

Année 2007



**LA PREDATION CHEZ LES REQUINS**

THESE

Pour le

DOCTORAT VÉTÉRINAIRE

Présentée et soutenue publiquement devant

LA FACULTE DE MEDECINE DE CRETEIL

Le .....

par

**Christophe Aurélien BONNEFONT**

Né le 18 mars 1981 à Neuilly-sur-Seine (Hauts-de-Seine)

JURY

**Président : M.**

**Professeur à la Faculté de Médecine de CRETEIL**

**Membres**

**Directeur : M. MAILHAC**

**Maître de Conférences à l'ENVA**

**Assesseur : Mme ENRIQUEZ**

**Professeur à l'ENVA**

## LISTE DES MEMBRES DU CORPS ENSEIGNANT

Directeur : M. le Professeur COTARD Jean-Pierre

Directeurs honoraires : MM. les Professeurs MORAILLON Robert, PARODI André-Laurent, PILET Charles, TOMA Bernard  
Professeurs honoraires: MM. BUSSIERAS Jean, CERF Olivier, LE BARS Henri, MILHAUD Guy, ROZIER Jacques

### DEPARTEMENT DES SCIENCES BIOLOGIQUES ET PHARMACEUTIQUES (DSBP)

**Chef du département : M. BOULOUIS Henri-Jean, Professeur - Adjoint : M. DEGUEURCE Christophe, Professeur**

<p><b>-UNITE D'ANATOMIE DES ANIMAUX DOMESTIQUES</b> Mme CREVIER-DENOIX Nathalie, Professeur M. DEGUEURCE Christophe, Professeur* Mlle ROBERT Céline, Maître de conférences M. CHATEAU Henri, Maître de conférences</p> <p><b>-UNITE DE PATHOLOGIE GENERALE , MICROBIOLOGIE, IMMUNOLOGIE</b> Mme QUINTIN-COLONNA Françoise, Professeur* M. BOULOUIS Henri-Jean, Professeur</p> <p><b>-UNITE DE PHYSIOLOGIE ET THERAPEUTIQUE</b> M. BRUGERE Henri, Professeur Mme COMBRISSEON Hélène, Professeur* M. TIRET Laurent, Maître de conférences</p> <p><b>-UNITE DE PHARMACIE ET TOXICOLOGIE</b> Mme ENRIQUEZ Brigitte, Professeur * M. TISSIER Renaud, Maître de conférences M. PERROT Sébastien, Maître de conférences</p> <p><b>-UNITE DE BIOCHIMIE</b> M. MICHAUX Jean-Michel, Maître de conférences M. BELLIER Sylvain , Maître de conférences</p>	<p><b>- UNITE D'HISTOLOGIE , ANATOMIE PATHOLOGIQUE</b> M. CRESPEAU François, Professeur M. FONTAINE Jean-Jacques, Professeur * Mme BERNEX Florence, Maître de conférences Mme CORDONNIER-LEFORT Nathalie, Maître de conférences</p> <p><b>- UNITE DE VIROLOGIE</b> M. ELOIT Marc, Professeur * Mme LE PODER Sophie, Maître de conférences</p> <p><b>-DISCIPLINE : PHYSIQUE ET CHIMIE BIOLOGIQUES ET MEDICALES</b> M. MOUTHON Gilbert, Professeur</p> <p><b>-UNITE DE GENETIQUE MEDICALE ET CLINIQUE</b> M. PANTHIER Jean-Jacques, Professeur Melle ABITBOL Marie, Maître de conférences</p> <p><b>-DISCIPLINE : ETHOLOGIE</b> M. DEPUTTE Bertrand, Professeur</p> <p><b>-DISCIPLINE : ANGLAIS</b> Mme CONAN Muriel, Ingénieur Professeur agrégé certifié</p>
---	--

### DEPARTEMENT D'ELEVAGE ET DE PATHOLOGIE DES EQUIDES ET DES CARNIVORES (DEPEC)

**Chef du département : M. FAYOLLE Pascal, Professeur - Adjoint : M. POUCHELON Jean-Louis , Professeur**

<p><b>- UNITE DE MEDECINE</b> M. POUCHELON Jean-Louis, Professeur* Mme CHETBOUL Valérie, Professeur M. BLOT Stéphane, Maître de conférences M. ROSENBERG Charles, Maître de conférences Mme MAUREY Christelle, Maître de conférences contractuel</p> <p><b>- UNITE DE CLINIQUE EQUINE</b> M. DENOIX Jean-Marie, Professeur M. AUDIGIE Fabrice, Maître de conférences* Mme GIRAUDET Aude, Professeur contractuel Mme MESPOULHES-RIVIERE Céline, Maître de conférences contractuel M. PICCOT-CREZOLLET Cyrille, Maître de conférences contractuel</p> <p><b>-UNITE DE REPRODUCTION ANIMALE</b> Mme CHASTANT-MAILLARD Sylvie, Maître de conférences* (rattachée au DPASP) M. NUDELMANN Nicolas, Maître de conférences M. FONTBONNE Alain, Maître de conférences M. REMY Dominique, Maître de conférences (rattaché au DPASP) M. DESBOIS Christophe, Maître de conférences Melle CONSTANT Fabienne, Maître de conférences (rattachée au DPASP) Melle LEDOUX Dorothée, Maître de conférences Contractuel (rattachée au DPASP)</p>	<p><b>- UNITE DE PATHOLOGIE CHIRURGICALE</b> M. FAYOLLE Pascal, Professeur * M. MAILHAC Jean-Marie, Maître de conférences M. MOISSONNIER Pierre, Professeur Mme VIATEAU-DUVAL Véronique, Maître de conférences Mlle RAVARY Bérangère, Maître de conférences (rattachée au DPASP) M. ZILBERSTEIN Luca, Maître de conférences contractuel M. HIDALGO Antoine, Maître de conférences contractuel</p> <p><b>- UNITE DE RADIOLOGIE</b> Mme BEGON Dominique, Professeur* Mme STAMBOULI Fouzia, Maître de conférences contractuel</p> <p><b>-UNITE D'OPHTALMOLOGIE</b> M. CLERC Bernard, Professeur* Melle CHAHORY Sabine, Maître de conférences contractuel</p> <p><b>- UNITE DE PARASITOLOGIE ET MALADIES PARASITAIRES</b> M. CHERMETTE René, Professeur M. POLACK Bruno, Maître de conférences* M. GUILLOT Jacques, Professeur Mme MARIIGNAC Geneviève, Maître de conférences contractuel</p> <p><b>-UNITE DE NUTRITION-ALIMENTATION</b> M. PARAGON Bernard, Professeur * M. GRANDJEAN Dominique, Professeur</p>
--	--

### DEPARTEMENT DES PRODUCTIONS ANIMALES ET DE LA SANTE PUBLIQUE (DPASP)

**Chef du département : M. MAILLARD Renaud, Maître de conférences - Adjoint : Mme DUFOUR Barbara, Maître de conférences**

<p><b>-UNITE DES MALADIES CONTAGIEUSES</b> M. BENET Jean-Jacques, Professeur* Mme HADDAD/ H0ANG-XUAN Nadia, Maître de conférences Mme DUFOUR Barbara, Maître de conférences</p> <p><b>-UNITE D'HYGIENE ET INDUSTRIE DES ALIMENTS D'ORIGINE ANIMALE</b> M. BOLNOT François, Maître de conférences * M. CARLIER Vincent, Professeur Mme COLMIN Catherine, Maître de conférences M. AUGUSTIN Jean-Christophe, Maître de conférences</p> <p><b>- DISCIPLINE : BIOSTATISTIQUES</b> M. SANAA Moez, Maître de conférences</p>	<p><b>- UNITE DE ZOOTECHNIE, ECONOMIE RURALE</b> M. COURREAU Jean-François, Professeur M. BOSSE Philippe, Professeur Mme GRIMARD-BALLIF Bénédicte, Professeur Mme LEROY Isabelle, Maître de conférences M. ARNE Pascal, Maître de conférences M. PONTER Andrew, Maître de conférences*</p> <p><b>- UNITE DE PATHOLOGIE MEDICALE DU BETAAIL ET DES ANIMAUX DE BASSE-COUR</b> M. MILLEMANN Yves, Maître de conférences* Mme BRUGERE-PICOUX Jeanne, Professeur M. MAILLARD Renaud, Maître de conférences M. ADJOU Karim, Maître de conférences</p>
--	---

Mme CALAGUE, Professeur d'Education Physique

\* Responsable de l'Unité

AERC : Assistant d'Enseignement et de Recherche Contractuel

# REMERCIEMENTS

A M. le Professeur de la Faculté de Médecine de Créteil qui nous a fait l'honneur de présider notre jury de thèse.

Hommage respectueux.

A Monsieur le Docteur MAILHAC de l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort qui m'a permis de réaliser un travail qui me tenait à cœur et pour les nombreux conseils prodigués.

Qu'il trouve ici l'expression de mon plus profond respect.

A Madame le Professeur ENRIQUEZ de l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort pour l'enthousiasme et l'attention qu'elle a portés à mon sujet un peu décalé.

Qu'elle trouve ici mes sentiments les plus respectueux.

A mes parents pour l'amour et l'incroyable soutien que vous avez toujours su m'apporter depuis ma naissance : la « crevette » est devenue homard.

A ma sœur Julia mon éternelle complice pour tout ce qu'on a vécu et tout ce qu'on vivra encore malgré nos différences : tu es souvent bien plus mature que moi.

A mes grands-parents maternels et paternels (que je n'ai jamais eu la chance de connaître) et à mes oncles et tantes de Foix que je considère comme mes grands-parents, pour toute l'affection et les conseils que vous m'avez apportés : désolé Tonton André que tu n'aies pas pu voir l'achèvement de ce travail.

Au reste de ma famille que je ne vois pas souvent mais que je porte tout autant dans mon cœur.

A Fanny, pour tout ce qu'on partage au quotidien et qu'on partagera encore longtemps j'espère.

A Guillaume Belbis, Monsieur Gaston, tu sais que pour moi, il n'y en a pas deux comme toi : simplement merci d'être là.

A Rodolphe, mon père de clinique et carré mais surtout mon ami, pour l'ensemble de ton œuvre avec moi : on peut être fiers de ce que l'on est.

A mon Ancien Nicolas Lefebvre, alias « petit Omeg' », pour ta patience, ta bienveillance envers moi ainsi que pour m'avoir inculqué les fondamentaux alforiens.

