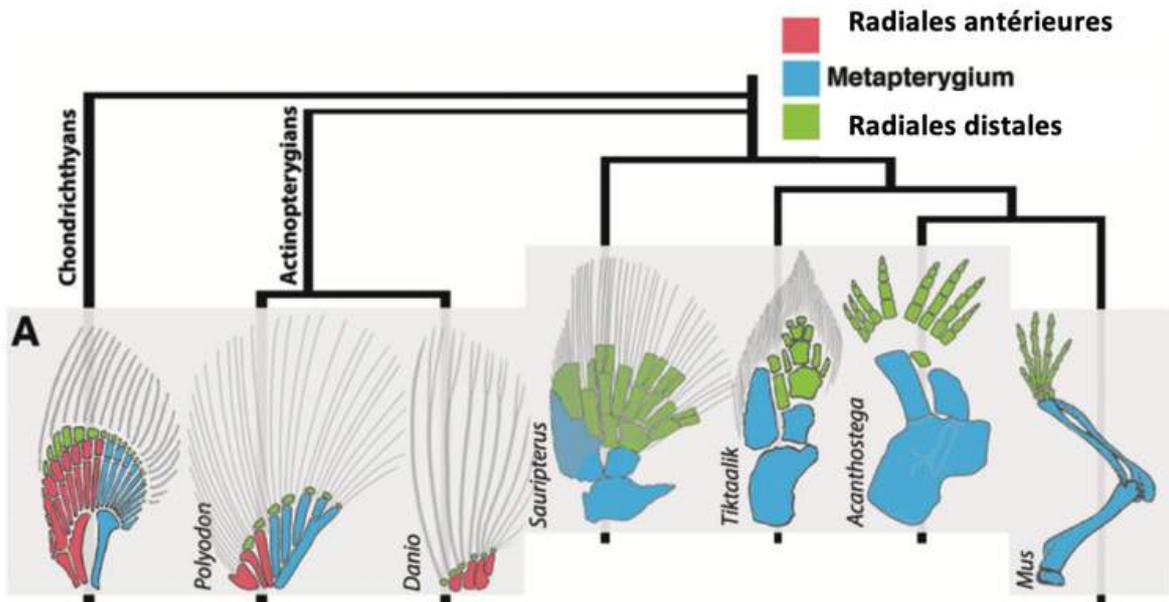


Figure 52 : illustration de l'émergence et de l'évolution de l'autopode. Les squelettes des nageoires et des membres pectoraux soulignent les régions homologues hypothétiques. À gauche on observe une nageoire pectorale de Chondrichthyens et à droite un membre de Tétrapodes. D'après Davis, 2013.

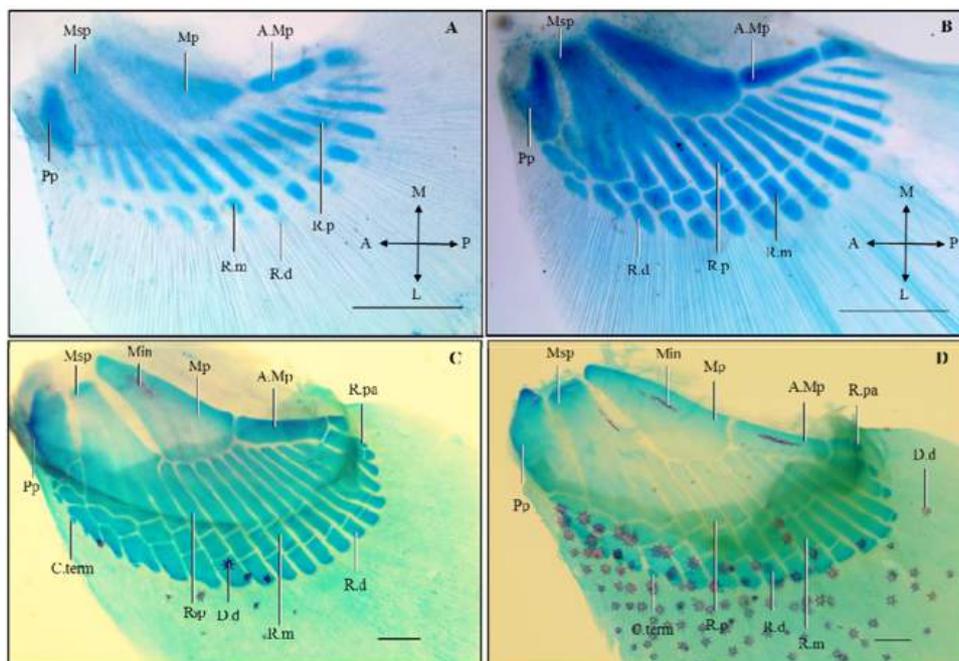


Figure 53 : radiographies du développement et de la segmentation de l'autopode chez l'aiguillat noir, *Centroscyllium fabricii*. Vue ventrale de la nageoire pectorale droite pour un embryon de 5,3 cm (A) et 7,5 cm (B) ; et pour un juvénile de 19,9 cm (C) et 27 cm (D). A.Mp : axe métaptérygial ; C.term : cartilage terminal ; Min : minéralisations ; Mp : métaptérygium ; Msp : mésoptérygium ; Pp : proptérygium ; R.d : pièce radiale distale ; R.m : pièce radiale médiale ; R.p : pièce radiale proximale ; R.pa : pièce radiale postaxiale (dernière pièce du métaptérygium). Échelle 1 mm. Source : Lebel, 2017.

## II/ Le système digestif

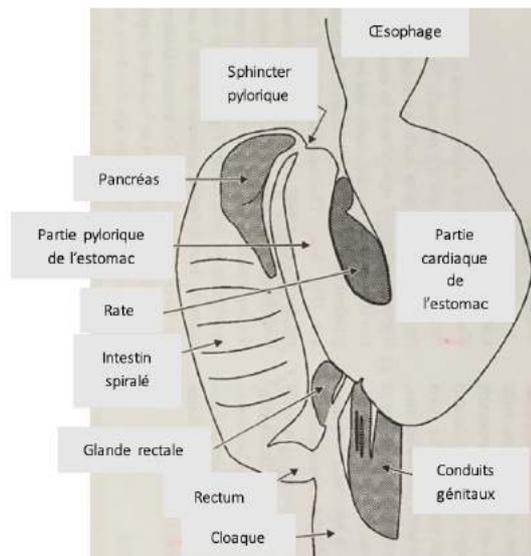


Figure 54 : schématisation du système digestif présent au niveau de la cavité abdominale de la raie *Raja clavata*. Le foie a été retiré. La rate et les conduits génitaux ne font pas partie du système digestif. Source : Hamlett *et al.*, 1999.

### A/ Le foie

Le foie est un grand organe qui remplit une partie considérable de la cavité abdominale (jusqu'à 90 % de son volume (SeaWorld Parks and Entertainment, 2022)). Il débute dans la cavité coelomique crâniale et se termine juste avant la ceinture pelvienne. Les espèces pélagiques ont un poids de foie compris entre 6,5 % et 23 % de leur poids corporel (jusqu'à 25 % (Santhanam, 2017)), tandis que pour les espèces benthiques il varie entre 1 % et 6 %. Le squalène (huile de densité très faible) et d'autres lipides s'accumulent dans de grandes vacuoles de graisse dans les cellules hépatiques et peuvent constituer jusqu'à 80 % du volume du foie. Ceci explique sa couleur pâle (Figure 55). Ces graisses sont une importante source de carburant pour l'activité musculaire (fonction glycogénique) et affectent également la flottabilité (fonction hydrostatique). En effet, l'huile contenue dans le foie est plus légère que l'eau ; elle compense donc l'absence de vessie natatoire en permettant aux raies de changer rapidement leur degré d'immersion sans risquer un barotraumatisme (Hamlett *et al.*, 1999).

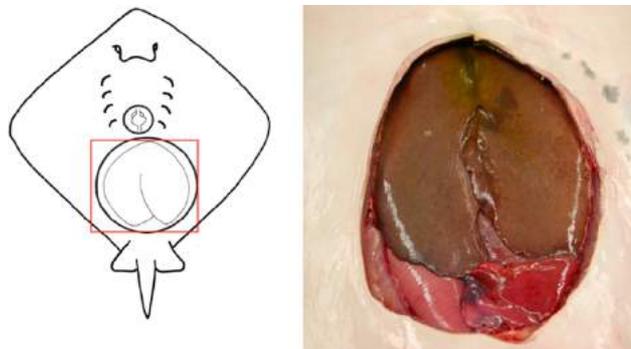


Figure 55 : localisation schématique et in situ du foie en vue ventrale chez la raie pastenague américaine, *Hypanus americanus*. Sur la photographie de droite, on aperçoit deux lobes marron clair au milieu de la cavité abdominale au premier plan. Source : Culpepper et Mylniczenko, 2017.

La bile sécrétée par le foie est collectée dans une grande vésicule biliaire (Figure 56). Cette dernière repose sur la face dorsale antérieure du foie, entre les lobes droit et gauche. Les acides biliaires des Élasmobranches forment des esters de sulfates d'alcool (Culpepper et Mylniczenko, 2017).

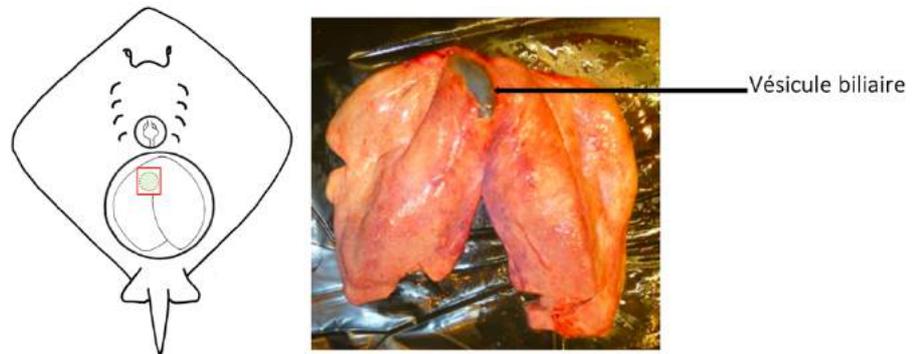


Figure 56 : localisation schématique et photographie de la vésicule biliaire en vue dorsale chez la raie aigle de l'Atlantique, *Mobula hypostoma*. D'après Culpepper et Mylniczenko, 2017.

### B/ Le pancréas

Le pancréas, bilobé chez les Élasmobranches, est une glande discrète (Figure 57), de couleur beige à rose clair, avec à la fois des fonctions exocrines et endocriniennes proches de celles retrouvées chez les autres Vertébrés (Hamlett et *al.*, 1999).

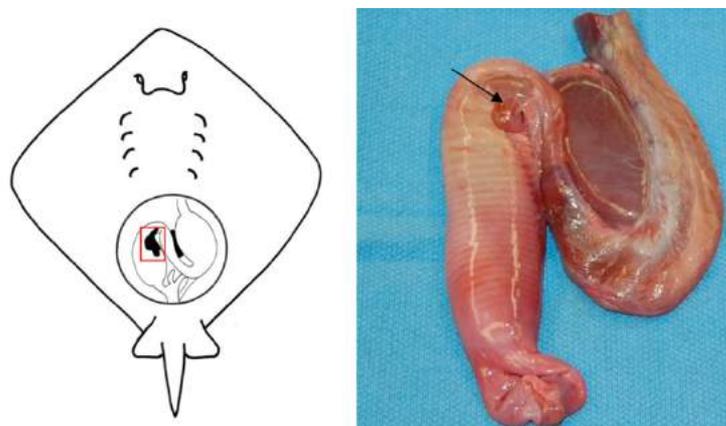


Figure 57 : localisation schématique et photographie du pancréas en vue ventrale chez la raie pastenague américaine, *Hypanus americanus*. Source : Culpepper et Mylniczenko, 2017.

### III/ Les principales structures anatomiques impliquées dans l'homéostasie

Des études ont montré que le plasma des Élasmobranches est légèrement hyperosmotique par rapport à l'eau de mer qui les entoure. Il y a donc un afflux léger mais continu d'eau dans l'individu. Les reins, de structure complexe, interviennent non seulement dans l'excrétion de l'eau mais également dans la rétention des osmolytes organiques, tels l'urée et l'oxyde de triméthylamine (TMAO). L'ensemble de ces molécules permettent de maintenir une osmolarité plasmatique plus élevée que le milieu dans lequel évolue l'animal.

Cependant, la régulation de l'équilibre salin (NaCl) est d'une importance primordiale et ne peut se faire grâce aux reins. Une structure anatomique spécialisée apparaît donc dans l'excrétion du sel, la glande rectale (Hamlett *et al.*, 1999).

## A/ La glande rectale

Cette glande est un tube à bout fermé, suspendue dans le mésentère dorsal au-dessus de l'intestin (Figures 58 et 59) et fixée à ce dernier dans la région postvalvulaire. Elle pèse entre 100 et 200 milligrammes (mg) par kilogramme (kg) de poids corporel chez la plupart des Élamobranthes adultes. La glande rectale a trois couches de tissu concentriques qui entourent la lumière creuse du canal central : une capsule externe, le parenchyme sécrétoire moyen et un épithélium de transition interne (Hamlett *et al.*, 1999).