Au Nine Style : Véro, Pinpin, MariO, Polo, Sara, Aurélie, Alexandra, Coudi et spéciale dédicace à l'exilé Nantais Plat' et à la guest star du Nine « Mr. Slosme » pour les merveilleuses années passées à vos côtés et surtout à Champignelles : bonne route les petits poulets...et just « Pump it ».

Au rugby et aux immenses joies et peines qui ont jalonné mon parcours notamment grâce à Pazet, Loch, Rouge ou Jay Jay : que vivent encore longtemps le Racing club de France et le XV d'Alfort ; ce sport est un sport de brutes mais toujours joué par des gentlemen, ne l'oubliez jamais.

A mes amis, à qui je ne ferai pas l'offense de les citer : ils se reconnaîtront d'eux-mêmes.

A Aude, pour son soutien pendant six ans.

A toutes les personnes qui ont permis de près ou de loin que je réalise mon rêve de gosse : devenir vétérinaire.

A toutes les personnes qui ne se retrouvent pas forcément dans ce qui est écrit précédemment et qui ont pourtant compté : excusez mon oubli.

# LA PREDATION CHEZ LES REQUINS

**BONNEFONT Christophe Aurélien**

## Résumé :

La prédation est le mode de vie des prédateurs. Les requins se classent parmi les plus grands prédateurs et connaissent peu d'ennemis au sein de l'écosystème marin. La première partie de ce travail aborde la biologie des requins qui comptent plus de 450 espèces de morphologie, de taille et d'habitat divers. La seconde partie décrit ensuite les caractéristiques anatomiques extraordinaires notamment la multitude d'organes des sens qui leur permettent d'être appelés « rois des mers ».

La troisième partie montre l'exceptionnelle arme de prédation représentée par la cavité buccale et les techniques de chasse qui servent à assurer leur vie de nutrition ainsi que l'impact de leur prédation sur l'environnement. Enfin, ce travail démontre que bien que connaissant des ennemis animaux, c'est bien l'Homme, par ses effets directs et par ses effets indirects toujours plus nombreux, qui pourrait bientôt entraîner l'extinction de ces grands prédateurs, pourtant vieux de plusieurs millions d'années.

Mots clés : \_ Requins \_ Prédation \_ Organes des sens \_ Comportement alimentaire \_  
Stratégies de chasse \_ Homme \_ Pêche industrielle \_ Pollution marine

## Jury :

Président : Pr.

Directeur : Dr. MAILHAC

Assesseur : Pr. ENRIQUEZ

Adresse de l'auteur : M. Christophe BONNEFONT

6 rue Victor Hugo

94140 Alfortville

France

# PREDATION OF SHARKS

**BONNEFONT Christophe Aurélien**

## Summary:

Predation is the way of life of predators. Sharks belong to the greatest predators and they meet few enemies within the sea ecosystem.

The first part of this essay deals with the biology of sharks among which exist more than 450 species of varied morphology, size and habitat. The second part then describes the extraordinary characteristics of their anatomy, especially the multitude of organs of senses, which give them the status of “king of the seas”.

The third part treats the outstanding weapon for predation, represented by the buccal cavity and all the hunting techniques allowing them to ensure their nutrition, as well as the impact of their predation on environment. Finally, this essay shows that even though sharks have animal enemies, it is really Man who could, directly and indirectly, cause the total extinction of these great predators, although millions of years old, in a near future.

Keywords: \_ Sharks \_ Predation \_ Organs of senses \_ Food behaviour \_ Hunting strategies  
\_ Man \_ Fishery \_ Sea pollution

## Jury :

President : Pr.

Director : Dr. MAILHAC

Assessor : Pr. ENRIQUEZ

Author's address: Mr. Christophe BONNEFONT  
6 rue Victor Hugo  
94140 Alfortville  
France

# TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION.....	7
I. PRESENTATION GENERALE ET ELEMENTS DE BIOLOGIE	
([18],[21],[38],[47],[85],[86],[101],[114],[132]) .....	9
A. Phylogénèse.....	9
B. Evolution ([18],[21],[85],[101],[132]) .....	9
C. Classification et systématique ([27],[28],[29],[30]).....	10
1. Critères de classification .....	10
2. Les requins actuels .....	11
D. Eléments de biologie .....	18
1. Morphologie générale .....	18
a) Squelette .....	18
b) Musculature .....	19
c) La peau .....	20
2. Le système nerveux ([62],[99]) .....	20
3. Respiration .....	21
4. Circulation sanguine.....	22
5. Excrétion et osmorégulation.....	23
a) Les voies urinaires.....	23
b) L'osmorégulation .....	23
6. Reproduction .....	23
a) L'appareil génital mâle.....	24
b) L'appareil génital femelle .....	24
c) Comportement sexuel et fécondation.....	25
d) Développement embryonnaire .....	26
(1) Oviparité.....	26
(2) Ovoviviparité aplacentaire .....	26
(3) Viviparité placentaire .....	27
e) Croissance, organisation sociale et comportement ([95],[96]) .....	27
(1) Croissance .....	27
(2) Organisation sociale .....	28
(3) Comportement particulier ([97],[98]) .....	28
II. UN CORPS FAÇONNE POUR LA PREDATION.....	31
A. Locomotion et dynamique de la nage ([18],[21],[86],[114]) .....	31
1. Hydrodynamisme .....	31
a) Une forme évoluée .....	31
b) Une peau aux capacités surprenantes .....	31
c) Une densité faible.....	31
d) Le déplacement .....	32
2. Des vitesses adaptées .....	33
B. Des organes des sens aux facultés exceptionnelles ([6],[61],[62],[79],[86]).....	33
1. La chémoception .....	34
a) L'olfaction.....	34
(1) Structure de l'appareil olfactif.....	34
(2) Rôle dans la prédation .....	37
b) La « gustation » ou le goût .....	39
(1) Structure de l'appareil gustatif .....	39
(2) Rôle dans la prédation .....	40
c) La sensibilité chimique commune.....	40

2.	La mécanoception ou le système acousticolatéral.....	41
a)	L'audition.....	42
(1)	Structure de l'oreille interne.....	42
(2)	Rôle dans la prédation.....	44
b)	La ligne latérale.....	45
(1)	Structure de la ligne latérale et répartition.....	45
(2)	Rôle dans la prédation.....	47
c)	Les cryptes sensorielles.....	47
(1)	Structure et répartition.....	47
(2)	Un rôle double de chémoception et de mécanoception.....	48
3.	Des organes particuliers pour des sens particuliers.....	49
a)	Les ampoules de Lorenzini.....	49
(1)	Structure et répartition.....	49
(2)	Rôle dans la prédation.....	51
b)	L'organe spiraculaire.....	54
(1)	Structure et répartition.....	54
(2)	Un possible rôle dans la prédation.....	54
c)	Le toucher.....	54
4.	La vision.....	55
a)	Structure et fonctionnement de l'œil.....	55
(1)	Anatomie.....	55
(2)	Physiologie.....	58
b)	Le tapetum lucidum.....	59
c)	Caractéristiques de la vision.....	60
d)	Rôle dans la prédation.....	61
III.	LA PREDATION, AU SERVICE DE LA VIE DE NUTRITION.....	63
A.	Un appareil digestif disparate ([18],[90],[91],[92],[101]).....	63
1.	La bouche et la dentition.....	63
a)	Les mâchoires.....	63
b)	Mécanismes de morsure.....	66
c)	Une denture très adaptable.....	70
d)	Conclusion.....	72
2.	Le tube digestif et la digestion [63].....	72
a)	structure.....	72
b)	Fonctionnement et efficacité.....	74
B.	L'alimentation.....	74
1.	Régime alimentaire et activité de nutrition.....	74
a)	Déclenchement de la prise alimentaire.....	74
b)	Arrêt de la prise alimentaire.....	76
c)	Des régimes très différents.....	76
d)	Calcul des besoins.....	78
e)	La frénésie alimentaire.....	80
2.	Comportement alimentaire.....	80
a)	Sites et rythme de chasse.....	81
b)	Approche et capture : différentes stratégies [89].....	82
c)	Efficacité.....	87
d)	Conclusions.....	87
3.	Impact de la prédation des requins sur leur environnement.....	88
IV.	LE REQUIN, VICTIME DE LA PREDATION.....	93
A.	Le requin, grand prédateur parmi d'autres.....	93



1.	Des ennemis naturels.....	93
2.	Cas particulier des orques .....	95
3.	Cannibalisme interspécifique .....	98
B.	L'Homme, principal danger .....	98
1.	La prédation « directe » de l'Homme ([43],[133]).....	98
a)	La pêche industrielle .....	98
(1)	Généralités : espèces pêchées et pays pêcheurs .....	98
(2)	Des prises non désirées .....	103
(3)	Gestion et régulation des stocks .....	104
(4)	Produits dérivés [21] .....	106
b)	La pêche sportive ([21],[86]) .....	108
c)	La pêche dans un but protecteur et scientifique ([21],[86]) .....	109
2.	La prédation « indirecte » de l'Homme .....	110
a)	La pollution marine : nature des contaminants et facteurs de variation.....	111
b)	Implications dans les étapes de la chaîne alimentaire .....	115
c)	Le tourisme « prédateur ».....	118
	CONCLUSION .....	121
	BIBLIOGRAPHIE .....	123

## TABLE DES ILLUSTRATIONS

### FIGURES

Figure 1 :	Systématique du super-ordre des requins	11
Figure 2 :	<i>Notorynchus cepedianus</i>	12
Figure 3 :	<i>Squalius acanthias</i>	12
Figure 4 :	<i>Pristiophorus schroederi</i>	13
Figure 5 :	<i>Squatina squatina</i>	13
Figure 6 :	<i>Heterodontus portus jacksoni</i>	14
Figure 7 :	<i>Rhiniodon typus</i>	15
Figure 8 :	<i>Alopias vulpinus</i>	15
Figure 9 :	<i>Galeocerdo cuvier</i>	16
Figure 10 :	Nombre d'espèces de requins en fonction de la taille, du type de nage et de l'habitat	17
Figure 11 :	Morphologie et organisation interne du requin type	18
Figure 12 :	Cerveau de <i>Negaprion brevirostris</i>	21
Figure 13 :	Copulation chez <i>G. cirratum</i> : accrochage à la nageoire pectorale de la femelle (à gauche) et insertion d'un ptérygopode (à droite)	25
Figure 14 :	Nage d'exhibition du requin gris de récif	29
Figure 15 :	Vue simplifiée des organes sensoriels des requins	34
Figure 16 :	Vue ventrale de la tête d'un requin : aspect des narines	35
Figure 17 :	Diagramme du circuit neuronal de l'épithélium sensoriel et du bulbe olfactif de <i>Scyliorhinus</i>	36
Figure 18 :	Comportement de recherche par un requin dans un couloir olfactif	38
Figure 19 :	Cercles et demi-tours décrits par les requins marteaux en présence de courants	38
Figure 20 :	Bourgeon du goût	40
Figure 21 :	Cellule ciliée de neuromaste et son innervation	41
Figure 22 :	Oreille interne de <i>Squalius acanthias</i>	43
Figure 23 :	Canaux subépidermiques de la ligne latérale	46
Figure 24 :	Coupe longitudinale de canal latéral de <i>Mustelus canis</i>	46