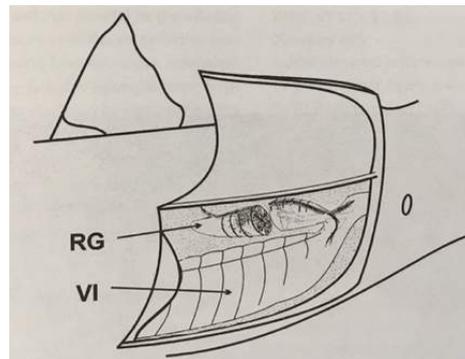


Figure 58 : schéma des rapports de la glande rectale avec l'intestin spiralé en vue latérale gauche chez l'aiguillat commun, *Squalus acanthias*. RG : glande rectale ; VI : intestin spiralé. Source : Hamlett *et al.*, 1999.

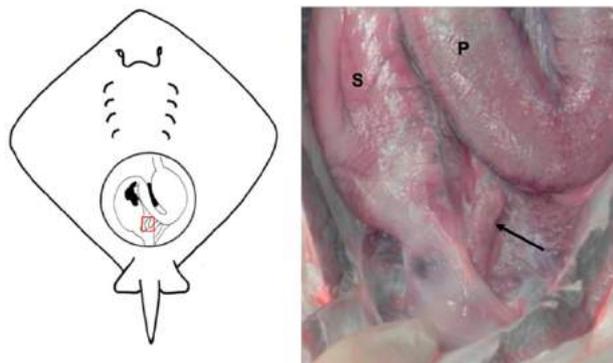


Figure 59 : localisation schématique et in situ de la glande rectale en vue ventrale chez la raie léopard, *Aetobatus narinari*. P : estomac pylorique ; S : intestin spiralé. Source : Culpepper et Mylniczenko, 2017.

## B/ Les reins

Les reins sont des organes appariés de part et d'autre de l'aorte dorsale. Ils sont rouge foncé et les lobations très nombreuses sont facilement visibles (Figure 60) (Santhanam, 2017). La partie la plus antérieure du tissu rénal est souvent décrite comme rudimentaire et se confond souvent avec les gonades chez les mâles. Une ou deux glandes inter-rénales, brun orangé (selon l'espèce), se trouvent le long du bord médial des reins (Hamlett *et al.*, 1999).

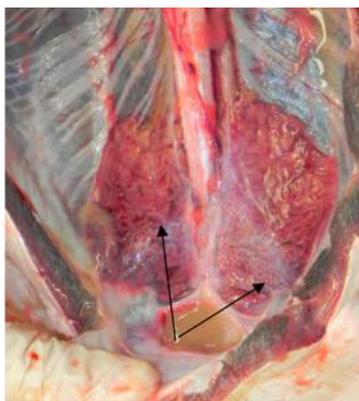


Figure 60 : localisation in situ des reins en vue ventrale chez la raie léopard, *Aetobatus narinari*. On distingue les lobations. Le foie et le système digestif ont été retirés. Source : Culpepper et Mylniczenko, 2017.

Chaque lobe du rein est constitué de petits lobules, qui ont des régions plus claires et plus sombres reflétant les différences de concentrations de composants tubulaires et vasculaires et caractérisant deux zones rénales (Figure 61). Ces deux zones sont présentes chez toutes les espèces marines et euryhalines examinées jusqu'à présent : une, généralement mince dans laquelle les tubules sont étroitement emballés et la vascularisation réduite, est la zone de faisceau ; l'autre, plus grande dans laquelle les tubules sont séparés les uns des autres par de larges espaces vasculaires ressemblant à des lacunes, est la zone sinusale. Généralement la zone du faisceau se situe dorsalement et la zone des sinus ventralement, mais ces relations ne sont pas toujours conservées en particulier sur les bords des reins (Hamlett et *al.*, 1999).

Chez les Éléasmobranches le fonctionnement et l'architecture des glomérules rénaux sont similaires à ceux connus chez les Vertébrés, à l'exception de certains des facteurs régulant l'ultrafiltration glomérulaire qui diffèrent. De plus, leurs tubules rénaux sont uniques en termes de structures macroscopique et microscopique. Leur disposition est extrêmement complexe et plus hautement organisée que n'importe lequel des Vertébrés inférieurs et que la plupart des Vertébrés supérieurs (Hamlett et *al.*, 1999).

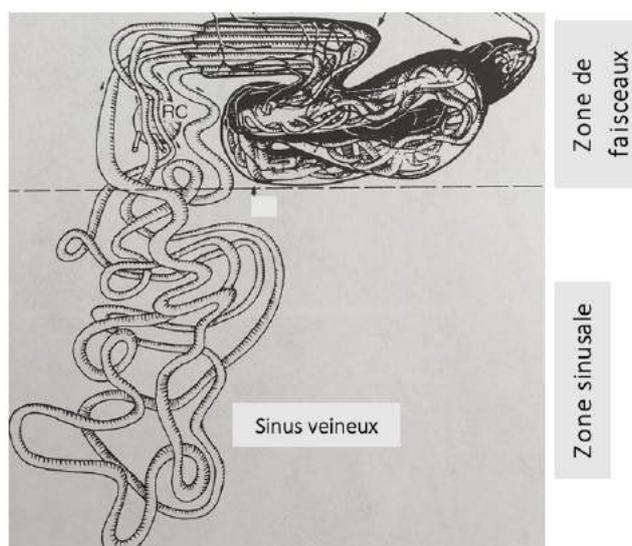


Figure 61 : schématisation des deux zones rénales retrouvées chez les Éléasmobranches. Source : Hamlett *et al.*, 1999.

## IV/ Le système nerveux central

Les études du comportement des Élasmobranches suggèrent des interactions sociales complexes chez plusieurs espèces. D'autres raisons qui nous font suspecter des capacités comportementales complexes sont la taille et la forme de leurs cerveaux. Les Myliobatidés sont réputées pour la complexité de leur cerveau et son poids relatif comparable à celui des Oiseaux et des Mammifères (Last *et al.*, 2016a). De plus, le coefficient d'encéphalisation, qui est la relation entre le poids calculé réel du cerveau et le poids théorique (calculé à partir d'une régression logarithmique entre le poids du cerveau et le poids du corps) (La Bigne, 2018), peut se traduire comme une mesure de l'intelligence. Il est assez élevé, entre 1,38 et 2,92 chez les Élasmobranches contre 5,28 chez l'homme. Ceci s'explique par des espèces vivant dans un espace à trois dimensions, capables de thermorégulation et présentant différents systèmes sensoriels d'architecture complexe (La Bigne, 2018). Leur système nerveux est divisé en plusieurs parties similaires à celles retrouvées chez les Vertébrés (Hamlett *et al.*, 1999).

### A/ La moelle épinière et les nerfs rachidiens

Chaque segment du tronc est alimenté par une paire de nerfs rachidiens. Cependant, les ganglions sympathiques de la colonne vertébrale ne sont pas disposés en segment et ne sont pas connectés pour former la chaîne paravertébrale commune chez les Vertébrés supérieurs (Hamlett *et al.*, 1999).

Dans la peau, les terminaisons nerveuses libres fournissent des informations tactiles et de température. La présence de nocicepteurs n'est pas évidente et les fibres C non myélinisées présente chez les Mammifères et responsables de la sensation de douleur sont apparemment absentes chez les Élasmobranches. Toutefois, les informations de douleur pourraient être transmises au cerveau par d'autres fibres (Hamlett *et al.*, 1999).

La moelle épinière joue également un rôle important dans la locomotion et les mouvements du corps. Elle est elle-même capable de coordonner la locomotion et de la modifier en réponse à une stimulation sensorielle. Chez les Dasyatidés, il existe des preuves d'un contact direct avec les motoneurones, suggérant l'existence d'un arc réflexe monosynaptique (Hamlett *et al.*, 1999).

### B/ Le tronc cérébral

La complexité de la formation réticulée est similaire à celle des Mammifères. Le tronc cérébral se compose d'une série de noyaux et du tectum mésencéphalique qui reçoivent les informations auditives, visuelles, vestibulaires, électro- et mécano-sensorielles. Il constitue un centre d'intégration multimodal (Hamlett *et al.*, 1999).

## C/ Le cervelet

Chez certains Myliobatidés le cervelet est nettement asymétrique. Le cervelet très circonvolutionné et développé des raies est un indicateur d'une activité neurale intégratrice élevée en relation avec les fonctions motrices et sensorielles (Last *et al.*, 2016a). Il est impliqué dans les changements de comportement, les mouvements de nage ou d'équilibre, les mouvements réflexes et autres mouvements des nageoires. Il existe des preuves de somatotopie ressemblant à celle du cervelet chez les Mammifères (Hamlett *et al.*, 1999).

## D/ Le diencephale

Primitivement les Vertébrés possédaient deux diverticules, un œil pariétal gauche et une épiphyse, ou glande pinéale, droite. Les Élasmobranches n'ont conservé que cette dernière, qui possède des photorécepteurs similaires à ceux de la rétine. Au niveau du chiasma optique, le noyau suprachiasmatique est probablement impliqué dans le contrôle des rythmes diurnes (Hamlett *et al.*, 1999).

La région préoptique et l'hypothalamus, bien développé, sont l'interface entre le cerveau et le système hormonal. La plupart des cellules neurosécrétrices se trouvent ici. Cette zone est également un centre important pour le contrôle du comportement motivationnel, comme l'alimentation, la reproduction, l'agressivité et probablement la migration (Hamlett *et al.*, 1999).

## E/ Le télencéphale

La forme externe et la taille relative du télencéphale varient considérablement parmi les Élasmobranches. Chez les raies, les télencéphales les plus larges sont présents chez les Myliobatidés, et plus précisément chez les raies du genre *Mobula* (raies aigles et raies manta). Une caractéristique du télencéphale des Élasmobranches est que les deux hémisphères sont fusionnés sur la ligne médiane et interconnectés par la large commissure palléale (Hamlett *et al.*, 1999).

## V/ Les systèmes sensoriels

Les organes sensoriels situés dans la peau des Chondrichthyens reçoivent une grande variété d'informations (Walford et Long, 2018). Les Élasmobranches possèdent notamment trois types de systèmes mécanosensoriels qui permettent de détecter les événements acoustiques et hydrodynamiques : l'oreille interne, la ligne latérale (non présentée ici) et le sens cutané général ou vésicules de Savi. Les mouvements absolus peuvent être détectés avec les mécanorécepteurs de l'oreille interne. En revanche, la ligne latérale ne détecte que le mouvement entre l'animal et l'eau environnante. Si ces mouvements sont suffisamment forts, le sens cutané général peut également être stimulé (Hamlett et *al.*, 1999).

## A/ Les systèmes olfactif et gustatif

Les Élasmobranches ont des sens olfactif et gustatif particulièrement sensibles jouant un rôle majeur dans la médiation de leurs réponses comportementales. Les stimuli olfactifs comprennent les produits biochimiques libérés par les organismes aquatiques, dont certains peuvent révéler la présence et l'emplacement d'aliments, de partenaires ou d'autres congénères. Détecter ces stimuli passe par au moins deux canaux différents de chimioréception : l'olfaction (odeur) et la gustation (goût) (Hamlett et *al.*, 1999).

### 1. Le système olfactif

L'olfaction joue un rôle important dans l'alimentation (détection et localisation) et l'accouplement des Chondrichthyens (Ferrando *et al.*, 2019). Les organes olfactifs complexes sont caractérisés par une variabilité morphologique notable entre les espèces. Les narines présentent un système de valves qui permet l'entrée et la sortie d'eau par deux ouvertures différentes, ainsi que le passage par les cavités nasales où se situent les lamelles sensibles (Last *et al.*, 2016a). Chez de nombreuses espèces, le système olfactif est soit en association étroite avec la bouche, soit relié à celle-ci par un sillon, permettant l'irrigation de l'épithélium olfactif au moyen de la pompe bucco-pharyngée. Les cavités nasales et cérébrale sont reliées par le canal olfactif ou un passage postéro-médial ou médial à travers la paroi pré-orbitaire (Hamlett et *al.*, 1999).

L'organe olfactif est composé d'un ensemble de lamelles olfactives primaires attachées à un support central appelé raphé. Ces dernières présentent des plis secondaires sur les deux faces (Figure 62). L'épithélium non sensoriel recouvre le bord des lamelles, alors que l'épithélium sensoriel recouvre la face des lamelles et les plis secondaires. Ce dernier est recouvert de mucus où les molécules odorantes et la partie dendritique spécialisée, des neurones olfactifs récepteurs, sont en contact (Figure 62). Les axones se projettent vers le télencéphale, en particulier vers le bulbe olfactif qui est le site principal d'intégration du signal olfactif (Ferrando *et al.*, 2019). Le nombre de lamelles olfactives est de 110 chez *P. violacea*, avec un pourcentage moyen d'augmentation de la surface épithéliale due aux plis secondaires de 70 % (Ferrando *et al.*, 2019).

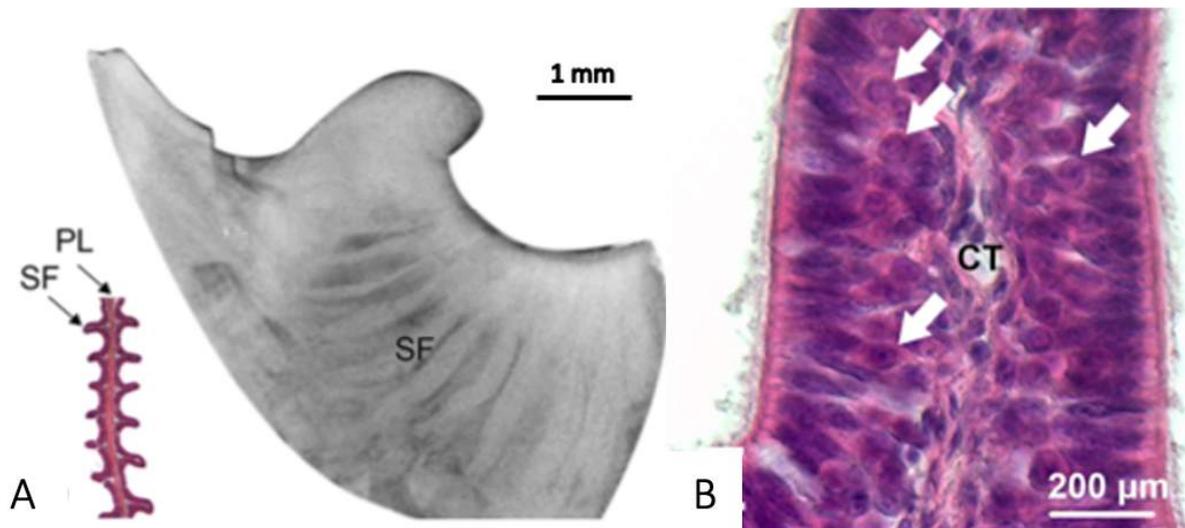


Figure 62 : coupes histologiques d'une lamelle olfactive et de l'épithélium olfactif de *Pteroplatytrygon violacea*. A : les plis secondaires sont visibles en surface de la lamelle olfactive ; B : des deux côtés du tissu conjonctif, l'épithélium sensoriel est visible avec les neurones sensoriels olfactifs (flèches) repérables par leurs noyaux ronds avec un nucléole évident. CT : tissu conjonctif ; PL : lamelle primaire ; SF : pli secondaire. Source : Ferrando *et al.*, 2019.

## 2. Le système gustatif

Les récepteurs du système gustatif sont les papilles gustatives ou bourgeons terminaux. Les papilles gustatives se trouvent dans la muqueuse épithéliale de la bouche et du pharynx. La structure de ces papilles est similaire à celle décrite pour d'autres Vertébrés : les cellules épithéliales du dessus de la papille sont modifiées en cellules sensorielles, qui se terminent par une courte projection en forme de cheveux. Il existe 10 à 12 de ces papilles gustatives chez *P. violacea* (Beckett et Wilson, 1970).

Chez les requins la gustation, plus précisément les papilles gustatives, est impliquée dans la détection de très faibles concentrations de substances présentes dans l'eau, comme le sang, et permettrait de discriminer différents types d'aliments (Long *et al.*, 2018).

## B/ Les systèmes mécanosensoriels

Chez les poissons cartilagineux, les spiracles fonctionnent comme des propriocepteurs surveillant la position de l'hyomandibule.

### 1. Le système vestibulaire et acoustique

Les oreilles sont situées dans des capsules otiques à parois cartilagineuses juste à côté de la boîte crânienne dans la partie postérieure du chondocrâne (Hamlett *et al.*, 1999).

Les oreilles internes autrement appelé labyrinthes, varient considérablement en termes de formes chez les Élasmobranches. Elles sont en contact avec le milieu extérieur par des canaux endolymphatiques (Figure 63) s'ouvrant par deux pores cutanés, juste derrière les yeux (Last *et al.*, 2016a). La cochlée est absente. Il existe trois organes otolithiques (Figure 63) que sont la lagena, l'utricule et le saccule (Hamlett *et al.*, 1999). Chaque organe est équipé d'une macula, qui contient les cellules ciliées sensorielles, recouverte d'une cupule dans laquelle sont noyés des granules de phosphate de calcium ou otoconie. Ces structures similaires à celles retrouvées chez les poissons osseux diffèrent par leur composition phosphatée et non carbonatée (Schnetz *et al.*, 2019). Ces otoconies sont plus lourdes que l'endolymphe environnante et stimulent ainsi les cellules ciliées sous-jacentes. Les trois canaux semi-circulaires (Figure 63), remplis de fluide labyrinthique, sont disposés à angle droit dans différents plans afin de couvrir les trois dimensions de l'espace. À une extrémité, chaque canal s'élargit en une ampoule sphérique qui abrite un épithélium composé de cellules ciliées sensorielles et de cellules de soutien. Les cils des cellules ciliées se projettent dans la lumière de l'ampoule où ils sont pris dans une cupule gélatineuse, qui est déplacée par le mouvement de l'endolymphe dans le canal (Hamlett *et al.*, 1999).

De plus, les poissons cartilagineux possèdent un organe non otolithique, la macula neglecta. Cette macula est située dorsalement au saccule. Cet organe, qui détecte les vibrations, est impliqué dans la détection des sons sous-marins de basse fréquence (Fay *et al.*, 1974), notamment de 40 hertz (Hz) (Seret, 1990). La distance de détection d'une vibration sonore peut-être de deux kilomètres chez les requins (Seret, 1990).

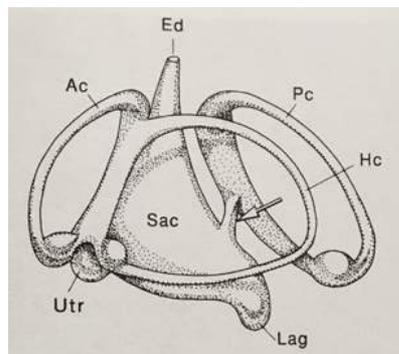


Figure 63 : schématisation en vue latérale de l'oreille interne de la raie électrique, *Torpedo nobiliana*. La flèche blanche montre le canal postérieur. Lag : lagena ; Ac : canal semi-circulaire antérieur ; Ed : canal endolymphatique ; Hc : canal semi-circulaire horizontal ; Pc : canal semi-circulaire postérieur ; Sac : saccule ; Utr : Utricule. Source : Hamlett *et al.*, 1999.

## 2. Les vésicules de Savi

Les vésicules de Savi sont des organes canaux transformés du système latéro-sensoriel principalement de la région ventrale du corps. Les vésicules sont disposées en longues rangées simples (100 à 120 de chaque côté) sous la peau. Les vésicules ont un diamètre de deux à trois millimètres. L'épithélium sensoriel se compose de deux types de cellules, les cellules ciliées sensorielles, type classique de mécanorécepteurs et les cellules de soutien. Du sommet de chaque cellule ciliée, un faisceau de poils sensoriels s'étend dans la cupule gélatineuse (Nickel et Fuchs, 1974). Elles sont impliquées dans la détection des vibrations du substrat (Hamlett *et al.*, 1999).

## VI/ Le système hématopoïétique

Les Élasmobranches possèdent moins de tissu érythropoïétique et granulopoïétique en pourcentage du poids corporel que les Vertébrés supérieurs. Chez les Mammifères, les deux représentent 3 % du poids corporel ; chez *Scyliorhinus canicula* et *Raja batis*, ils ne représentent que 0,6 à 1 % du poids corporel (Hamlett *et al.*, 1999).

### A/ Les organes lymphoïdes primaires

Chez les raies le thymus persiste à travers les années comme un large organe. Il s'organise avec un cortex et une médulla. Les cellules que l'on retrouve et l'architecture sont similaires à celles des autres Vertébrés, à l'exception des corpuscules thymiques absents et des kystes épithéliaux peu fréquents (Hamlett *et al.*, 1999).

Chez les Élasmobranches, la moelle osseuse étant absente ce sont deux organes uniques à ce groupe qui prennent le relais : l'organe de Leydig et l'organe épigonal (Hamlett *et al.*, 1999). Le premier apparaît comme une large masse blanche ou rose dans la paroi de l'œsophage et s'étend dorsalement et ventralement de la région buccale au cardia. Il est composé de polynucléaires éosinophiliques, d'hétérophiles et de lymphocytes. Le second, localisé dans la partie médiale des gonades au niveau des mésentères, est un organe lymphomyéloïde impliqué dans l'hématopoïèse. Il serait toujours bilatéral d'après Culpepper et Mylniczenko (2017), tandis que Hamlett *et al.* (1999) mentionne une structure unique ou paire. Des cellules granulopoïétiques sont présentes chez certains Élasmobranches. Par ailleurs, les processus de différenciation fonctionnelle des lymphocytes T et des lymphocytes B, sont inconnus chez ces derniers.

### B/ La rate, organe lymphoïde secondaire

La rate des Élasmobranches est grande, en forme ellipsoïde (Figure 64). C'est un organe brun foncé, de forme triangulaire ou légèrement allongée et qui repose généralement contre la petite courbure de l'estomac (Santhanam, 2017). Elle se compose de masses de pulpe blanche, principalement situées autour de gros vaisseaux sanguins, et d'une pulpe rouge. La rate est considérée comme le site principal de synthèse des anticorps (Hamlett *et al.*, 1999).

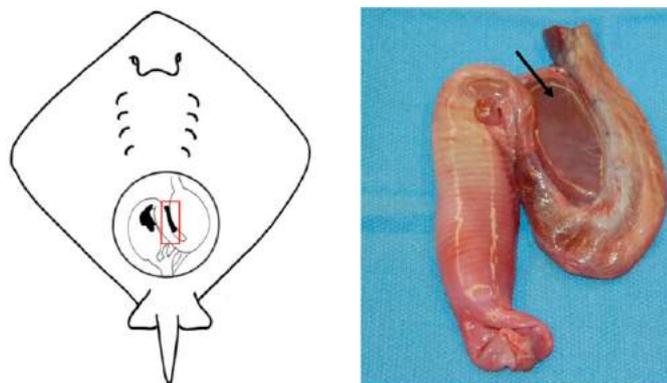


Figure 64 : localisation schématique et photographie de la rate en vue ventrale chez la raie pastenague américaine, *Hypanus americanus*. Source : Culpepper et Mylniczenko, 2017.

## VII/ Le système circulatoire et la pompe cardiaque

Les Élasmobranches diffèrent grandement des Téléostéens dans la mesure où leurs systèmes circulatoires sont sous contrôle autonome direct. Le cœur a un contrôle vagal direct et puissant mais n'a pas d'innervation sympathique (Hamlett *et al.*, 1999).

### A/ Système circulatoire périphérique

Le plan de base du système circulatoire des Vertébrés est conservé. Chez les Élasmobranches les veines sont divisées en veines viscérales (celles du foie) et somatiques (toutes les autres veines). De plus, il existe un système circulatoire secondaire composé de quatre veines secondaires proéminentes et interconnectées (les vaisseaux cutanés dorsaux, latéraux et ventraux) en évidence sous la peau et manifestement homologues à ceux des Téléostéens. Chez ces derniers on sait qu'il existe un second réseau d'artères, de capillaires et de veines, naît des artères efférentes dorsales et de l'aorte dorsale, avec un rôle dans les échanges d'eau et d'ions. Il se situe en parallèle du système circulatoire principal. Le sang dans ces vaisseaux secondaires a tendance à avoir un taux d'hématocrite inférieur car des microvillosités empêchent le passage des érythrocytes en proportion variable. Ces vaisseaux sont en grande partie absents du système nerveux, des muscles squelettiques et des organes solides (rate, foie) du système digestif ; ils sont bien représentés dans les épithéliums en contact avec le milieu extérieur (branchies, muqueuse intestinale, peau) (Hamlett *et al.*, 1999).

### B/ Le cœur

Chez les Élasmobranches, le péricarde pariétal (externe), semi-rigide, devient le péricarde viscéral, ou épicarde, au niveau des cavités cardiaques. Il est séparé du cœur par un grand volume de liquide péricardique et sa disposition structurelle fait qu'il reste fixe pendant le cycle cardiaque. Ces éléments ont des conséquences fonctionnelles puisqu'ils contraignent les performances contractiles du cœur. Ce dernier s'organise de manière similaire à celui des Téléostéens, à savoir un sinus veineux, un atrium, un ventricule et un cône artériel (Figure 65). Chez les Élasmobranches, les orifices atrio-ventriculaire et cono-ventriculaire sont disposés latéralement l'un par rapport à l'autre. Pour cette raison, le ventricule présente une apparence en « S », ce qui peut contraindre la conception myoarchitecturale globale du ventricule et entraîner des différences dans les déterminants mécaniques de la performance ventriculaire et dans le flux directionnel du sang (Hamlett *et al.*, 1999).

La mécanique circulatoire est analogue à celle retrouvée chez les Téléostéens (Figure 66). Chaque région présente des adaptations du tissu myocardique et des caractéristiques structurelles qui reflètent leurs fonctions hémodynamiques et qui permettent d'assurer un flux sanguin adéquat vers la périphérie, malgré une perte de pression à travers les branchies. Par ailleurs, l'arrangement structurel du système circulatoire constitué de vaisseaux étroits et fermés, facilite des pressions intravasculaires plus élevées (Hamlett *et al.*, 1999).

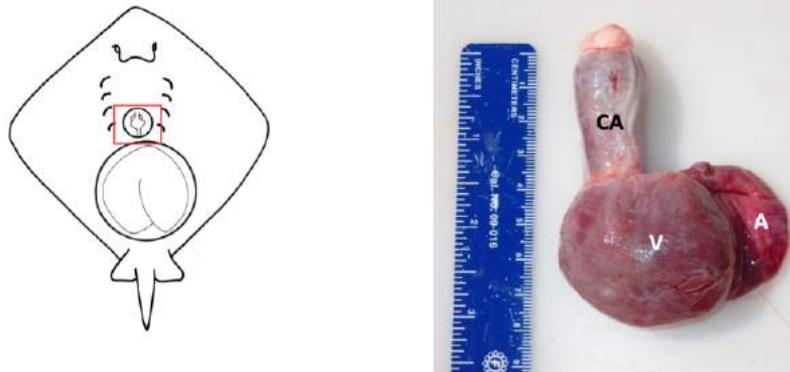


Figure 65 : localisation schématique et photographie du cœur en vue ventrale chez la raie pastenague américaine, *Hypanus americanus*. A : atrium ; CA : cône artériel ; V : ventricule. Source : Culpepper et Mylniczenko, 2017.