Figure 25 : Répartition des cryptes sensorielles sur la région ventrale de <i>N. brevirostris</i>	48
Figure 26 : Répartition des ampoules de Lorenzini et des canaux de la ligne latérale dans la région de la tête (à gauche) et détail d'une ampoule de Lorenzini (à droite)	50
Figure 27 : Expérience de Kalmijn sur <i>Scyliorhinus canicula</i> montrant le rôle de l'électroréception	52
Figure 28 : Comparaison de la répartition des ampoules de Lorenzini sur la face dorsale et sur la face ventrale entre Sphyrnidae et Carcharhinidae	53
Figure 29 : Œil de requin	56
Figure 30 : Plaques argentées réfléchissantes du tapetum lucidum (en haut) et migration des pigments de guanine (en bas)	59
Figure 31 : Organes sensoriels du requin selon leur distance de sensibilité respective	62
Figure 32 : Vue latérale de la mâchoire d'un Carcharhinidae (en haut), en ouverture maximale (milieu) et sa musculature (en bas)	65
Figure 33 : Modèle de la cinématique de la morsure chez <i>Negaprion brevirostris</i>	67
Figure 34 : Cinématique de la capture par succion de <i>G. cirratum</i>	69
Figure 35 : Différents types de dents : dents supérieure et inférieure de Requin citron (A) et (B), de Requin tigre (C) et (D) et de Requin nourrice (E) et (F)	72
Figure 36 : Variations du pH gastrique et de la température en fonction du temps après un repas chez <i>G. cirratum</i> et <i>T.semifasciata</i>	73
Figure 37 : Plaies de morsure de requins tigre sur deux tortues <i>Caretta caretta</i> ((a) amputation de la nageoire avant droite, (b) carapace et nageoire postérieure gauche endommagée))	81
Figure 38 : Variations de l'attaque des grands requins blancs en fonction des proies disponibles (phoques ou éléphants de mer)	84
Figure 39 : Technique de prédation spéciale du grand requin marteau sur la raie pastenague	85
Figure 40 : Joutes de coups de queue (ou <i>tail-slapping</i> ) entre deux requins blancs après obtention d'une proie par l'un d'eux	87
Figure 41 : Attaque simultanée des requins par les dauphins visant l'abdomen ou les ouies provoquant l'asphyxie	94
Figure 42 : Les plus redoutables ennemis des requins	95
Figure 43 : Orque exécutant des coups de queue pour faire remonter le requin vers la surface puis l'assommer et le tuer	97
Figure 44 : Nombre de prises de Chondrichthyens dans le monde en milliers de tonnes entre 1950 et 1997	99
Figure 45 : Nombre de prises de Chondrichthyens en Inde en milliers de tonnes entre 1950 et 1997	101
Figure 46 : Nombre de prises de Chondrichthyens de l'Indonésie en milliers de tonnes entre 1950 et 1997	102
Figure 47 : Pourcentage de la population ayant entendu parler des bénéfices et des risques de la consommation de poisson	118

## **TABLEAUX**

Tableau 1 : Durées moyennes des mouvements du crâne (en ms) durant l'ingestion de nourriture et du transport hydraulique chez <i>Negaprion brevirostris</i>	68
---	----

Tableau 2 : Composition du régime alimentaire de <i>Sphyrna tiburo</i> dans le Sud-ouest de la Floride exprimé en fonction du pourcentage du nombre de proies N, du poids des proies W et de la fréquence d'occurrence des proies F donnant l'indice de consommation IRI	75
Tableau 3 : Concentrations en mercure total (en µg/g de poids) chez le requin peau bleue en différents sites géographiques	112
Tableau 4 : Concentrations de PCB dans le foie (en ng/g de poids) de plusieurs espèces de requins	113
Tableau 5 : Concentrations de PCB et DDT totaux (en ng/g de poids) dans différents tissus et organes de deux espèces de requins	114
Tableau 6 : Concentrations en Zn, Cd, Fe, Cu et Se (en µg/g de poids) dans le rein et dans le muscle de deux espèces de requins pêchées en mer Celtique	115



# INTRODUCTION

Le requin est peut-être l'animal sur cette planète qui engendre le plus de sentiments au genre humain et au genre animal. Il est tour à tour craint, détesté, aimé, rêvé voire déifié par certaines tribus dans le monde qui lui prêtent des pouvoirs surnaturels. Tous ces sentiments ont toutefois une origine commune : le requin ne laisse pas indifférent et est même fascinant.

Longtemps méconnu, les travaux de plus en plus nombreux ont permis de connaître un peu plus ce fabuleux prédateur. En fait, le requin avec son image médiatique de « tueur d'hommes » est bien souvent vu comme une seule entité proche du film « Les dents de la mer ». En réalité, le requin est multiple et il existe aujourd'hui plus de 460 espèces de requins de tailles diverses et aux mœurs variées.

Ainsi, bien que les requins soient structurés anatomiquement de la même façon, ils possèdent des caractéristiques qui en font de formidables prédateurs au sein de leur environnement. Possédant dans l'ensemble des aptitudes morphologiques hors du commun, ils ont mis à profit leurs caractères spéciaux pour adapter leurs stratégies de chasse. La prédation est poussée à son maximum chez certaines espèces de grands requins et bien qu'on les décrive fréquemment comme des animaux peu intelligents, les techniques de chasse mises en œuvre utilisent souvent la totalité de leur potentiel physique, prouvant ainsi leurs capacités d'adaptation à des situations différentes.

Malgré des organes sensoriels qui leur permettent de détecter leurs proies mais aussi leurs éventuels prédateurs, les requins n'en restent pas moins en danger face à l'homme et à ses activités. Directement visés par la pêche industrielle entre autres, ils subissent également la pollution de l'eau et sont ainsi victimes de l'ensemble des activités humaines.

Régnant auparavant sur les mers du globe, ils sont aujourd'hui presque autant prédateurs que victimes de la prédation et plusieurs instances internationales s'inquiètent de leur devenir.

Par ailleurs, les requins sont difficilement observables dans leur milieu naturel ou en captivité et les connaissances sur leur physiologie ont longtemps été absentes ou insuffisantes. De nombreux travaux restent encore à être réalisés pour faire le tour de la question concernant ces « géants » des mers.

Ainsi, ce travail abordera dans un premier temps une présentation générale des requins en décrivant leur biologie puis les éléments anatomiques caractéristiques qui les propulsent parmi les plus grands prédateurs. Ensuite, nous verrons leurs armes de prédation ainsi que leurs différentes techniques de chasse élaborées. Enfin, dans un dernier temps, nous aborderons le problème du requin victime de la prédation, notamment celle de l'Homme.



# I. PRESENTATION GENERALE ET ELEMENTS DE BIOLOGIE ([18],[21],[38],[47],[85],[86],[101],[114],[132])

## A. Phylogénèse

L'histoire évolutive des Chondrichthyens n'est que partiellement connue car seules quelques traces de leur passage ont été laissées sous la forme de quelques formations anatomiques caractéristiques fossilisées : dents, épines et denticules cutanés. En effet, si des doutes planent encore concernant leur origine, cela est dû en grande partie à la nature cartilagineuse de leur squelette. Contrairement aux os des ostéichthyens, les cartilages se désagrègent et ne laissent d'empreintes que dans des endroits protégés où la sédimentation permet un enfouissement rapide. Ainsi, il apparaît logique de retrouver uniquement des pièces recouvertes d'émail comme les dents et les denticules cutanés.

L'hypothèse la plus communément retenue est celle d'une filiation avec les Placodermes, groupe ayant immédiatement précédé. Ils auraient évolué à partir d'un modèle de vertébré sans mâchoire et recouvert d'écailles placoides.

C'est le Dévonien (-400 millions d'années) et plus particulièrement la fin de cette ère, habituellement appelée « ère des poissons », qui marque l'apparition des Chondrychtiens. Le premier « proto-requin » à dents connu a été découvert dans plusieurs gisements européens et antarctiques : il s'agit de *Leonidus*. Cependant, le genre *Cladoselachus* est le mieux connu grâce à un ensemble de spécimens entiers bien conservés dans les strates paléozoïques des Etats-Unis. Il mesurait 2 m de long, était bon nageur et possédait une bouche terminale garnie de dents à forte pointe centrale flanquée de cuspides latérales, bien adaptée à la capture des proies.

## B. Evolution ([18],[21],[85],[101],[132])

Bien établis dans les différentes régions du monde à la fin de l'ère primaire, ils y régnaient déjà en maîtres. Cependant, trois grandes périodes allaient caractériser leur évolution. Une première radiation des groupes basaux (proto-requins ou requins archaïques) à cheval entre le Dévonien et le Carbonifère permet l'apparition des chimères (-300 millions d'années). Les Xénacanthes, petits requins avec une seule dorsale et une forte épine denticulée sur la nuque qui avaient réussi à coloniser les eaux douces, laissent progressivement la place aux Hybodontes. Ces individus avaient la forme des requins actuels mais possédaient des dents à base massive surmontée de nombreuses cuspides. Groupe dominant jusqu'au Crétacé (-65 millions d'années), ils ont donné naissance à la plupart des requins actuels avant de disparaître en même temps que les dinosaures. En effet, à la fin de l'ère secondaire tous les genres de requins actuels étaient définis.

Les plus grands requins prédateurs sont apparus au Miocène, ancêtres du grand requin blanc actuel, *Carcharodon carcharias*. C'est ainsi que le fameux *Carcharocles megalodon* disparu il y a 3 millions d'années aurait mesuré 15 mètres, pesé 25 tonnes et possédé des dents de 15 cm de haut.