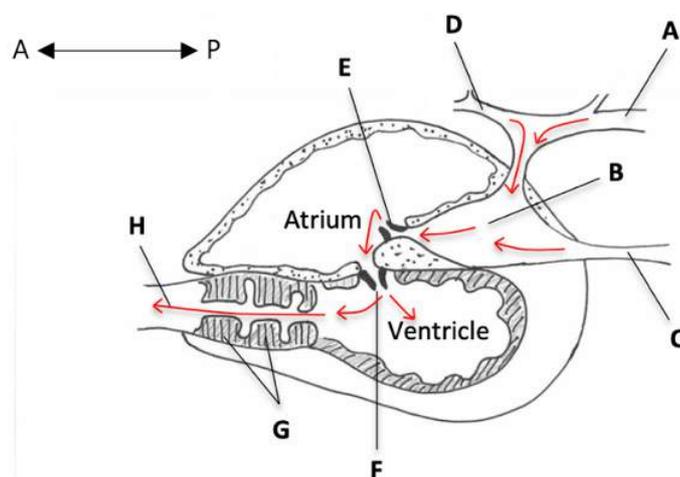


Figure 66 : schématisation de la structure du cœur et visualisation de la direction du flux sanguin. Les flèches rouges indiquent le sens de circulation du sang. Le péricarde n'est pas représenté. A : veine cardinale postérieure ; B : sinus veineux ; C : veine hépatique ; D : veine cardinale antérieure ; E : valve sinoatriale ; F : valve atrioventriculaire ; G : valves coniques ; H : cône artériel. D'après Culpepper et Mylniczenko, 2017.

Par ailleurs, la lumière péricardique communique avec la cavité péritonéale par le canal péricardio-péritonéal. Le canal naît dorsalement au-dessus de l'oreillette, et après avoir traversé le septum le long de la surface ventrale de l'œsophage, il se termine par deux ouvertures dans la cavité péritonéale. Cette communication est flasque et non manifeste à moins que la pression du liquide péricardique ne dépasse celle de la cavité péritonéale (Hamlett *et al.*, 1999)

Enfin, le cœur hautement vascularisé est nourri par deux voies d'approvisionnement, ontogénétiquement et morphologiquement distinctes, la lacunaire et la vasculaire. Le système lacunaire, alimenté par le sang veineux de la lumière cardiaque, permet la nutrition précoce du myocarde lors de sa croissance puis le système vasculaire prend le relais. Ce dernier, aussi désigné sous le nom de circulation coronaire, est constitué de réseaux artériels et veineux (Hamlett *et al.*, 1999).

## VIII/ Le système respiratoire

Comme chez les autres poissons, les branchies des Élasmobranches sont une interface critique entre les environnements interne et externe, et jouent un rôle essentiel dans les échanges gazeux, l'équilibre des ions et du pH, et l'excrétion des déchets azotés (Wegner, 2015). Malgré une architecture fonctionnelle conservée, le terme « Élasmobranches » fait référence à l'attachement unique des filaments branchiaux à un septum interbranchial (Figure 68, A) en forme de plaque qui part de chaque arc branchial et à l'absence d'opercule protégeant les branchies (Figure 67) (Wegner, 2015).

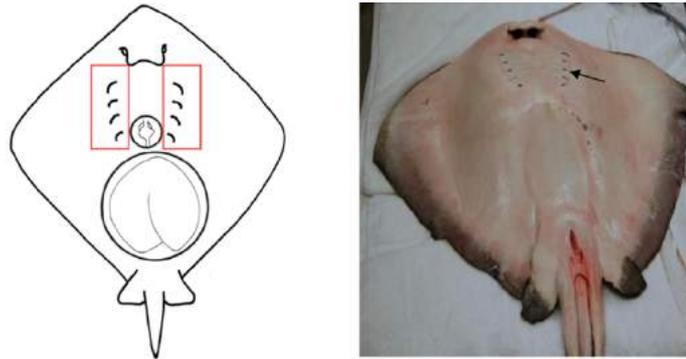


Figure 67 : localisation schématique et in situ des fentes branchiales en vue ventrale chez la raie pastenague américaine, *Hypanus americanus*. Source : Culpepper et Mylniczenko, 2017.

L'ensemble des filaments branchiaux, en forme d'arc de chaque côté d'un septum, s'appelle hémibranche. Les hémibranches antérieure et postérieure forment ce qu'on appelle l'holobranchie. À l'intérieur de l'ouverture du spiracle chez les raies (Figure 68, B) se trouve la pseudo-branchie, une hémibranche mandibulaire réduite. Elle conserve encore quelques caractéristiques de sa structure branchiale avec un groupe de lamelles soutenues par des rayons branchiaux (Wegner, 2015). Elle est située directement sur la voie vasculaire principale menant au cerveau et à l'œil. Sa fonction précise n'est pas connue mais l'analogie avec les poissons Téléostéens laisse supposer que les récepteurs potentiellement présents pourraient monitorer l'eau entrant dans le pharynx et le passage du sang vers le cerveau. En plus du septum interbranchial qui lie les filaments et renforce la direction de la sortie d'eau, il existe de fines extensions charnues de l'arc branchial (Figure 68, A et Figure 69) sur chaque hémibranche qui lient les filaments adjacents sur le bord où entre l'eau (Wegner, 2015). À une fonction dans la promotion d'un écoulement plus efficace pour les échanges gazeux, s'ajoute l'hypothèse que les projections charnues peuvent aider à promouvoir la stabilité lamellaire.

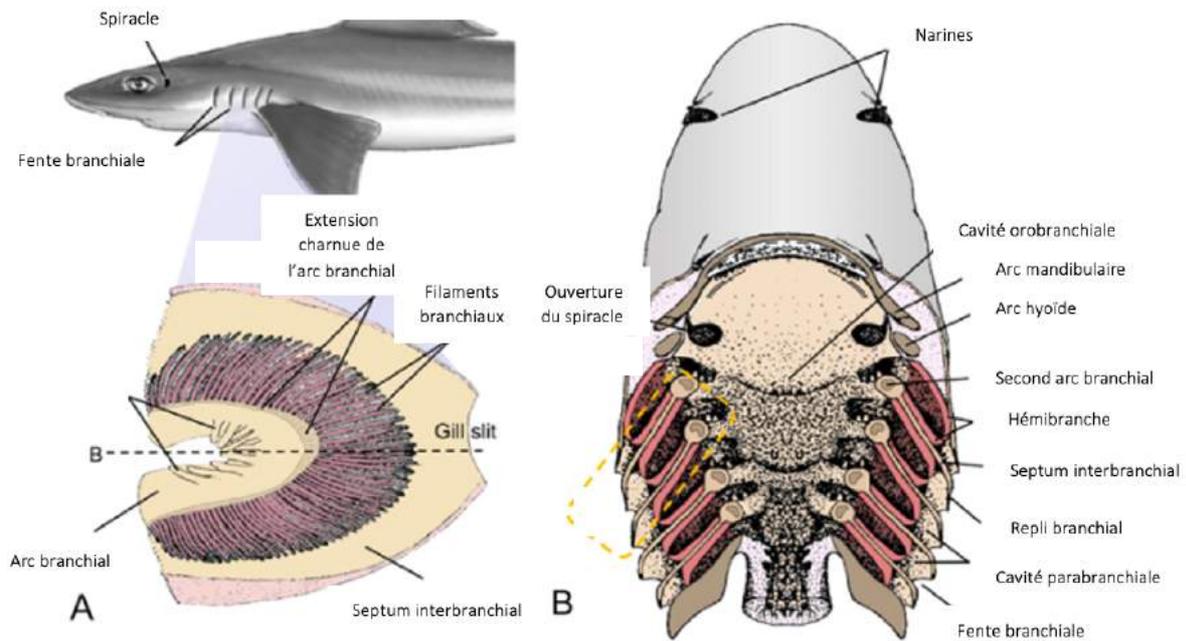


Figure 68 : schématisation de la morphologie branchiale des Élasmobranches. A : vue latérale agrandie de l'hémibranche antérieure d'un seul arc branchial ; B : vue ventrale (en regardant vers le toit de la cavité orobranchiale) d'une coupe frontale à travers la région branchiale montrant la relation entre les cavités oro- et parabranchiales et les branchies. Source : Wegner, 2015.

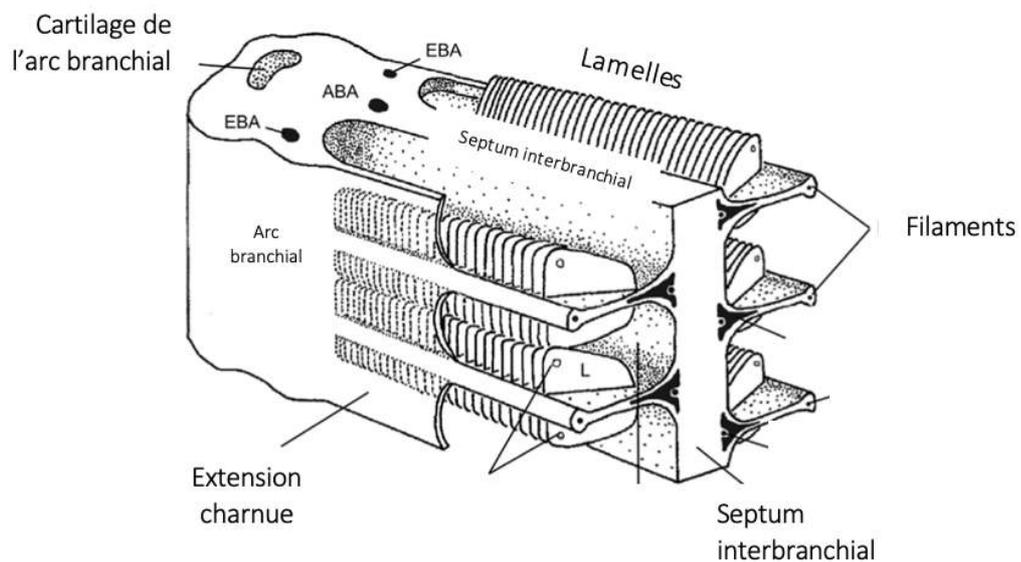


Figure 69 : schématisation détaillée d'une coupe transversale à travers l'arc branchial d'un Élasmobranché. Le septum interbranchial porte les filaments branchiaux eux-mêmes constitués de lamelles. On observe, à droite, une extension charnue de l'arc branchial. ABA : artère branchiale afférente ; EBA : artère branchiale efférente ; L : lamelle. Source : Wegner, 2015.



## ANNEXE 3 : Compléments sur la morphologie des Batoïdes

### I/ Morphologie commune des raies

La forme du corps fournit un bon indicateur de l'histoire de vie et des stratégies écologiques développées par les raies. De plus, les variations dans les différentes régions du squelette continuent d'être une source majeure d'information concernant leur systématique et leurs relations évolutives (Last *et al.*, 2016a). Il existe des éléments communs de topographie, plus ou moins reconnaissables, malgré des formes très diverses (Figure 70) (Hamlett *et al.*, 1999). La tête s'étend du museau à la région branchiale et se divise en trois parties : le rostre ou museau devant les yeux et la bouche puis la région orbitale qui comprend les yeux et la bouche, et enfin la région hyobranchiale composée des branchies et des spiracles (Hamlett *et al.*, 1999).

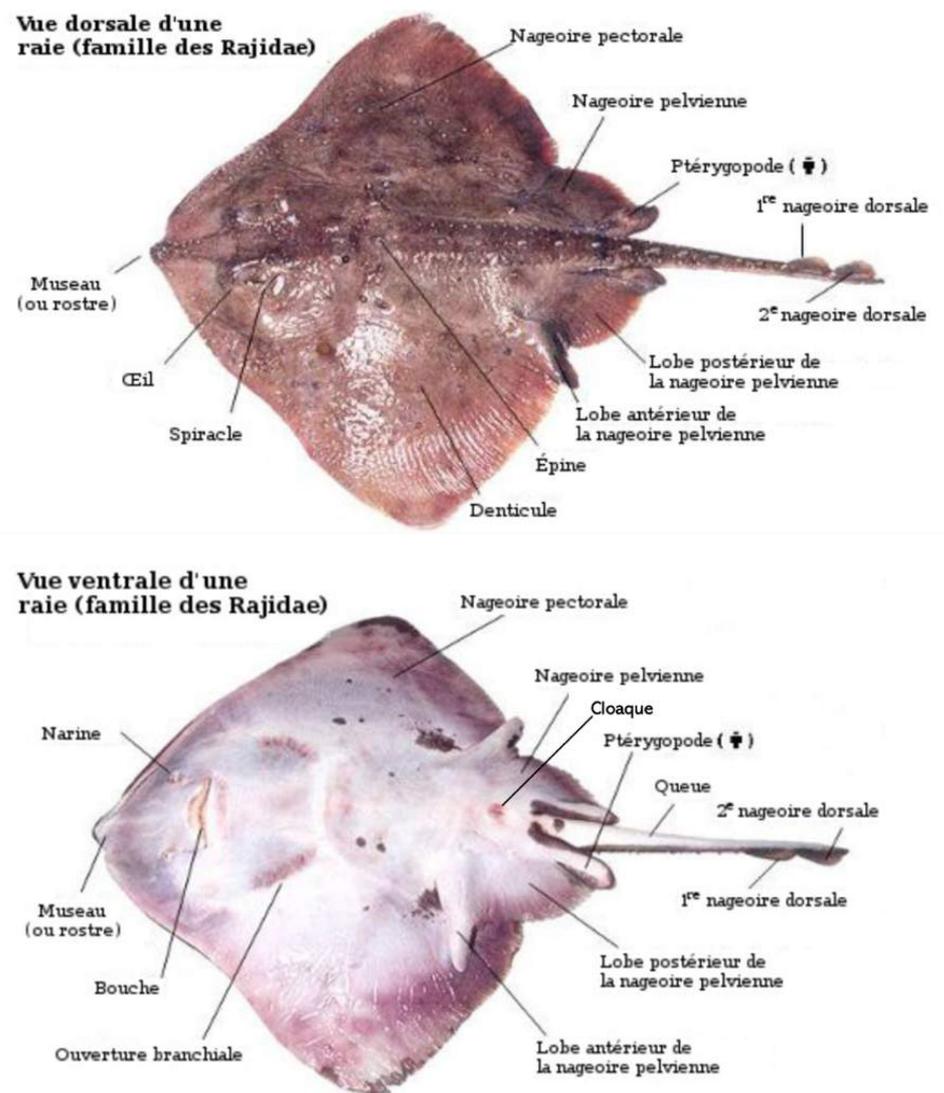


Figure 70 : illustration de la morphologie et des éléments anatomiques visibles chez une raie de la famille des Rajidés. Source : Allen *et al.*, 2006.

Les narines sont bien développées et présentent parfois un rideau nasal de formes variées (Figure 71) (Last *et al.*, 2016a). Le disque pectoral est unifié avec la tête et le tronc excepté chez les Pristidés (poissons scies) et les Rhinidés (poissons-guitares) (Last *et al.*, 2016a), deux familles de poissons appartenant aux raies malgré leur morphologie plus proche de celle des requins. Les variations de formes du disque, selon le stade de développement et les sexes, compliquent l'identification des espèces et mènent parfois à des erreurs. Souvent les jeunes ont un disque plus rond et les mâles tendent à avoir un disque plus incurvé avec un museau plus long (Last *et al.*, 2016a). Par ailleurs, la première nageoire dorsale peut s'étendre au-dessus de la base des nageoires pelviennes ou en arrière au niveau du milieu ou de la fin de la queue précaudale (avant les vertébrés caudales). De nombreuses raies ont perdu cette nageoire ou elle est considérablement réduite et constitue des plis charnus ventraux et/ou dorsaux le long de la queue. La seconde nageoire dorsale est disparue chez de nombreuses raies pastenagues. Enfin la nageoire anale est absente chez toutes les raies. La queue précaudale est robuste et musculeuse chez de nombreuses raies et, en conjonction avec le tronc et la nageoire caudale, elle sert comme organe primaire de locomotion. Cependant chez les pastenagues, la queue et la nageoire caudale sont plus ou moins réduites (petite, vestigiale ou absente), en lien avec l'expansion du disque et l'incorporation du tronc dans celui-ci, et peuvent avoir d'autres rôles comme la défense (épines venimeuses). La forme, la longueur et la présence de plis cutanés sur les bords supérieurs, inférieurs ou latéraux de la queue ainsi que leur hauteur, longueur, forme et position sont importantes pour définir les familles, les genres et les espèces (Last *et al.*, 2016a).

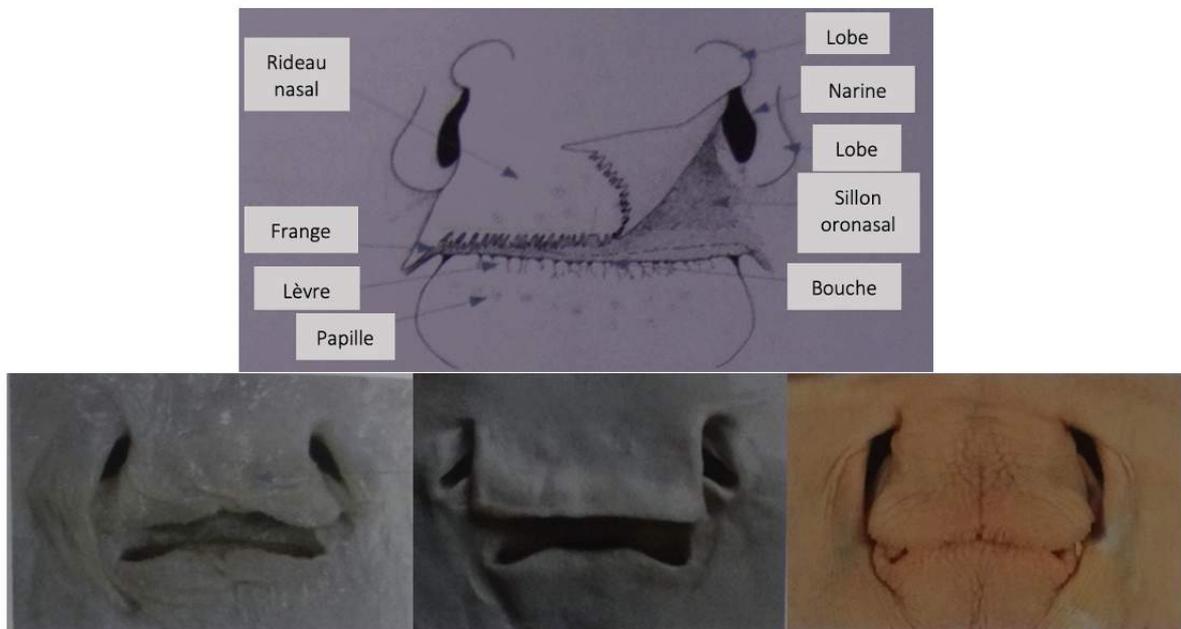


Figure 71 : schématisation de la région oronasale et illustration des formes du rideau nasal chez différentes espèces de raies. D'après Last *et al.*, 2016a.

## II/ Morphologie commune à l'ordre des Myliobatiformes

Au sein de cet ordre, la surface du corps est variable (Figure 72), présentant habituellement des denticules dermiques et parfois des épines qui peuvent former une ligne médiale le long du dos. Le museau, de formes variables, est modérément long, largement angulaire et marqué par une absence de cartilage rostral. Les narines sont modérément larges, proches l'une de l'autre et de la bouche, avec un pli nasal antérieur qui forme un large rideau nasal et des sillons naseaux sont présents. Les cartilages antéorbitaux reliant le neurocrâne et le disque pectoral sont petits (Hamlett *et al.*, 1999).

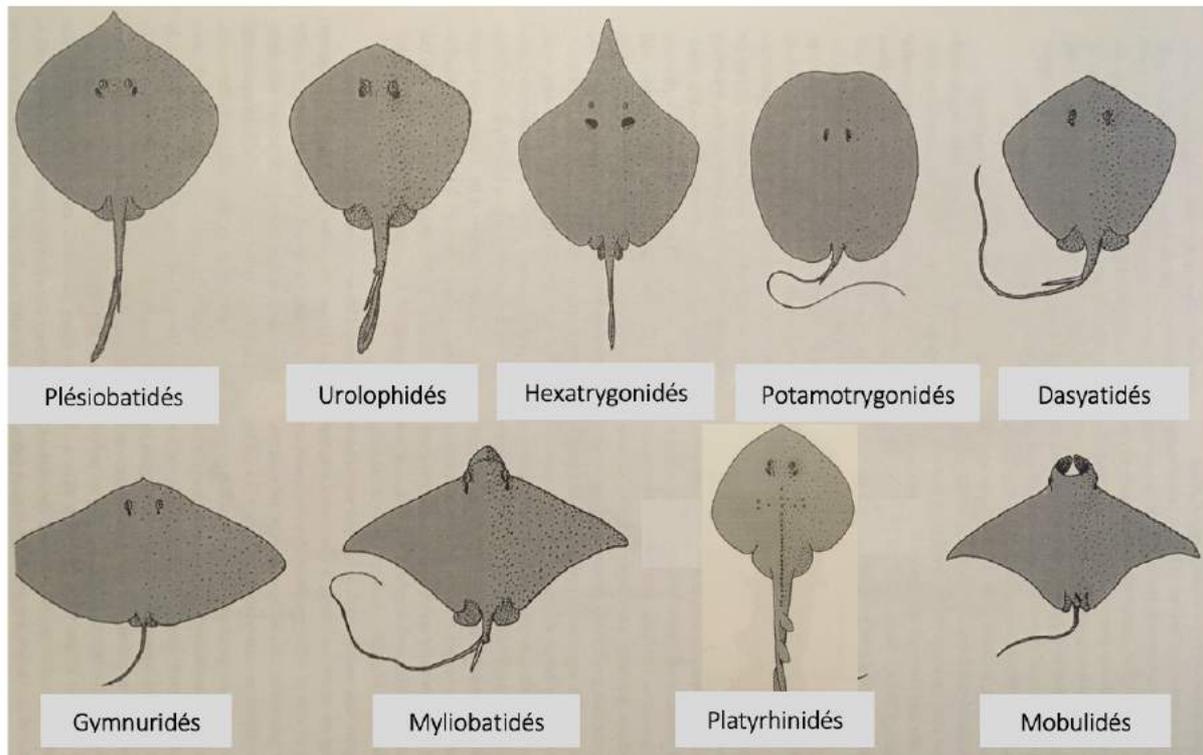


Figure 72 : illustration des diversités morphologiques des familles de raies au sein de l'ordre des Myliobatiformes. Il manque les familles des Zanobatidés et des Urotrygonidés (Frisk, 2010). D'après Hamlett *et al.*, 1999.

Une nageoire dorsale arrondie ou angulaire au-dessus ou derrière les nageoires pelviennes dans la partie antérieure de la queue, qui ne présente pas de lobe ventral, peut être présente. Par ailleurs, les nageoires pelviennes ne sont pas divisées en un lobe antérieur et un lobe postérieur. De plus, leur origine est antérieure aux extrémités arrière libres des nageoires pectorales. Ces dernières forment un disque pectoral ne présentant pas d'organes électriques et les mâles ne possèdent pas d'épines alaires. La queue allongée ne présente pas d'organes électriques latéraux (Hamlett *et al.*, 1999).

### III/ Morphologie commune des raies de la famille des Dasyatidés

Le rideau nasal est complet et présente une frange marquée (Santhanam, 2017) ; il recouvre une partie des narines et peut être partiellement différencié en barbillons sensoriels (détection de la nourriture) (Last *et al.*, 2016a). La bouche est petite et subterminale, avec des dents petites à modérément larges qui ne forment pas de plaque dentaire (Hamlett *et al.*, 1999). Les fentes branchiales sont au nombre de 5 (Last *et al.*, 2016a).

Le disque pectoral ovale à circulaire ou rhombique, relativement plat en vue latérale, est environ 1,2 fois plus large que long (Santhanam, 2017). Les adultes mesurent de 23 cm à 2,2 m de largeur de disque et jusqu'à 600 kg ce qui les classe parmi les plus larges de tous les poissons (Last *et al.*, 2016a). La peau est entièrement lisse ou recouverte à des degrés variables d'écailles placoïdes, d'épines et de tubercules (Last *et al.*, 2016a).

La longue queue en forme de fouet n'intervient plus dans la locomotion mais peut servir de défense. En effet, selon les espèces, un à quatre aiguillons avec des barbes peuvent être présents sur la face dorsale de la queue (Santhanam, 2017). Cette dernière présente des plis de peaux charnus sur la face dorsale et/ou ventrale vestiges de la nageoire caudale mais il n'y a pas de plis charnus latéraux (Last *et al.*, 2016a). La première nageoire dorsale est absente ou indistincte lorsqu'elle est présente et la seconde est disparue chez de nombreuses espèces (Last *et al.*, 2016a). Les nageoires pelviennes sont en partie ou totalement cachées par le disque pectoral (Last *et al.*, 2016a) et la nageoire anale est absente (Santhanam, 2017).

Pour conclure, les données de la littérature concernant les raies pastenagues varient considérablement en qualité due à la mauvaise identification des espèces, et l'exhaustivité, les considérations méthodologiques et les efforts de recherche inégaux. Les données peuvent également varier pour une même espèce d'une région à une autre (Last *et al.*, 2016a).