Originellement, il y a plus de 500 millions d'années, l'Homme et le requin ont un ancêtre commun. La théorie de la mutation suivie de sélection par le milieu naturel de Linné et Lamarck, reprise ensuite par Darwin et les néo-darwiniens est aujourd'hui largement remise

en cause. Le Japonais Mooto Kimora, en s'appuyant sur l'étude des gènes du requin de Port Jackson, considère que l'évolution est le résultat de l'accumulation de micromutations au hasard et donc que la plupart des mutations génétiques n'ont aucun effet visible sur les organismes vivants. En effet, ce requin a très peu évolué depuis des millions d'années et possède pourtant une globine qui a subi autant de transformations que celle de l'Homme. Il n'y aurait donc pas eu de sélection naturelle par la nature ; ainsi, il qualifie sa théorie de « neutraliste ».

Quoi qu'il en soit, les requins sont les animaux ayant le moins évolué depuis leur apparition, signe de l'extraordinaire adaptation originelle à leur milieu et leur fonction de prédateur.

## **C. Classification et systématique ([27],[28],[29],[30])**

### **1. Critères de classification**

Les requins, aussi dénommés squales ou pleurotrèmes, sont des poissons cartilagineux possédant des fentes branchiales situées sur les flancs en avant des nageoires pectorales.

Les requins appartiennent au phylum des Cordés, à l'embranchement des Vertébrés, au sous-embranchement des Gnathostomes, à la super-classe des Poissons, à la classe des Chondrichtyens, à la sous-classe des Elasmobranches ou Sélaciens.

- Phylum des Cordés

Le corps est entièrement ou partiellement parcouru par trois organes axiaux que sont le système nerveux dorsal, le tube digestif ventral et surtout la corde dorsale située entre les deux précédentes. La corde ou notocorde est au minimum présente au stade embryonnaire de ces organismes.

- Embranchement des Vertébrés

Ces derniers se caractérisent par une colonne vertébrale longitudinale et dorsale composée d'éléments squelettiques ou vertèbres qui s'ajoutent à la corde ou la remplacent et qui renferment la moelle épinière.

- Sous-embranchement des Gnathostomes

Ils possèdent des mâchoires comme le nom l'indique.

- Super-classe des Poissons

Plusieurs critères permettent de caractériser ce niveau de classification, qui s'oppose à la superclasse des Tétrapodes. Tout d'abord, la propulsion du corps est assurée par la nageoire caudale, impaire. Les autres nageoires servent autres mouvements et à l'équilibration.

La respiration, en milieu aquatique, est assurée par des branchies situées de chaque côté du pharynx et qui reçoivent le sang, destiné à l'oxygénation des organes, par le cœur. Le perpétuel mouvement d'eau depuis la bouche jusqu'au tissu branchial permet les échanges gazeux avant son rejet par les fentes branchiales.



Enfin, des écailles de forme et de structure très diverses recouvrent le corps de la majorité des poissons. Ainsi, les sélaciens possèdent des écailles placoïdes parfois comparées à des dents.

- Classe des Chondrichthyens

Elle compte plus de 800 espèces vivantes. Ce sont donc les poissons cartilagineux qui, par leur incroyable diversité biologique, suscitent le plus grand intérêt au niveau des Vertébrés. Les deux sous-classes qui la composent sont les Holocéphales, autrement appelés chimères par leur étrange aspect et les Sélaciens. Les Chondrichthyens semblent être un groupe monophylétique qui aurait directement remplacés les Arthrodires.

- Sous-classe des Sélaciens

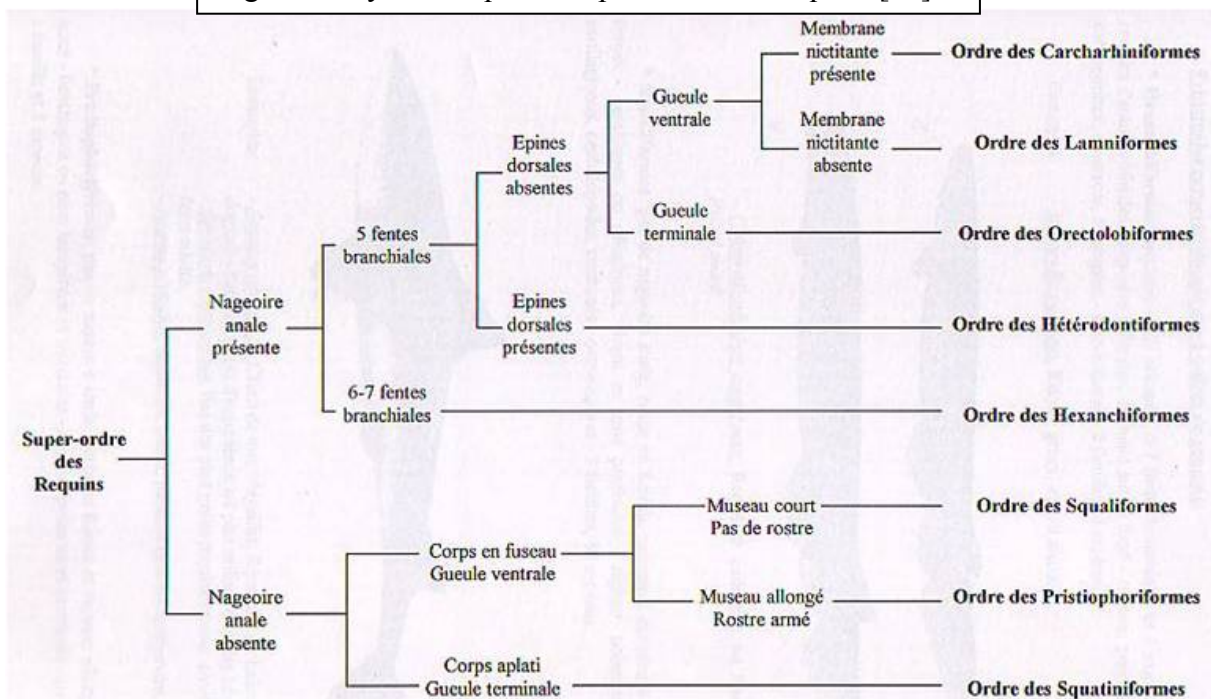
La diversité des espèces pose d'énormes problèmes aux chercheurs concernant cette systématique. Elle serait divisée en deux super-ordres : les pleurotrèmes ou requins et les hypotrèmes ou raies et torpilles. Les caractères qui s'en dégagent sont en plus du squelette cartilagineux déjà évoqué, des écailles placoïdes composant la peau et l'absence de vessie natatoire.

Ainsi, on pourrait voir changer cette systématique au cours des années à venir en fonction des découvertes probables.

## 2. Les requins actuels

Le super-ordre des sélaciens établit 8 ordres dont 30 familles, une centaine de genres et plus de 450 espèces. Les 8 ordres se distinguent de manière assez évidente par rapport à un modèle de requin-type et de manière dichotomique (voir figure 1).

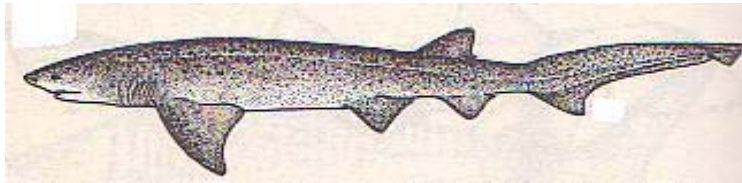
Figure 1 : Systématique du super-ordre des requins [28]



◆ *Ordre des Hexanchiformes ou requins à 6 ou 7 fentes branchiales et requins à collerette*

Une seule nageoire dorsale sans épine, 6 ou 7 fentes branchiales et une seule nageoire anale sont les principaux caractères de cet ordre. Ils sont par ailleurs ovovivipares et peuplent les profondeurs des océans. On compte deux familles et cinq espèces dans ce petit groupe. La **famille des Chlamydosélachidés** ne compte qu'un seul individu, le requin lézard *Chlamydoselachus anguineus*, tandis que la **famille des Hexanchidés** ou requins à 6 ou 7 fentes branchiales regroupe le reste des espèces (exemple : le requin plat nez *Notorynchus cepedianus* voir figure 2).

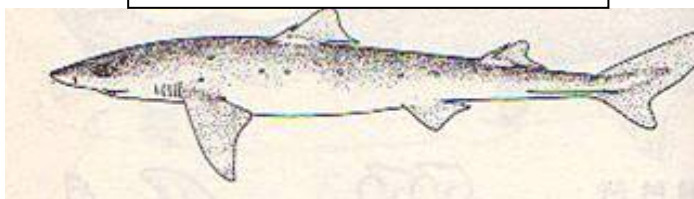
Figure 2 : *Notorynchus cepedianus* [86]



◆ *Ordre des Squaliformes ou chiens de mer*

Ce sont des requins avec deux nageoires dorsales (souvent garnies d'épines), sans nageoire anale, avec un corps cylindrique, une petite bouche et un long museau. Leurs mâchoires sont garnies de puissantes dents coupantes, parfois présentes uniquement sur la mâchoire inférieure ; la mâchoire supérieure ne joue dans ce cas que le rôle de maintien des proies. Trois familles comptabilisant 82 espèces, toutes ovovivipares, peuplent tous les océans, parfois jusqu'à des profondeurs de 6000 m. *Echinorhinus brucus* est un exemple de la **famille des Echnorhinidés** ou squales bouclés. La **famille des Squalidés** ou chiens de mer compte le plus d'espèces du groupe parmi lesquels on peut citer *Squalus acanthias* (Aiguillat commun voir figure 3) ou encore *Squaliolus laticaudus*, l'un des plus petit requins connus avec une taille de 15 cm. Enfin, la troisième **famille est celle des Oxynotidés** ou centrines parmi lesquels *Oxynotus bruniensis* (Centrine aiguille).

Figure 3 : *Squalius acanthias* [86]



◆ *Ordre des Pristiophoriformes ou requins scies*

Ils ne possèdent pas de nageoire anale mais deux nageoires dorsales. Un rostre en forme de lame armé de dents acérées et munie d'une paire de barbillons en avant des narines est leur principale caractéristique. De petites canines servant dans le maintien des proies complètent l'armature des mâchoires. Une seule **famille les Pristiophoridés** et cinq espèces, toutes ovovivipares en font un groupe mineur et inoffensif de requins de fond (exemple : *Pristiophorus schroederi* voir figure 4).