## ANNEXE 4 : Compléments sur la physiologie des Chondrichthyens

### I/ Homéostasie et osmorégulation

Les poissons d'eau salée ont développé une variété de stratégies d'adaptation pour faire face à un environnement avec une osmolarité d'environ 1000 milliosmoles (mOsm) par litre (L). Ils maintiennent le sodium ( $\text{Na}^+$ ) et le chlorure ( $\text{Cl}^-$ ) plasmatiques autour de 250 millimoles (mmol), tandis que les 500 mOsm/L restants sont constitués d'osmolytes organiques, à savoir l'urée et le TMAO. Ces deux dernières molécules représentent un tiers des osmolytes plasmatiques et tissulaires (Hamlett *et al.*, 1999). L'ensemble de ces molécules et ions sont librement perméables à travers la membrane endothéliale et ils sont les principaux déterminants osmotiques du mouvement des fluides entre la raie et son environnement. Les mécanismes de transports d'ions et d'eau, reposant sur les gradients de pression osmotique et hydrauliques, sont régis par les mêmes règles que chez les autres Vertébrés. Cependant, il existe une accumulation active de  $\text{Na}^+$  et de  $\text{Cl}^-$  par les branchies en tant que partie du système de régulation acide-base impliqué dans l'excrétion des ions hydrogène et du bicarbonate. Bien qu'il y ait un efflux de sel à travers les branchies, celui-ci est substantiel par rapport à l'afflux, et il y a donc une accumulation de sel. Cette dernière est exacerbée par l'alimentation (ingestion de proies et d'eau de mer). Aussi efficace que les reins soient dans l'équilibre urée et TMAO, ils ne peuvent pas augmenter l'excrétion de sel sans une augmentation parallèle du volume d'urine car ils n'ont pas la capacité de produire de l'urine avec une concentration en électrolytes supérieure à celle du plasma. Ainsi, la capacité à long terme du rein à excréter des sels dépend de l'afflux d'eau osmotique (Hamlett *et al.*, 1999). Seule la glande rectale a la capacité de sécréter une solution incolore, avec environ deux fois la concentration de sel du plasma sanguin (Santhanam, 2017). L'importance de cette glande devient évidente lorsque l'afflux d'eau est réduit, ou plus important, lorsque l'apport de sel augmente. Les sécrétions de la glande rectale sont déclenchées par des stimuli osmotique (en particulier  $\text{NaCl}$ ) et volumique (expansion du volume intravasculaire), et qu'un signal hormonal est probablement impliqué. Le taux de sécrétion oscille sur une période de 24 heures mais il ne semble s'arrêter complètement à aucun moment. Pour résumer, la glande fonctionne avec des pompes, des symports ( $\text{Na}^+/\text{K}^+/\text{Cl}^-$ ), et des gradients électrochimiques et de concentrations (Figure 73). Par ailleurs, les processus de régulation sont multiples et complexes, et de nombreuses molécules ont été identifiées à différents endroits de la glande rectale. Aucune preuve ne suggère toutefois que les stimuli de sécrétion sont les mêmes chez tous les Élasmobranches ou que les sécrétagogues (substance qui provoque la sécrétion d'une autre) ont une origine commune ou une identité chimique. Ces différents aspects ne seront pas développés plus amplement, toutefois le schéma ci-contre résume les éléments majeurs du fonctionnement et de la régulation de la glande rectale. D'autres organes osmorégulateurs tels que les branchies et le tractus gastro-intestinal sont également utiles au maintien de l'équilibre du milieu interne. La régulation du volume de fluide extracellulaire est ainsi réalisée en ajustant la quantité totale d'osmolytes extracellulaires par rapport à l'osmolarité de l'environnement (Hamlett *et al.*, 1999).

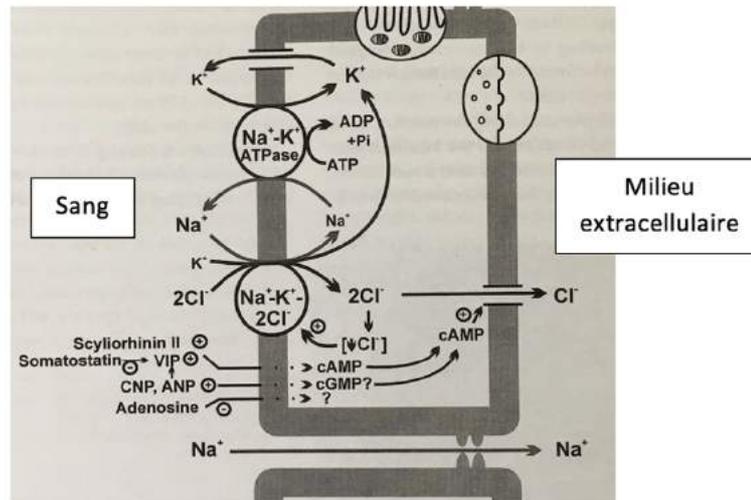


Figure 73 : fonctionnement de la glande rectale et son contrôle chez les Élasmobranchés. ADP : adénosine diphosphate ; ANP : peptide atrial natriurétique ; ATP : adénosine triphosphate ; cAMP : adénosine cyclique monophosphate ; cGMP : Guanosine cyclique monophosphate ; Cl<sup>-</sup> : ion chlorure ; K<sup>+</sup> : ion potassium ; Na<sup>+</sup> : ion sodium ; Pi : phosphate inorganique ; VIP : peptide intestinal vasoactif. Source : Hamlett *et al.*, 1999.

## II/ Physiologie thermique

La chaleur diffuse à travers les tissus plus de dix fois plus rapidement que l'oxygène et les branchies, d'une surface et d'une finesse suffisantes pour permettre au sang qui les traverse de s'oxygéner, entraineront également une uniformisation de la température du sang avec celle de l'eau. Ainsi, toute chaleur du sang, produite par le métabolisme aérobie des tissus, est en grande partie perdue. En conséquence, chez la plupart des Élasmobranchés la température interne est similaire à la température de l'eau ambiante, ce sont des animaux dits ectothermes (Hamlett *et al.*, 1999).

## III/ Les systèmes sensoriels

Outre les signaux olfactifs, visuels, acoustiques, hydrodynamiques et tactiles, les champs électriques et magnétiques véhiculent de nombreuses informations. Il existe quatre sources principales de champs électriques biologiquement pertinents (Hamlett *et al.*, 1999) :

- Les champs électriques produits par les disparités électrochimiques entre le milieu interne et externe d'un animal. Ces champs bioélectriques à courant continu sont généralement faibles (1 à 500 microvolts ( $\mu\text{V}$ ) par cm) mais peuvent atteindre plus de 1000  $\mu\text{V}/\text{cm}$  chez les crustacés blessés. Ils sont également produits à basse fréquence par les mouvements respiratoires ou d'autres mouvements du corps.

- Les champs électriques cinétiques, induits chaque fois que de l'eau (un conducteur) se déplace dans le champ magnétique terrestre. Selon la vitesse d'écoulement, les champs électriques cinétiques ont une amplitude allant jusqu'à 0,5  $\mu\text{V}/\text{cm}$ .

- Les champs induits par un animal receveur en mouvement. Chaque animal en mouvement induit des forces électromotrices dont les gradients sont perpendiculaires à la fois au champ magnétique et à la ligne de mouvement.

- Les champs bioélectriques créés par les organes électriques. Au sein des Élasmobranches les raies sont connues pour avoir un organe faiblement électrique dans la région de la queue, qu'elles utilisent pour la communication. Les organes fortement électriques ne sont présents que chez certaines raies de la famille des Torpénidés et sont utilisés pour la capture de proies.

## A/ Le système électrosensoriel

### 1. Les diverses fonctions

Les comportements médiés par le système électrosensoriel reposent sur la détection de champs bioélectriques de types dipôles faibles ou de champs continus. Il est impliqué dans la détection, la recherche et la capture des proies ; la détection de conspécifiques et la recherche de partenaires lors de la reproduction ; l'évitement des prédateurs ; l'apprentissage et l'habituation ; la navigation et l'orientation ; la perception de la température de l'eau et ses fluctuations (Rivera-Vicente *et al.*, 2011 ; Newton *et al.*, 2019).

### 2. Sensibilité et seuil de détection

Les ampoules de Lorenzini codent l'amplitude du stimulus c'est pourquoi la réponse des récepteurs diminue rapidement après le début de la stimulation (Hamlett *et al.*, 1999) et qu'ils sont plus sensibles aux stimuli sinusoïdaux ou alternatifs, avec de basses fréquences (0,1 à 15 Hz) et de basses tensions (20 nanovolt (nV) par cm à 25  $\mu\text{V}/\text{cm}$ ) (Rivera-Vicente *et al.*, 2011 ; Newton *et al.*, 2019). La sensibilité est la plus élevée dans la plage de 1 à 4 Hz et diminue rapidement à de hautes fréquences (16 à 20 Hz). Par ailleurs, l'extrême sensibilité aux petits stimuli (1  $\mu\text{V}$ ) est préservée même en présence de champs continus importants (par exemple, 1 mV) (Hamlett *et al.*, 1999). La réponse sensorielle des électrorécepteurs est dictée, en partie, par la structure moléculaire des canaux ioniques présents dans les membranes des cellules sensorielles. Par ailleurs, les récepteurs de plusieurs cellules convergent sur un seul nerf afférent, ce qui augmente la sensibilité et réduit le seuil de réponse aux stimuli inférieurs à 1 nV/cm (Rivera-Vicente *et al.*, 2011).

### 3. Physiologie et intégration centrale

Les caractéristiques des champs électriques induits lors de la nage permettent d'avoir une idée de la position et de la direction de l'animal dans l'espace sur la base de la stimulation différentielle des électrorécepteurs. Chaque canal ampullaire peut-être projeté dans l'espace à partir de la mesure de ses coordonnées, celles du pore électrosensoriel et de son ampoule associée, par rapport à l'axe médian longitudinal du corps. Ces projections dans l'espace en utilisant l'azimut et l'élévation, qui sont des coordonnées sphériques, permettent de passer à un espace en trois dimensions à partir d'un système à deux coordonnées (Figure 74). On peut procéder ainsi pour chaque canal ampullaire afin de déterminer quelle partie de l'environnement est échantillonnée, puis l'ensemble des projections des canaux des différents groupes ampullaires et l'intensité perçue sont intégrés de manière centrale permettant de déterminer la localisation du stimulus initial.

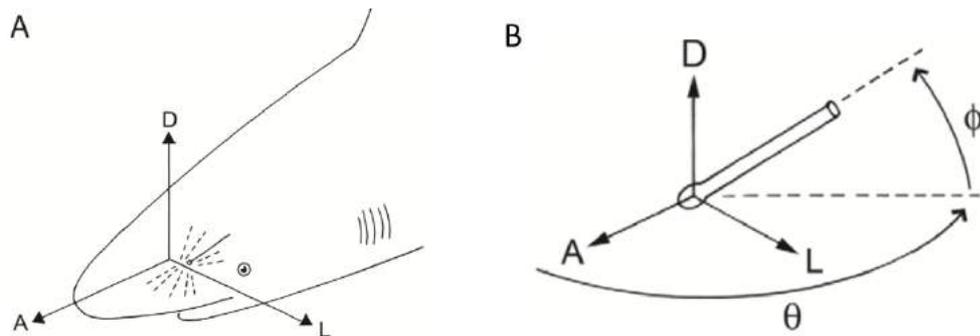


Figure 74 : directions des projections des canaux électrosensoriels par rapport au corps du requin. (A) : les projections sont effectuées à partir de l'axe central du corps et sont antérieures (A), dorsales (D) ou latérales (L), avec des projections complémentaires postérieures, ventrales et médianes, respectivement (non illustrées) ; (B) : les vecteurs de projection sphérique pour chaque canal ampullaire sont exprimés en direction par rapport au corps du requin. Les origines des directions se trouvent à l'ampoule et ont des projections relatives à la direction antérieure. L'azimut ( $\theta$ , thêta) est calculé comme l'angle de déviation de la direction antérieure dans le plan horizontal, et l'élévation ( $\Phi$ , phi) dans le plan vertical orthogonal. Source : Rivera-Vicente *et al.*, 2011.

L'agencement spatial du réseau électrosensoriel est un déterminant important pour la localisation des sources de champ électrique. La distribution des réseaux ampullaires bilatéralement symétriques fournit des informations directionnelles asymétriques en trois dimensions, permettant de comparer les différences d'intensité et d'encoder des informations directionnelles à partir de stimuli électriques complexes (Hamlett *et al.*, 1999 ; Rivera-Vicente *et al.*, 2011 ; Newton *et al.*, 2019). Tout d'abord, les cellules ciliées répondent mieux aux stimuli dont le vecteur est parallèle à celui du canal ampullaire, autrement dit les taux de réponses diminuent à mesure que le vecteur du stimulus devient orthogonal au canal ampullaire. En effet, les stimuli électriques induisent une charge négative au niveau du pore, de la lumière de l'ampoule et de l'extrémité apicale de la cellule ciliée. Plus le vecteur du stimulus devient orthogonal moins la différence de potentiel perçue entre le milieu extérieur et la cellule ciliée est importante. Lorsque cette dernière détecte une charge positive nette, le taux de décharge du nerf afférent diminue, alors qu'il augmente si une charge négative est détectée. Ce taux de décharge afférent code linéairement l'intensité du stimulus. De plus, les ampoules à longs canaux échantillonnent un plus grand segment d'un champ électrique uniforme, et leurs neurones afférents primaires associés reçoivent proportionnellement plus d'excitation (ou d'inhibition) que les ampoules à canaux plus courts.

Par ailleurs, un problème inhérent aux systèmes électrosensoriels est que l'animal doit être capable de détecter des signaux électriques extrêmement faibles en plus de ses propres champs bioélectriques. Les électrorécepteurs des deux côtés du corps sont soumis aux mouvements ventilatoires qui induisent des champs bioélectriques. Ces derniers sont supprimés par les circuits médullaires (connexions inhibitrices entre les noyaux dorsaux de la moelle épinière) via un mécanisme de « rejet de mode commun » (Rivera-Vicente *et al.*, 2011). Le groupe ampullaire hyomandibulaire fournit aux noyaux cérébraux électrosensoriels supérieurs des informations utilisées dans le rejet de ce mode commun (Rivera-Vicente *et al.*, 2011). Un autre mécanisme important d'annulation du bruit a été récemment découvert. Si un stimulus artificiel est couplé aux mouvements ventilatoires, la réponse des neurones à ce

stimulus diminue progressivement sur une période de plusieurs minutes. Cette réponse est médiée par un filtre qui supprime la réafférence indésirable dans la moelle. Ce mécanisme adaptatif de filtration, qui annule les conséquences sensorielles du mouvement propre à l'animal, peut jouer un rôle pas seulement dans le système électrosensoriel mais aussi dans le système mécanosensoriel de la ligne latérale et du système auditif (Hamlett *et al.*, 1999).