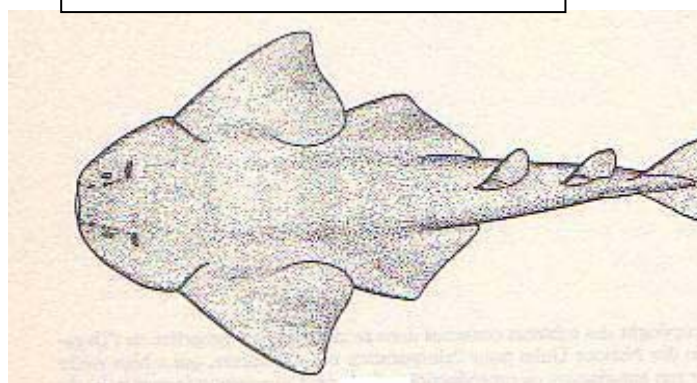
Figure 4 : *Pristiophorus schroederi* [86]



◆ *Ordre des Squatiniformes ou anges de mer*

La morphologie est caractéristique, ressemblant aux raies. En effet, leur dos est pommelé et les grandes nageoires pectorales sont très développées vers l'avant, au dessus des fentes branchiales qui sont ventrolatérales. Contrairement aux raies, les nageoires pectorales ne sont pas rattachées à la tête. Il y a deux nageoires dorsales mais ne possède pas de nageoire anale. Le lobe supérieur de la nageoire caudale est plus long que le lobe inférieur. La **famille des Squatinidés** compte treize espèces toutes ovovivipares dont *Squatina squatina* (Ange de mer voir figure 5).

Figure 5 : *Squatina squatina* [86]

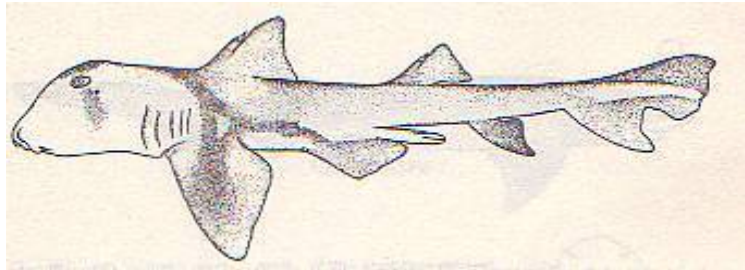


◆ *Ordre des Hétérodontiformes ou requins dormeurs*

L'unique **famille des Hétérodontidés** comptant 8 espèces, est la seule famille qui possèdent à la fois la présence d'épines sur les deux nageoires dorsales et une nageoire anale.

Une large crête au dessus de chaque œil orne une tête grande et épaisse. Le museau est court en forme de groin. *Heterodontus zebra* ou requin dormeur zèbre et *Heterodontus portus jacksoni* (voir figure 6) ou requin de Port Jackson sont les deux espèces les plus connues parmi l'ensemble des espèces, toutes ovipares.

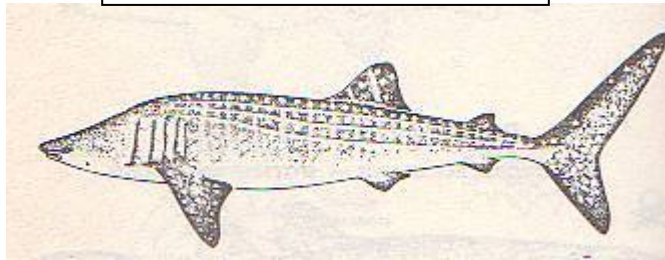
Figure 6 : *Heterodontus portus jacksoni* [86]



◆ *Ordre des Orectolobiformes ou requins carpettes*

Ressemblant à l'ordre précédent, ils ne possèdent pas d'épines dorsales mais possèdent par ailleurs des barbillons sur la face interne des narines. Sept familles, toutes ovovivipares, totalisent 33 espèces de requins d'eaux chaudes très diversifiés. On peut citer quelques exemples typiques : *Parascyllium collare* ou requin carpette vrai de la **famille des Parascylliidés**, *Brachaelurus waddi* ou requin aveugle de la **famille des Brachaeluridés**, *Orectolobus ornatus* ou requin tapis piste de la **famille des Orectolobidés**, *Stegostoma fasciatum* ou requin zèbre de la **famille des Stégostomatidés** ou encore *Chiloscyllium indicum* ou requin chabot élégant de la **famille des Hémiscylliidés**. Les deux dernières familles, **les Rhinodontidés et les Ginglymostomatidés**, comptent respectivement des individus parmi les plus connus du grand public : *Rhiniodon typus* (Requin baleine voir figure 7) et *Nebrius ferrugineus* (Requin nourrice fauve).

Figure 7 : *Rhiniodon typus* [86]



◆ *Ordre des Lamniformes ou requins à maquereaux*

Pratiquement tous de grande taille, ils possèdent une nageoire anale, cinq fentes branchiales, une gueule en position ventrale mais n'ont ni épine dorsale ni membrane nictitante. La plupart ont un museau allongé et la bouche s'allonge jusqu'en arrière des yeux. Toutes ovovivipares, l'autre grande caractéristique est la présence de cannibalisme intra-utérin parmi certaines des sept familles et les 16 espèces de cet ordre. Là encore, quelques exemples peuvent être cités parmi les plus caractéristiques : *Eugomphodus taurus* ou requin taureau de la **famille des Odontapidés**, *Cetorhinus maximus* ou requin pèlerin de la **famille des Cétorhinidés**, *Mitsukurina owstoni* ou requin lutin de la **famille des Mitsukurinidés**, *Pseudocharcharias kamoharai* ou requin crocodile de la **famille des Pseudocarchariidés**, *Megachasma pelagios* ou requin grande gueule de la **famille des Megachasmidés**, *Alopias vulpinus* ou requin renard (voir figure 8) de la **famille des Alopiidés** et *Isurus oxyrinchus* ou requin taupe de la **famille des Lamnidés**. Cette dernière famille comprend le fameux *Carcharodon carcharias* ou grand requin blanc.

Figure 8 : *Alopias vulpinus* [86]



◆ *Ordre des Carchariniformes ou requins de fond*

Ce sont les requins « typiques ». Avec près de 200 espèces, c'est aussi le groupe de requins dominant. Quasi-identiques à l'ordre précédent, ils se différencient par la présence d'une membrane nictitante. Adaptés à tous les milieux marins, ils ne dépassent souvent pas 2 mètres de longueur. Du petit chien de mer au requin marteau, en passant par le requin roussette ou le peau bleue, tous les types de requins sont retrouvés dans cet ordre. Parmi les 8

familles, on retrouve les trois types de reproduction : viviparité, ovoviviparité et viviparité placentaire. La **famille des Scyliorhinidés** ou chiens, holbiches et roussettes comprend par exemple le requin maille *Scyliorhinus retifer*, la **famille des Proscyllidés** ou requins chats le requin chat pygmée *Eridacnis radcliffei*, la **famille des Pseudotriakidés** ou requin à longue dorsale *Pseudotriakis microdon*, la **famille des Leptochariidés** ou émissole barbue *Leptocharias smithii*, la **famille des Hémigaléidés** ou milandres *Hemipristis elongatus*, la **famille des Triakidés** ou requins-hâ le virli léopard *Triakis semifasciata*, la **famille des Sphyrnidés** ou requins marteaux le grand requin marteau *Sphyrna mokarran* et la **famille des Carcharhinidés** ou requins vrais le requin tigre *Galeocerdo cuvier* (voir figure 9) ou encore le requin bouledogue *Carcharinus leucas*.