## B/ Le système mécanosensoriel

Les cellules sensorielles de la ligne latérale sont des cellules ciliées. Au sommet de chaque cellule ciliée se trouve un faisceau de cils, dont l'un est un kinocilium lié à une seule membrane. Le reste des cils n'a aucune structure interne et sont appelés stéréocils ou stéréovillosités, ayant tous une longueur similaire. La biomécanique des canaux de la ligne latérale fait que le stimulus efficace est une force de cisaillement mécanique, comme les mouvements externes de l'eau, appliquée à l'extrémité distale du faisceau de cils. Ensuite, les mouvements des cils modifient le potentiel électrique de la cellule, qui à son tour module la libération de neurotransmetteurs au niveau de la synapse afférente, reliée au système nerveux central par des fibres nerveuses. Par ailleurs, les cellules ciliées peuvent être en contact avec des fibres nerveuses efférentes dont les corps cellulaires se trouvent dans le cerveau (Hamlett *et al.*, 1999 ; Jordan, 2008).

## C/ Le système vestibulaire

Les organes otolithiques contiennent des récepteurs de gravité qui répondent aux inclinaisons latérales et d'avant en arrière. De plus, ils montrent des réactions claires aux translations linéaires dans les trois plans de l'espace. Les macules ont également des récepteurs de position qui répondent à un changement de position quelle que soit la direction du changement (Hamlett *et al.*, 1999).

Par ailleurs, le fonctionnement des cellules ciliées de l'oreille interne est le même que pour celles de la ligne latérale mécanosensorielle. Seuls les stéréocils présentent une différence car ils sont de longueur différente, leur bordure la plus haute étant celle la plus proche du kinocil. La biomécanique propre à chaque organe otolithique détermine si le stimulus efficace est la gravité, la rotation ou les vibrations de la tête (Hamlett *et al.*, 1999).

## D/ Les vésicules de Savi

Des preuves supplémentaires de la sensibilité des vésicules de Savi aux stimuli mécaniques ont été trouvées par des techniques d'enregistrement modernes. Dans des études électrophysiologiques, les vésicules de Savi se sont révélées être des mécanorécepteurs sensibles aux vibrations de basses fréquences, malgré le fait qu'elles semblent difficilement accessibles à la stimulation mécanique étant complètement fermées. Cependant elles sont entourées d'une substance gélatineuse qui peut être souple et permettre un certain degré de déplacement ou de déformation si une pression locale est appliquée sur la peau (par exemple les vibrations de l'eau provoquées par les proies). Ce déplacement devrait provoquer une déformation de la cupule qui agit sur les cellules ciliées à travers les poils sensoriels. Le faisceau de poils et le sommet de la cellule ciliée sont structurellement polarisés, d'une manière similaire à celle décrite dans les épithéliums

sensoriels de divers mécanorécepteurs. On suppose que la déformation mécanique du faisceau de poil, ou du moins le cisaillement de la base kinociliaire, a un effet excitateur ou inhibiteur, selon le sens de la déformation, sur l'activité de la cellule sensorielle et son neurone associé (Nickel et Fuchs, 1974).

## IV/ La physiologie de la respiration

Deux modes de respiration existent chez les Élasmobranches (Wegner, 2015). Un mode de ventilation dynamique que l'on peut qualifier de passif, dans lequel le flux continu d'eau oxygéné est établi en maintenant la bouche et les fentes branchiales entrouvertes pendant la nage. Un second mode que l'on peut qualifier d'actif et mettant en jeu une pompe, dite foulante et aspirante. Cette dernière mécanique respiratoire présente chez les Téléostéens et chez presque toutes les raies, consiste à ouvrir et fermer la bouche grâce aux muscles crâniens et ainsi pomper activement de l'eau à travers les branchies. Cependant, un certain reflux, ou du moins blocage du flux, a été documenté chez certains Élasmobranches (Hamlett *et al.*, 1999).

La mécanique respiratoire des raies est similaire à celle des poissons osseux, avec un mécanisme de circulation à contre-courant qui permet à une proportion élevée d'oxygène environnemental dissous de diffuser dans le flux sanguin (Wegner, 2015). Le flux d'eau sur la surface respiratoire est continu du début de la phase de compression à la fin de la phase d'expansion. À cette dernière phase succède une période d'inactivité, parfois prolongée, avant la phase de compression suivante. La synchronisation du cœur avec le rythme respiratoire permet de garantir que le sang n'est pompé à travers les branchies que lorsqu'il y a de l'eau qui les traverse. Une particularité des raies et surtout des raies benthiques, pour qui la respiration buccale n'est pas possible, est le rôle essentiel du spiracle dans l'influx d'eau au niveau de la cavité oropharyngée. La contraction des bords antérieurs des spiracles, qui permet leur fermeture, ainsi qu'un système de plis sur le toit et le plancher buccal (Hamlett *et al.*, 1999) permet de diriger l'eau vers les ouvertures branchiales et d'irriguer les trois premières hémibranches. Les raies pastenagues inversent fréquemment le flux d'eau à travers les spiracles ce qui permettrait de se débarrasser des corps étrangers (Walford et Long, 2018).

L'attache des filaments branchiaux au septum interbranchial chez les Élasmobranches est potentiellement avantageux pour fournir une rigidité supplémentaire aux branchies. En effet, cette configuration morphologique empêcherait que des volumes d'eau élevés provoquent une déformation des filaments entraînant une diminution de l'efficacité d'extraction de l'oxygène. Cependant, le septum interbranchial ajoute un site de résistance à l'écoulement de l'eau à travers les branchies. Pour compenser, les espaces interlamellaires sont généralement plus grands que chez les poissons osseux et par conséquent il y a moins de lamelles par unité de longueur de filament. Ce nombre inférieur de lamelles peut imposer des limites à la surface des branchies et finalement à la portée aérobie des Élasmobranches. Toutefois, certains Élasmobranches sont capables d'augmenter relativement rapidement la surface des branchies en réponse à des diminutions de l'oxygène dissous dans l'environnement. Les raies pastenagues exposées en laboratoire à des intervalles hypoxiques quotidiens (30 % de saturation en O<sub>2</sub> pendant sept heures) augmentent la surface des branchies jusqu'à 70 % après seulement 20 jours (Wegner, 2015). De plus, les Élasmobranches

adaptent la perfusion à la ventilation en modifiant localement la résistance au flux sanguin à travers les branchies. En effet, les différentes artérioles efférentes lamellaires se contractent en réponse à l'hypoxie locale permettant de détourner le sang vers des branchies mieux ventilées. Les ratio ventilation/perfusion sont régulés à l'échelle de l'arc branchial, une disposition appropriée à l'entrée d'eau qui se fait dans des proportions variables via le spiracle ou la cavité buccale (Hamlett *et al.*, 1999).

Enfin, la physiologie respiratoire permet de minimiser les coûts de la régulation ionique pendant le repos (Wegner, 2015). En effet des changements régionaux dans la distribution du sang à travers les surfaces respiratoires s'opèrent, de grandes régions des branchies étant shuntées pendant le repos et recrutées pendant l'exercice. De plus, des changements régionaux dans le débit sanguin des branchies ont lieu et sont probablement obtenus par des différences régionales de résistance vasculaire, l'utilisation de sphincters (qui sont présents à de nombreux emplacements tout au long de la vascularisation branchiale) et les changements dans les pressions de perfusion sanguine induits par des variations du débit cardiaque avec l'activité.



## Les Objectifs d'Aichi pour la biodiversité

**But stratégique A :** Gérer les causes sous-jacentes de l'appauvrissement de la diversité biologique en intégrant la diversité biologique dans l'ensemble du gouvernement et de la société



D'ici à 2020 au plus tard, les individus sont conscients de la valeur de la diversité biologique et des mesures qu'ils peuvent prendre pour la conserver et l'utiliser de manière durable.



D'ici à 2020 au plus tard, les valeurs de la diversité biologique ont été intégrées dans les stratégies et les processus de planification nationaux et locaux de développement et de réduction de la pauvreté, et incorporées dans les comptes nationaux, selon que de besoin, et dans les systèmes de notification.



D'ici à 2020 au plus tard, les incitations, y compris les subventions néfastes pour la diversité biologique, sont éliminées, réduites progressivement ou réformées, afin de réduire au minimum ou d'éviter les impacts défavorables, et des incitations positives en faveur de la conservation et de l'utilisation durable de la diversité biologique sont élaborées et appliquées, d'une manière compatible et en harmonie avec les dispositions de la Convention et les obligations internationales en vigueur, en tenant compte des conditions socioéconomiques nationales.



D'ici à 2020 au plus tard, les gouvernements, les entreprises et les parties prenantes, à tous les niveaux, ont pris des mesures ou ont appliqué des plans pour assurer une production et une consommation durables, et ont maintenu les incidences de l'utilisation des ressources naturelles dans des limites écologiques sûres.

**But stratégique B :** Réduire les pressions directes exercées sur la diversité biologique et encourager l'utilisation durable



D'ici à 2020, le rythme d'appauvrissement de tous les habitats naturels, y compris les forêts, est réduit de moitié au moins et si possible ramené à près de zéro,

et la dégradation et la fragmentation des habitats sont sensiblement réduites.



D'ici à 2020, tous les stocks de poissons et d'invertébrés et plantes aquatiques sont gérés et récoltés d'une manière durable, légale et en appliquant des approches fondées sur les écosystèmes, de telle sorte que la surpêche soit évitée, que des plans et des mesures de récupération soient en place pour toutes les espèces épuisées, que les pêcheries n'aient pas d'impacts négatifs marqués sur les espèces menacées et les écosystèmes vulnérables, et que l'impact de la pêche sur les stocks, les espèces et les écosystèmes reste dans des limites écologiques sûres.



D'ici à 2020, les zones consacrées à l'agriculture, l'aquaculture et la sylviculture sont gérées d'une manière durable, afin d'assurer la conservation de la diversité biologique.



D'ici à 2020, la pollution, notamment celle causée par l'excès d'éléments nutritifs, est ramenée à un niveau qui n'a pas d'effet néfaste sur les fonctions des écosystèmes et la diversité biologique.



D'ici à 2020, les espèces exotiques envahissantes et les voies d'introduction sont identifiées et classées en ordre de priorité, les espèces prioritaires sont contrôlées ou éradiquées et des mesures sont en place pour gérer les voies de pénétration, afin d'empêcher l'introduction et l'établissement de ces espèces.



D'ici à 2015, les nombreuses pressions anthropiques exercées sur les récifs coralliens et les autres écosystèmes vulnérables marins et côtiers affectés par les changements climatiques ou l'acidification des océans sont réduites au minimum, afin de préserver leur intégrité et leur fonctionnement.

**But stratégique C :** Améliorer l'état de la diversité biologique en sauvegardant les écosystèmes, les espèces et la diversité génétique



D'ici à 2020, au moins 17% des zones terrestres et d'eaux intérieures et 10% des zones marines et côtières, y compris les zones qui sont particulièrement importantes pour la diversité biologique et les services fournis par les écosystèmes, sont conservées au moyen de réseaux écologiquement représentatifs et bien reliés d'aires protégées gérées efficacement et équitablement et d'autres mesures de conservation efficaces par zone, et intégrées dans l'ensemble du paysage terrestre et marin.



D'ici à 2020, l'extinction d'espèces menacées connues est évitée et leur état de conservation, en particulier de celles qui tombent le plus en déclin, est amélioré et maintenu.



D'ici à 2020, la diversité génétique des plantes cultivées, des animaux d'élevage et domestiques et des parents pauvres, y compris celle d'autres espèces qui ont une valeur socio-économique ou culturelle, est préservée, et des stratégies sont élaborées et mises en œuvre pour réduire au minimum l'érosion génétique et sauvegarder leur diversité génétique.

*But stratégique D : Renforcer les avantages retirés pour tous de la diversité biologique et des services fournis par les écosystèmes*



D'ici à 2020, les écosystèmes qui fournissent des services essentiels, en particulier l'eau et contribuent à la santé, aux moyens de subsistance et au bien-être, sont restaurés et sauvegardés, compte tenu des besoins des femmes, des communautés autochtones et locales, et des populations pauvres et vulnérables.



D'ici à 2020, la résilience des écosystèmes et la contribution de la diversité biologique aux stocks de carbone sont améliorées, grâce aux mesures de conservation et restauration, y compris la restauration d'au moins 15% des écosystèmes dégradés, contribuant ainsi à l'atténuation des changements climatiques et l'adaptation à ceux-ci, ainsi qu'à la lutte contre la désertification.



D'ici à 2015, le Protocole de Nagoya sur l'accès aux ressources génétiques et le partage juste et équitable des avantages découlant de leur utilisation est en vigueur et opérationnel, conformément à la législation nationale.

*But stratégique E : Renforcer la mise en œuvre au moyen d'une planification participative, de la gestion des connaissances et du renforcement des capacités*



D'ici à 2015, toutes les Parties ont élaboré et adopté en tant qu'instrument de politique générale, et commencé à mettre en œuvre une stratégie et un plan d'action nationaux efficaces, participatifs et actualisés pour la diversité biologique.