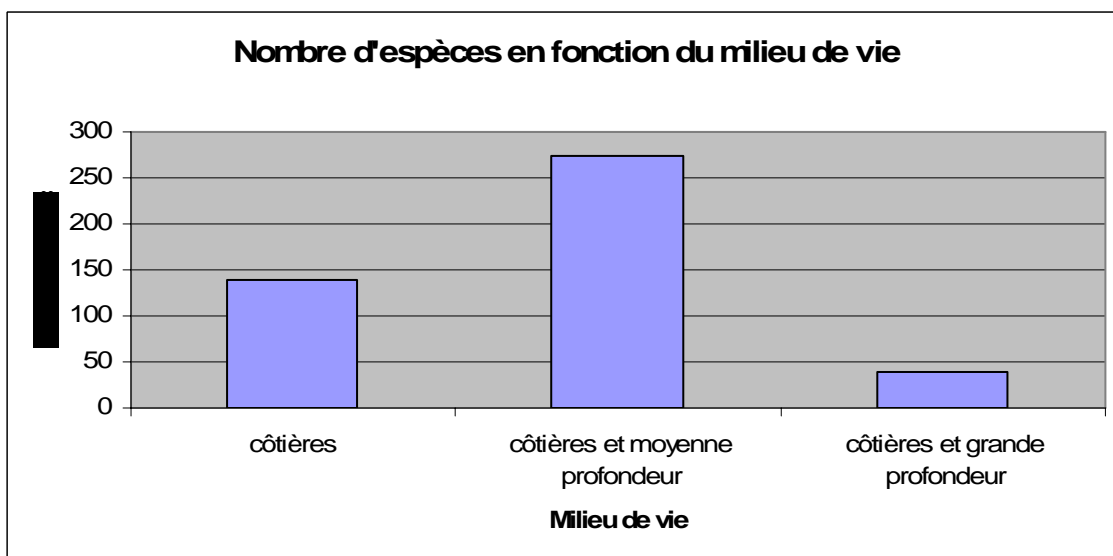
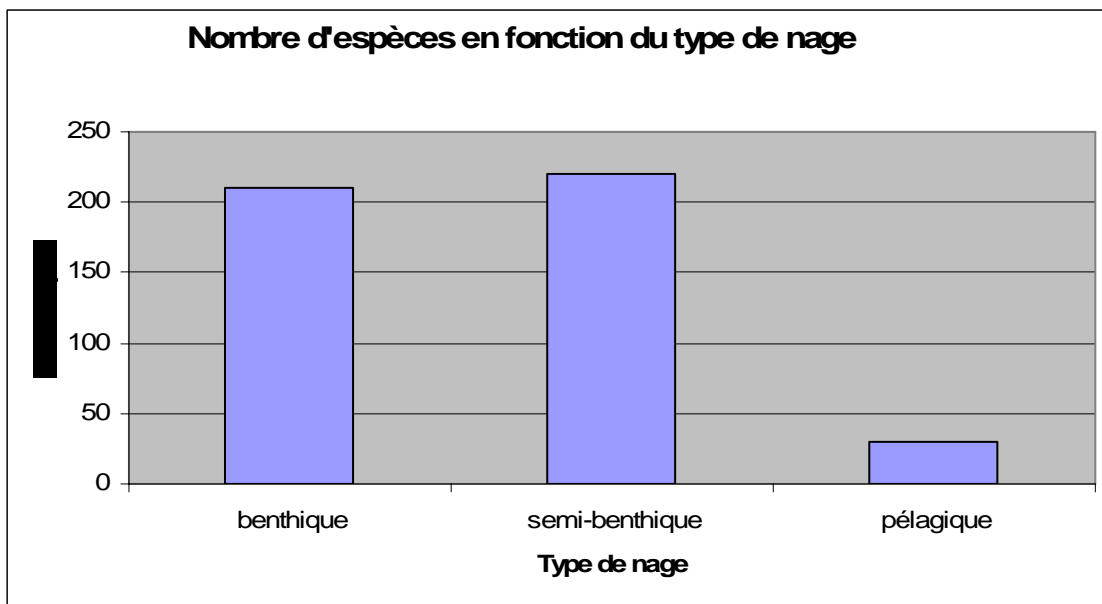
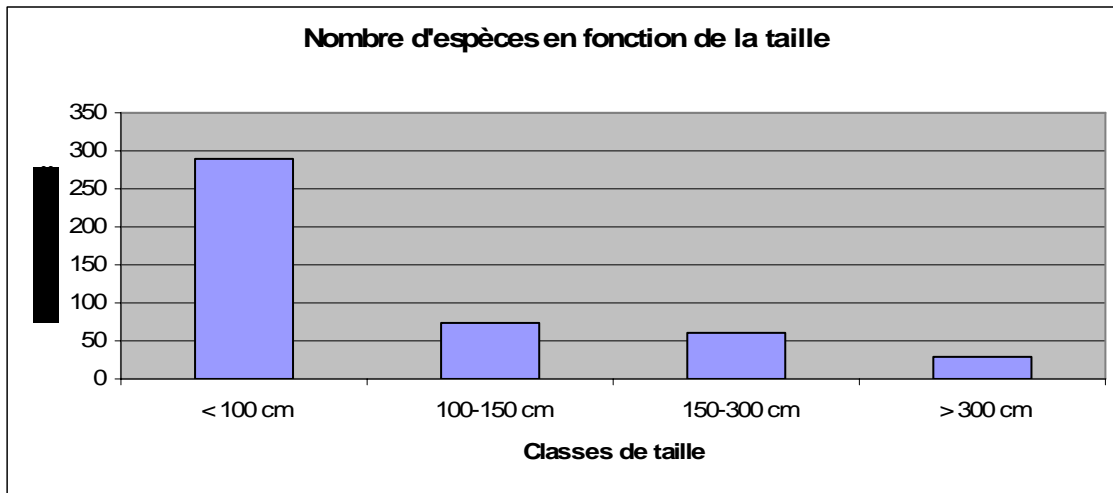
Figure 9 : *Galeocerdo cuvier* [86]



Ainsi, apparaît l'apparente extrême diversité des requins tant dans la forme (anges de mer par rapport aux requins à maquereau) que dans la taille (taille s'échelonnant de 15 cm pour le requin *Squaliolus laticaudus* à l'état adulte contre 12 m pour le requin baleine *Rhinodion typus*) ou bien dans leur mode de vie (requins pélagiques contre requins benthiques avec toutes les variations intermédiaires possibles) (voir figure 10). Les autres grandes différences sont d'une part la couleur qui, bleu foncé, brun ou noir, peut aller jusqu'au jaune et montrer des variations entre les deux faces de l'animal ; d'autre part la forme et la taille de la queue qui est dissymétrique très longue parfois (requins renards) ou au contraire assez courte (requins marteaux).

Cependant, il est important pour la suite de notre étude de faire ressortir une unité morphologique : le requin est un animal plutôt marin qui possède un corps allongé et fuselé terminé par une seule et puissante nageoire caudale, une bouche située ventralement et munie de dents orientés vers l'intérieur, des yeux en position latérale ou dorsale et des fentes branchiales latérales qui s'ouvrent toujours en avant des nageoires pectorales.

Figure 10 : Nombre d'espèces de requins en fonction de la taille, du type de nage et de l'habitat [18]

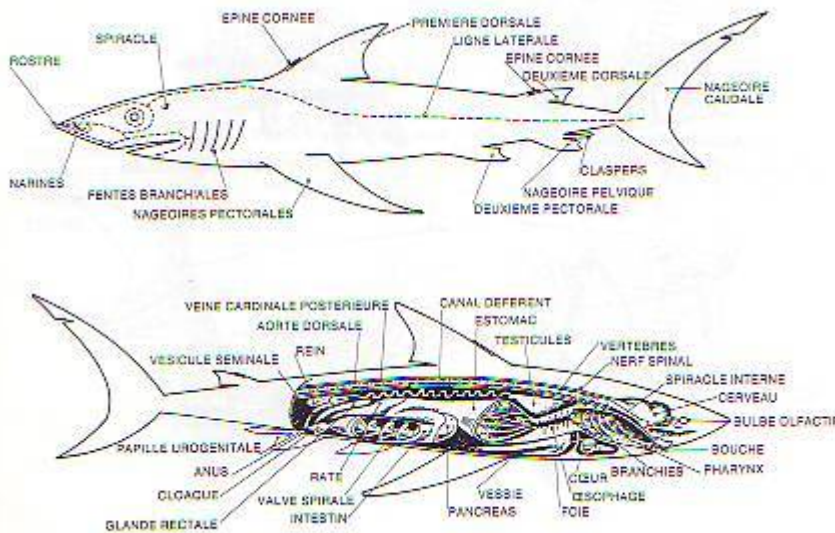


## D. Eléments de biologie

Si le plan d'ensemble externe du requin type a été défini, il faut aussi dégager le plan d'ensemble interne du requin (voir figure 11). Si cette étude approfondira divers points, on peut signaler la présence d'un tube digestif avec un œsophage à la musculature puissante, un estomac en forme de sac et un intestin court mais à grande surface d'absorption. La vessie natatoire est absente et la respiration se fait par les fentes branchiales. Le cœur assure la circulation sanguine ; l'urée, quant à elle, atteint des valeurs supérieures à celles des Vertébrés.

Les organes des sens communs sont très développés et d'autres organes particuliers complètent cette fonction (ampoules de Lorenzini, ligne latérale). Sexuellement, les squales sont dimorphiques et la fécondation est interne. Les œufs sont souvent de grande taille et ovulaire. Certaines espèces sont au contraire vivipares.

Figure 11 : Morphologie et organisation interne du requin type [37]



### 1. Morphologie générale

#### a) Squelette

Presque entièrement cartilagineux, il représente seulement 3 à 10 % du poids du corps [101]. Cependant, certaines parties comme la colonne vertébrale peuvent prendre une structure plus rigide en se chargeant de sels de phosphate et de carbonates de calcium mais sans jamais prendre une véritable structure osseuse. On distingue le squelette axial et le squelette appendiculaire.

##### ◆ *Le squelette axial*



Le squelette axial comprend deux éléments en relation directe mais bien distincts : le crâne et la colonne vertébrale.

\*Le crâne est constitué d'un seul bloc compact et cartilagineux ou chondrocrâne comprenant le cerveau et les organes sensoriels, lui-même divisé en neurocrâne qui comprend le cerveau et les organes sensoriels et le splanchnocrâne qui comprend les mâchoires et les arcs branchiaux. De nombreux foramens permettent le passage de nerfs et de vaisseaux.

Le raccourcissement et la migration ventrale des mâchoires ont permis le développement du rostre antérieur. Il joue un rôle hydrodynamique de pénétration dans l'eau mais c'est aussi un organe multi sensoriel exceptionnel que nous verrons par la suite dans les chapitres correspondants.

\*La colonne vertébrale s'étend donc de l'arrière du neurocrâne au lobe dorsal de la nageoire caudale. Les vertèbres sont nombreuses, biconcaves et partiellement calcifiées non articulées entre elles mais reliées par des ligaments. Sur toute la longueur de la colonne s'étend l'arc neural qui délimite le canal neural abritant la moelle épinière.

En région caudale, ventralement aux corps vertébraux, l'arc hémal comprend l'artère et la veine caudales tandis qu'au niveau du tronc, l'arc hémal est réduit latéralement, sur lequel s'insèrent tout de même les côtes qui ne jouent aucun rôle de support.

Les nageoires impaires (dorsale, anale, et caudale) sont articulées avec le squelette axial par des rayons cartilagineux poursuivis par des rayons cornés ou cératotriches conférant la rigidité.

La bi concavité des vertèbres permet la même amplitude de flexion dans tous les plans mais elle est plus forte pour les mouvements horizontaux primordiaux dans la propulsion, la présence d'éléments en région caudale modifiant l'amplitude verticale.

#### ◆ *Le squelette appendiculaire*

Il comprend les nageoires impaires et les nageoires paires avec leur ceinture. Pour les nageoires impaires dorsales et anales, il y a fusion basale des rayons endosquelettiques ou radiaux, permettant le support de deux rangées parallèles de rayons exosquelettiques, partie visible des nageoires. Ce sont les actinotriches. Pour la nageoire caudale, l'essentiel de la surface est soutenue par les actinotriches.

Les nageoires paires (pectorales et pelviennes) ont la même structure mais l'exosquelette y est représenté majoritairement. De plus, chaque type de nageoire possède un nombre caractéristique de pièces basales.

Ces pièces basales prennent une fonction particulière au niveau pelvien puisqu'elles sont à l'origine des organes copulateurs du mâle.

Ainsi, par la composition même des vertèbres et leur forme, le squelette cartilagineux a été considéré comme un caractère archaïque. Pourtant, par sa flexibilité presque totale, il apparaît que le requin peut interagir avec son milieu et qu'il s'est très bien adapté aux contraintes hydrodynamiques.

## **b) Musculature**

Fondamentalement métamérisée en myomères, elle représente la majorité du poids de l'animal. Chaque myomère est séparée par des cloisons conjonctives, les myoseptes,

s'insérant sur le derme d'un côté et sur le squelette axial de l'autre. Il existe par ailleurs un septum médian qui délimite ainsi une masse épi axiale dorsale et une masse hypo axiale ventrale. Enfin, les myoseptes se plissent en V ou W leur permettant d'être imbriqués les uns dans les autres.

Deux masses antagonistes (abductrice et adductrice) s'insèrent sur les ceintures et rayons endosquelettiques pour la musculature des nageoires paires.

Deux types de muscles, en proportion bien distincte, sont répartis sur le corps de l'animal. Les muscles rouges (environ 10 % de la masse [101]) bien irrigués, qui tirent leur énergie des graisses oxydées par voie aérobie, sont répartis sous la peau et permettent la nage longue et soutenue de faible dépense énergétique. En revanche, le reste de la musculature (« blanche » par opposition, 90 % de la masse), qui tire son énergie du glycogène par voie anaérobie, permet de développer des vitesses supérieures mais beaucoup plus courtes (« sprints »).

Le rapport des muscles blancs et rouges varie en fonction de l'activité natatoire des requins. Ainsi, les requins pélagiques possèdent un taux de muscles rouges plus élevé (environ 15 %).

La musculature des mâchoires est quant à elle très développée et fera l'objet d'une étude plus approfondie (voir III.1.a.i).

### **c) La peau**

La peau du requin est l'un des traits les plus caractéristiques de leur organisme. En effet, les écailles sont reconnaissables aisément, d'un type uniquement retrouvé chez les Sélaciens : les écailles placoides. Ce sont des productions d'origine dermique disposées en quinconce et de structure comparable à une dent. De la même manière, elles sont constituées d'émail qui enveloppe un centre fait d'un cône de dentine.

Le remplacement s'effectue par destruction de la plaque basale, sur lequel elles s'insèrent provoquant leur chute, continuellement et sans limites.

Il existe de nombreuses formes et tailles d'écailles propres, à certaines espèces.

Ainsi, en fonction du sens de toucher de la peau, elle peut s'avérer soyeuse (d'avant en arrière) ou au contraire abrasive (d'arrière en avant) expliquant les lacérations laissées dans certaines attaques contre des humains [105].

La fonction de cette peau particulière reste l'hydrodynamisme (voir II.A.1.) mais une fonction dans la prédation a déjà pu être envisagé avec l'utilisation des écailles placoides comme ustensiles de découpe [113].

## **2. Le système nerveux ([62],[99])**

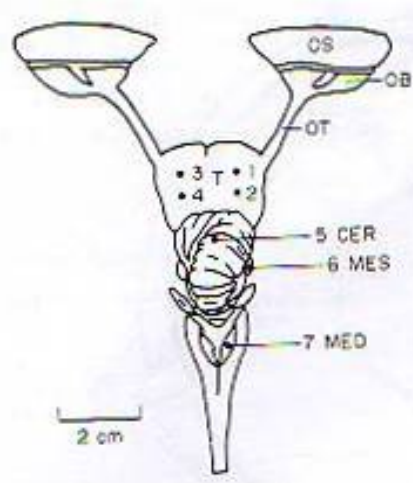
Deux grands ensembles le composent : le système nerveux central ou système cérébrospinal directement associé au second ensemble le système nerveux périphérique, nerfs permettant la connexion avec les récepteurs sensoriels et les organes effecteurs.

Tout comme les autres vertébrés, l'encéphale des requins comprend cinq vésicules : télencéphale, diencéphale, mésencéphale, métencéphale et myélencéphale.

Certaines parties de ce cerveau en fonction des aptitudes de l'animal sont plus développées ; c'est le cas des hémisphères cérébraux du télencéphale, notamment des nerfs olfactifs se dilatant en deux volumineux lobes olfactifs, des tubercules bijumeaux du

mésencéphale et du cervelet du métencéphale. Ces trois parties gèrent respectivement l'olfaction, la coordination olfaction-vision et enfin la coordination de la nage et des déplacements dans les 3 dimensions de l'espace.

Figure 12 : Cerveau de *Negaprion brevirostris* [47]  
 OS: sac olfactif; OB: bulbe olfactif; OT: tractus olfactif; T: télencéphale; CER: cerebellum; MES: mésencéphale; MED: canal médullaire.



Malgré cela, les requins ont toujours été considérés comme des animaux peu « intelligents ».

Pourtant plongeurs et chercheurs qui les ont côtoyé s'accordent à dire qu'ils apprennent vite. S.H Gruber montre en 1974 que le requin citron *Negaprion brevirostris* répond positivement aux stimuli olfactifs (répulsifs) comparant même leur intelligence à celle d'un chat ou d'un rat [86].

Cependant, des différences interspécifiques peuvent être soupçonnés car l'ensemble des expérimentations réalisées dans le monde sur un même thème montre des disparités parfois flagrantes.

Ceci a pu être envisagé en mesurant le poids du cerveau des requins et en le comparant à leur poids corporel. Ainsi, Northcutt montre des différences assez marquées entre les rapports chez les carcharhiniformes et les squalomorphes par exemple (rapport de 4 en moyenne entre les deux) [99].

De nouvelles études sont nécessaires pour savoir exactement le rôle de cet organe mais on peut déjà penser que le développement des centres nerveux est corrélé à celui du système sensoriel.

### 3. Respiration

Les branchies consistent en une série d'arcs cartilagineux à partir desquels se déploient deux rangées alternées de lames branchiales. Ces dernières portent elles-mêmes de minces lamelles secondaires qui leur sont perpendiculaires afin d'augmenter la surface d'absorption.

En général, les branchies s'ouvrent par cinq fentes branchiales vers l'extérieur ; certaines espèces possèdent une ou deux fentes branchiales en plus sans que l'on connaisse la raison de cette présence.

En fonction de l'importance de la nage dans le mode de vie du requin, il existe deux types de respiration. Si dans tous les cas l'eau pénètre par la bouche, passe à travers les branchies à contre-courant du sang permettant une meilleure oxygénation et un meilleur rejet de dioxyde de carbone puis sort par les fentes branchiales, le moteur de ce mouvement est parfois différent. Les requins benthiques (roussettes par exemple) pompent l'eau en contractant les muscles des valves à l'entrée et à la sortie du système branchial. Les requins pélagiques quant à eux appliquent le principe du statoréacteur utilisant leur mouvement pour envoyer l'eau vers l'arrière à travers les branchies. Ce système n'est pas figé et on sait aujourd'hui que les requins pélagiques peuvent s'arrêter de nager à de brefs moments et utiliser le système de ventilation active posés sur le fond.

Cette nécessité de maintenir un courant continu d'eau est due à une pression sanguine en oxygène très élevée chez les requins qui les rend tributaire du milieu. En effet, en eau stagnante et au repos, la pression partielle d'oxygène dissous dans l'eau tend à diminuer dans l'entourage immédiat du requin, ce qui d'une part peut provoquer une asphyxie à long terme et d'autre part les oblige à parfois se placer face au courant marin.

#### 4. Circulation sanguine

Le cœur des requins, situé au niveau des nageoires pectorales, médioventralement, est replié en « S ». Formé d'un sinus veineux, d'un atrium, d'un ventricule et d'un cône artériel à nombreuses valvules se terminant par une aorte ventrale, il est aussi protégé par une enveloppe cartilagineuse. La proportion entre le poids de cet organe et celui du corps reste constante : 0,1 % pour des espèces benthiques à 0,2-0,3 % pour les espèces pélagiques (requin blanc). Il peut atteindre 0,4 % du poids corporel chez le requin taupe en relation avec sa caractéristique d'« endotherme ». L'épaississement de la paroi du ventricule associée à une réduction de sa cavité permet d'augmenter la pression ventriculaire et donc d'accroître l'éjection systolique [101].

Etant donné la position du cœur dans le circuit sanguin, le sang (environ 1/20ème du poids corporel) ne traverse qu'une fois le cœur au cours du cycle cardiaque : c'est une circulation « simple ». Le transport d'oxygène et donc l'efficacité d'hématose des organes périphériques sont fonction du nombre de globules rouges et du taux d'hémoglobine que le sang contient.

D'énormes différences existent entre requins, mêmes proches, dans les valeurs des paramètres sanguins. L'hématocrite est de 20 à 25 % chez le requin baleinier et de 33 à 39 % chez le requin taupe pour des valeurs d'hémoglobine respectivement de 6 et 14 g/ 100 ml de sang [114].

Ainsi, Scharold et al. en 1989 [108] puis Scharold et Gruber en 1991 [107] ont montré une corrélation positive assez marquée entre l'élévation du rythme cardiaque et d'une part la teneur en O<sub>2</sub> de l'eau et d'autre part la vitesse de nage. Cependant, là encore des différences nettes apparaissent dans l'intensité des réponses entre les deux espèces étudiées *Triakis semifasciata* et *Negaprion brevirostris*, le second montrant une corrélation moins forte sans que l'on connaisse les constantes sanguines de ces animaux [18].

De même, certaines « constantes » ont des valeurs rarement rencontrées chez d'autres espèces : l'urémie est de 20-25 g/L ; le taux de prothrombine est bas mais il n'existe pas de

déficit de la vitesse de coagulation ; enfin, le plasma est riche en magnésium et pauvre en phosphates [21].

La particularité du sang est de contenir une molécule de poids moléculaire élevé, l'oxyde de triméthylamine, intervenant dans l'osmorégulation.

## 5. Excrétion et osmorégulation

### a) Les voies urinaires

Les reins sont des mésonéphros mais la partie caudale du rein peut être comparée à un métanéphros équipé de canaux excréteurs, formant l'uretère qui rejoint le canal de Wolf chez le mâle. C'est d'ailleurs cette partie qui est à l'origine de la production d'urine. Situés dorsalement le long de la colonne vertébrale, ce sont deux petits rubans rouges foncés qui occupent la longueur de la cavité abdominale.

Le débit de filtration glomérulaire est assez fort (1 à 3 ml/kg/h [18]) conditionné par l'absolue nécessité d'excréter les sels en excès en milieu marin. Cependant, Burger dès 1967 montre que les reins ne sont pas les organes les plus importants dans l'excrétion [14]. En effet, il montre que chez *Squalius Acanthias*, la concentration osmotique de l'urine est inférieure à celle du plasma et que la perte de sels dans l'urine augmente après ablation de la glande rectale.