D'ici à 2020, les connaissances, innovations et pratiques traditionnelles des communautés autochtones et locales qui présentent un intérêt pour la conservation et l'utilisation durable de la diversité biologique, ainsi que leur utilisation coutumière durable, sont respectées, sous réserve des dispositions de la législation nationale et des obligations internationales en vigueur, et sont pleinement intégrées et prises en compte dans le cadre de l'application de la Convention, avec la participation entière et effective des communautés autochtones et locales, à tous les niveaux pertinents.



D'ici à 2020, les connaissances, la base scientifique et les technologies associées à la diversité biologique, ses valeurs, son fonctionnement, son état et ses tendances, et les conséquences de son appauvrissement, sont améliorées, largement partagées et transférées, et appliquées.



D'ici à 2020 au plus tard, la mobilisation des ressources financières nécessaires à la mise en œuvre effective du Plan stratégique 2011-2020 pour la diversité biologique de toutes les sources et conformément au mécanisme consolidé et convenu de la Stratégie de mobilisation des ressources, aura augmenté considérablement par rapport aux niveaux actuels. Cet objectif fera l'objet de modifications en fonction des évaluations des besoins de ressources que les Parties doivent effectuer et notifier.

Source : CDB, 2010.

## PASTENAGUE VIOLETTE

### *Pteroplatytrygon violacea* (Bonaparte, 1832)

Global  
Europe  
Méditerranée

LEAST CONCERN  
LC

➤ **Taxonomie** [5 ; 16 ; 8]  
 Dans le **règne** Animal et l'**embranchement** des Chordés, **sous-embranchement** "Vertébrés gnathostomes" :

<b>Classe</b>	Chondrichthyens
<b>Sous-classe</b>	Élasmobranches
<b>Ordre</b>	Myliobatiformes
<b>Famille</b>	Dasyatidés
<b>Genre</b>	<i>Pteroplatytrygon</i>
<b>Espèce</b>	<i>Violacea</i>

➤ **Morphologie** [4]

- Face dorsale uniformément violacée à bleutée
- Face ventrale légèrement plus claire
- Surface dorsale : disque lisse, petites épines sur la nuque et la ligne dorsale médiane
- Antérieur : disque et museau arrondis, petits yeux non protubérants, espace interorbital large
- Disque pectoral : large (1,3 à 1,4 fois sa longueur) avec les extrémités postérieures angulaires
- Queue longue en fouet, souvent tronquée, armée d'un à trois aiguillons venimeux (défensifs)
- Largeur du disque (DW) Max. = 96 cm ; [43-54] cm
- Longueur totale (TL) Max. = 160 cm (queue intacte)
- Poids maximum relevé = 50 kg (Santhanam, 2018)

➤ **Biologie et écologie**

De manière générale, on observe un manque d'informations pour la famille des Myliobatiformes [12]. On sait peu de choses sur l'histoire naturelle et le cycle de vie de *P.violacea* (aires et périodes de reproduction, migrations, dynamique des populations) principalement en raison de son mode de vie pélagique. Les données connues sont issues de la captivité et des captures accidentelles.

➤ **Régime alimentaire**

Le régime alimentaire de type carnivore varie au cours de la croissance [10 ; 11] et probablement avec la période de reproduction [12]. Il se compose majoritairement de céphalopodes (calmars et poulpes), de petits poissons téléostéens, de crustacés décapodes mais également de Coelentérés (méduses) [4]. On trouve également des proies de type benthopélagique (gobies, seiches, hippocampes). *P.violacea* se trouve au milieu du réseau trophique avec comme prédateurs le requin océanique (*Carcharhinus longimanus*) et le requin tigre (*Galeocerdo cuvier*) [10 ; 11].

➤ **Longévité** [1; 12; 6]

Malgré des estimations variables selon la méthode employée (vertèbres, DW, masse), les femelles vivent en moyenne plus longtemps que les mâles (9-11 ans contre 7-8 ans).

➤ **Distribution géographique** [1 ; 4 ; 10 ; 12]

Présence circumglobale dans les eaux tropicales, subtropicales et tempérées (min. 13°C), notamment en Mer méditerranée, malgré quelques occurrences plus atypiques (Mer du Nord).



© 2018 International Union for Conservation of Nature and Natural Resources [6]

*P. violacea* est la seule espèce de raie pastenague à habiter les eaux épipélagiques (0-200 m).

➤ **Écophysiologie**

Chez *P. violacea* la morpho-anatomie du canal de la ligne latérale et la distribution homogène des systèmes électrosensoriels sur les faces ventrale et dorsale [7], sont adaptées à son mode de vie pélagique et en corrélation avec son type de nage oscillatoire [13]. Cette dernière génère une portance importante et nécessaire pour se déplacer dans la colonne d'eau malgré une maniabilité réduite [15]. La capture de proies pélagiques mobiles et rapides par une bouche située ventralement, nécessite la coordination des comportements et de la locomotion. Ceci est rendu possible par une détection multisensorielle impliquant la vision (de manière inversement proportionnelle à l'électroréception [9]) et l'olfaction [2]. Cette dernière montre des caractéristiques physiologiques liées à une potentielle chimioréception longue distance. Ainsi, la morphologie de la locomotion et la physiologie sensorielle sont liées à l'écologie spatiale et alimentaire de *P.violacea*.



Haut pastenague violette / Purple stingray  
© M. Inada / www.dccourtesy.com

Texte © Marie Jacquier - Mise en page © Marie Henon

➤ **Reproduction** [4 ; 8 ; 10 ; 11 ; 12]

*P. violacea* est une espèce vivipare matrotrophe aplacentaire (i.e. oeufs puis uterolactation via des trophonèmes).

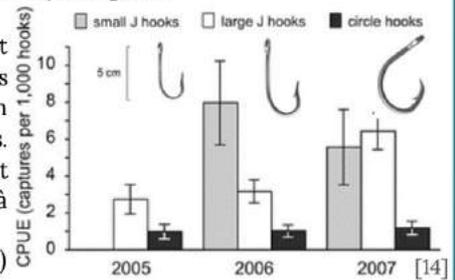
- Saisonnalité de la reproduction non prouvée et incertitudes sur les schémas migratoires : probablement variables selon les populations.

➤➤ **Menaces et conservation**

La principale menace réside dans les prises accidentelles que subit cette espèce à cause de la pêche palangrière mondiale [12]. Un sex-ratio parfois biaisé en faveur des femelles (variable selon la région, la saison et le type de filet), des avortements observés lors des captures ainsi que des dommages aux mâchoires et aux queues impactant le taux de survie des rejets [6], pourraient menacer la stabilité des populations sur le long terme. La connaissance spatiale et temporelle de l'utilisation de l'espace (écologie du mouvement), permettrait d'adapter la profondeur et les temps des lignes afin de réduire les prises accidentelles [17]. En parallèle, il faut modifier les hameçons, voire les appâts, pour qu'ils soient plus sélectifs [3 ; 14]. À ce jour, aucune mesure de conservation spécifique n'est en place [6] et les efforts de recherche sont limités. Il est nécessaire d'augmenter nos connaissances afin d'estimer l'état des populations et les impacts de cette menace qui se cumule à d'autres (dégradation/perde d'habitat, réchauffement climatique,

- Gestation : 2 à 5 mois
- Portée : 1 à 9 petits (jusqu'à 13 en captivité)
- Taux de croissance : semble plus important chez les femelles
- Dimorphisme sexuel : ♀ plus grosses ♂
- Taille et âge à maturité sexuelle :  
♀ 39-50 cm DW, 3 ans  
♂ 34-60 cm DW, 2 ans

pollution)



➤➤ **Méthodes d'étude** [11 ; 18]

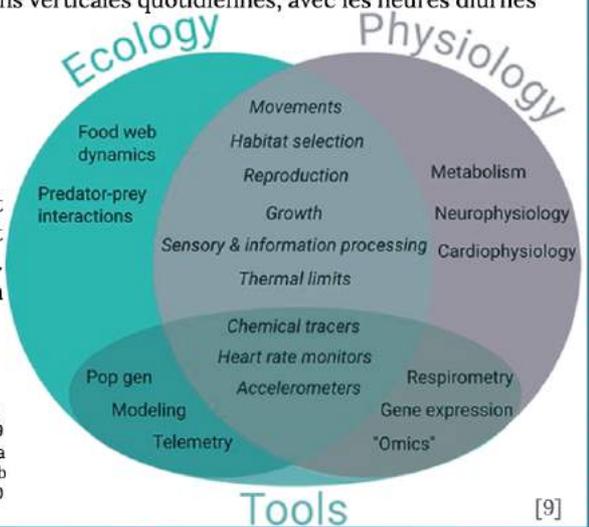
*P. violacea* est une espèce pélagique non menacée avec peu de valeur économique. Les informations concernant sa biologie, ses relations biotiques, son écologie spatiale, ses dynamiques et son nombre de populations sont éparses voire absentes.

➤ **Études en captivité**: Comme mentionné dans la biologie et l'écologie de l'espèce, les études en captivité sont à l'origine de la majorité des données actuelles. Toutefois, les traits d'histoire de vie (âge de maturité sexuelle, âge de première et dernière reproduction, fécondité, taux de croissance, longévité) restent clairs et variables selon les populations et les zones géographiques.

➤ **Prises accidentelles** des pêcheries palangrière et à la senne mondiales le long des côtes de divers pays (Brésil, Paraguay, Équateur, Inde, Russie, Californie, Bassin méditerranéen, mer du Nord...). Des mesures morphométriques et des éléments de biologie (sexe, taille, maturité sexuelle, gestation, nombre de petits) sont relevés à bord des navires. Des analyses de leur écologie alimentaire (analyse du contenu stomacal directe ou par isotopes) peuvent également être réalisées. Toutefois, la taille des individus dépend de la méthode de capture et de la sélectivité du filet, les données peuvent donc être biaisées. Par ailleurs, elles permettent des suppositions quant à l'utilisation de l'habitat.

➤ **Balises satellites** : la première étude sur cette espèce a été menée entre 2010 et 2011 par Weidner, dans l'Atlantique Nord-Est. Cette étude suggère des migrations verticales quotidiennes, avec les heures diurnes passées en eau plus profonde, pour des températures journalières comprises entre 18,56 °C et 22,03 °C. Cependant, l'utilisation verticale de l'habitat et le pattern des mouvements pourraient varier selon les conditions océanographiques locales et les populations considérées.

La connaissance et la compréhension du cycle de vie et de la dynamique des populations de *P. violacea* sont indispensables pour évaluer son statut de conservation. Ceci permettra la mise en place de mesures de gestion et de protection adaptées afin de prévenir son déclin.



➤➤ **Bibliographie**

[1] Ellis et al., 2007	[7] Jordan et al., 2009	[13] Newton et al., 2019
[2] Ferrando et al., 2019	[8] Last et al., 2016	[14] Piovano et al., 2009
[3] Ferrari et al., 2013	[9] Lyons et al., 2019	[15] Rosenberger, 2001a
[4] Froese et Pauly, 2022	[10] Mollet, 2002	[16] Rosenberger, 2001b
[5] Hamlett et al., 1999	[11] Mollet et al., 2002	[17] Weidner et al., 2010
[6] Kynce et al., 2019	[12] Neer, 2008	[18] Weidner, 2014

*Pteroplatytrygon violacea*



# HISTOIRE DE VIE ET ENJEUX DE CONSERVATION DES CHONDRICHTHYENS, EXEMPLE DE LA RAIE PASTENAGUE VIOLETTE (*PTEROPLATYTRYGON VIOLACEA*)

Auteure

---

JACQUIER Marie

Résumé

---

Deuxième taxon de Vertébrés le plus menacé au monde après les Amphibiens, les Chondrichthyens, comprenant les requins, les raies et les chimères, ont cependant survécu au cours des temps géologiques. La présence inhabituelle de *Pteroplatytrygon violacea* sur nos côtes méditerranéennes françaises au cours de l'été 2018 a suscité des interrogations quant à des modifications physiologiques, écologiques ou comportementales. De telles observations ont motivé la réalisation de cette thèse qui vise à informer, sensibiliser et mieux comprendre les menaces auxquelles font face les Chondrichthyens. Après avoir retracé l'histoire évolutive de *P. violacea*, la présentation morpho-anatomique des structures impliquées dans la réalisation des fonctions vitales du cycle de vie permet d'aborder la physiologie locomotrice, alimentaire et reproductrice. Le peu d'informations connues sur l'écologie de cette espèce souligne les lacunes et les recherches à entreprendre, notamment concernant l'état de ses populations et ses schémas de migrations. La physiologie des systèmes sensoriels et locomoteur, replacée dans le contexte écologique rend possible la compréhension des liens et des compromis évolutifs existants avec la phylogénie, l'habitat et le régime alimentaire. Les caractéristiques des traits d'histoire de vie des Chondrichthyens aident enfin à comprendre leur vulnérabilité face aux menaces anthropiques. La pêche, menace majeure, est aggravée par des facteurs de stress tels que la dégradation des écosystèmes, la pollution et le réchauffement climatique. Appréhender les moyens de conservation en place montre leur insuffisance et la nécessité de recherches supplémentaires, afin de mettre en œuvre une gestion écosystémique, intégrée et durable, cohérente à l'échelle internationale de ces espèces hautement migratrices.

Mots-clés

---

Chondrichthyens, *Pteroplatytrygon violacea*, traits d'histoire de vie, conservation

Jury

---

Président du jury : Pr MION François  
1<sup>er</sup> assesseur : Dr GILOT-FROMONT Emmanuelle  
2<sup>ème</sup> assesseur : Dr RENE MARTELLET Magalie