Cette dernière jouerait un rôle très marqué dans l'élimination du sodium accompagné par les branchies, qui possèdent de nombreuses cellules à chlorure. En effet, les « sels » (Cl<sup>-</sup> et Na<sup>+</sup>) sont excrétés par des cellules spécialisées composées de nombreuses mitochondries et une pompe ATPase Na-K dépendante.

La vessie est absente chez les Chondrichtyens.

### b) L'osmorégulation

En milieu marin, les conditions hypertoniques obligent les requins à maintenir l'osmolarité de leurs liquides corporels à un niveau supérieur à celui de l'eau de mer (980 mosmol/l contre 930 mosmol/l) afin d'éviter toute déshydratation.

L'osmorégulation se fait de deux manières différentes. Au niveau extracellulaire, le chlorure de sodium puisé dans l'eau de mer s'ajoute à l'urée synthétisée par le foie pour maintenir les concentrations ioniques. Par contre, au niveau cellulaire, le maintien des concentrations se fait uniquement par l'urée (identiquement) et par l'oxyde de triméthylamine et des acides aminés. Ainsi, l'urée filtrée par le rein étant réabsorbée à 80 % au niveau du tubule contourné, les acides aminés à hauteur de 95 %, et les branchies étant plutôt imperméables à l'urée, le sang et l'eau de mer sont isotoniques [101].

Ainsi, le cas de *Carcharhinus nicaraguensis* qui vit en eau douce la plupart du temps a permis de montrer une adaptabilité élevée en diminuant le nombre de cellules branchiales à chlorure et en éliminant moins d'acides aminés.

## 6. Reproduction

La reproduction des Chondrichthyens est assez diversifiée. Les modes de reproduction des squales sont très variables. En dehors de l'oviparité primitive de certaines familles, on trouve aussi des familles vivipares de divers types, donnant naissance à de jeunes vivants. Au contraire des poissons téléostéens, les œufs moins nombreux, sont fécondés à l'intérieur du corps de la femelle permettant un meilleur taux de survie des jeunes.

### **a) L'appareil génital mâle**

Très peu développé chez les sujets immatures, l'ensemble du tractus génital mâle se développe au moment de la maturité sexuelle. Les testicules, situés crânialement aux reins, sont des organes pairs, de forme allongée et dont la grosseur dépend de l'espèce.

Les tubes séminifères qui produisent les spermatozoïdes se poursuivent par des canaux efférents qui dérivent du mésonephros. La fin du trajet est formée par un renflement de ces spermiductes ou vésicules séminales où le sperme produit antérieurement par les glandes de Leydig vient s'accumuler.

Certaines espèces comme le peau bleue, possèdent des enveloppes protectrices ou spermatophores qui évitent des pertes au moment de la copulation.

Les mâles sont équipés d'organes copulateurs cylindriques issus de la modification des nageoires pelviennes appelés ptérygopodes. Ces organes, immatures courts et souples, s'allongent et durcissent au moment de la maturité sexuelle en se calcifiant. Au cours de la copulation, seul un des deux ptérygopodes est introduit dans les voies génitales de la femelle et le liquide séminal peut s'écouler le long d'une gouttière. Deux sacs musculaires basaux complètent l'appareil génital mâle. Se remplissant d'eau juste avant l'accouplement, ils assurent ainsi une meilleure vidange du sperme dans les voies génitales femelle. A ce système s'ajoute la présence d'un dispositif d'ancrage dans les voies génitales femelles situé à l'extrémité du ptérygopode, assurant ainsi le maintien de l'ouverture de l'oviducte.

### **b) L'appareil génital femelle**

Les deux ovaires, situés antérieurement au plafond de la cavité abdominale au niveau du foie, sont des sacs transparents au travers desquels on peut voir des œufs. Au cours de la maturation sexuelle surtout chez les grandes espèces, il arrive que seul l'ovaire droit s'hypertrophie et de nombreux ovules peuvent être alors aisément distingués. Ces derniers sont relargués au moment de l'ovulation et gagnent les deux oviductes, réunis en un seul orifice l'ostium, par l'intermédiaire des courants de la cavité coelomique (présence de cellules ciliées).

Les oviductes sont divisés en trois parties : entre le pavillon cilié et la glande nidamentaire équivalent aux trompes de Fallope des Vertébrés, la glande nidamentaire elle-même et enfin distalement l'utérus. Ces trois parties ont une importance différente en fonction du mode de reproduction utilisé par les familles. En effet, si la glande nidamentaire à l'origine du stockage du sperme et de la production des enveloppes et des réserves de l'œuf s'hypertrophie pour les espèces ovipares, c'est l'utérus en revanche qui jouera le rôle le plus important chez les espèces ovovivipares et vivipares assurant la production de substances nutritives pour les embryons.

Les deux utérus fusionnent enfin très distalement en un court vagin s'abouchant au cloaque.

### c) Comportement sexuel et fécondation

La maturité sexuelle et les cycles de reproduction sont deux sujets très mal connus encore aujourd'hui.

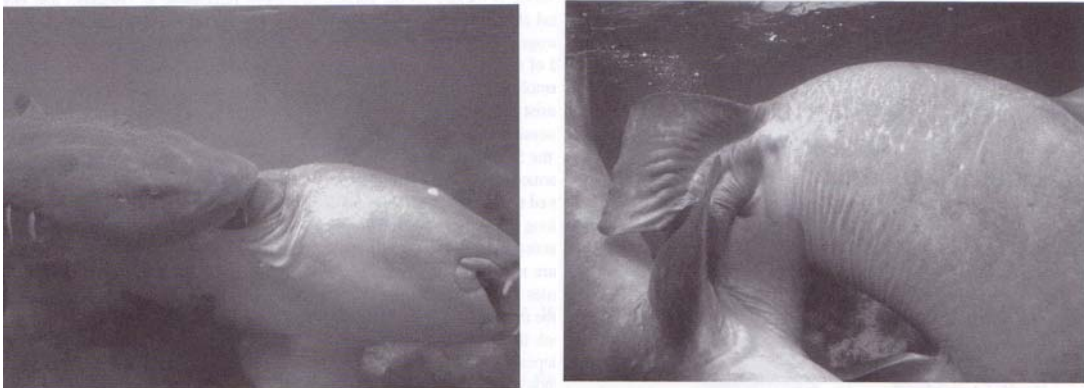
L'âge de la maturité sexuelle chez le mâle et la femelle semble très variable selon les espèces et les cycles sexuels sont très variables selon les types écologiques et les durées de gestation chez les espèces ovovivipares et vivipares. Ainsi, certaines espèces benthiques d'eaux tropicales se multiplient tout au long de l'année (ex : *Heterodontus* spp) tandis que d'autres présentent des cycles bisannuels comme certains carcharhiniformes ou encore annuels comme le requin marteau *Sphyrna lewini*.

Les conditions du rapprochement restent mal connues. On peut penser que le « hasard » des rencontres expliquent certains accouplements mais aujourd'hui l'extraordinaire rassemblement des requins marteaux en Mer de Cortez pose la question d'une éventuelle signification reproductive.

C'est globalement la taille de l'animal adulte qui conditionne la technique d'accouplement. Si les espèces de petite taille qui sont aussi les plus flexibles s'enroulent autour des femelles en les saisissant par les nageoires pectorales avec leurs dents, les espèces de grande taille ne peuvent en revanche pas se plier démesurément. Ils s'accouplent donc en se tenant parallèles l'un à l'autre, tête contre tête après acceptation de la femelle (voir figure 13).

Cette acceptation a été montrée chez *Ginglymostoma cirratum* qui emploient une stratégie de sélection assez marquée. En effet, ces dernières lors d'intérêt, montrent des signes d'acceptation du mâle tels que le flairage et la relève des nageoires pelviennes [18].

Figure 13 : Copulation chez *G. cirratum* : accrochage à la nageoire pectorale de la femelle (à gauche) et insertion d'un ptérygopode (à droite) [18]



Bien que les dents des mâles soient moins coupantes et plus courtes et que la saisie soit « douce », les femelles peuvent garder de sévères cicatrices de leurs ébats. Inversement, les femelles, une fois l'accouplement terminé, peuvent se retourner violemment contre les

mâles et infliger des morsures qui ne souffrent d'aucune inhibition allant jusqu'à la mort de l'animal parfois.

Comme déjà décrit précédemment, quelle que soit la position employée, le ptérygopode du mâle est basculé vers l'avant au moment de l'intromission. La copulation ne durerait que quelques minutes et encore une fois dans le domaine de l'ovulation, plusieurs hypothèses existent. Certaines études tendent à montrer que le sperme, une fois introduit dans les voies génitales femelles, est stocké dans la glande nidamentaire pendant plusieurs mois : de 4 semaines chez *C. cautilus* à 12 mois chez *Prionace glauca* [18]. Cette thèse sous-tend que l'ovulation serait retardée par rapport à l'accouplement d'au moins un mois. Cependant, on peut se demander si l'ovulation ne serait pas induite par la copulation et si il n'existerait pas une maturation post coïtale afin d'assurer une meilleure fertilisation.

Hamlett et al. en 2002 ont d'ailleurs montré chez *Mustelus canis* qu'en plus du stockage dans la glande nidamentaire, du sperme était retrouvé au niveau de l'utérus, attaché à l'épithélium signe d'une certaine interaction [51].

La fécondation a lieu dans les trompes, plus exactement au niveau de la glande nidamentaire ou entre le pavillon cilié et celle-ci. Elle apparaît avant la formation de la coquille chez les espèces ovipares, par un phénomène de polyspermie (plusieurs spermatozoïdes s'introduisent mais un seul s'unit avec le pronucléus femelle).

## **d) Développement embryonnaire**

Tous les modes de développement sont présents. Nous les étudierons donc du plus primitif à la forme la plus évoluée.

### ***(1) Oviparité***

Les espèces concernées sont souvent benthiques et de petite taille : Orectolobidés, Hétérodontidés et Scyliorhinidés. Un grand mystère entourant un œuf, attribué à l'espèce la plus grande *Rhiniodon typus* qui mesurait 30 cm de long et 14 cm de large, n'a pas permis de conclure sur le mode de reproduction ; cependant, on pense que cette espèce serait ovipare.

Les œufs, de grande taille et de type télœcithe, sont déposés sur le fond marin où ils vont terminer leur développement en utilisant les réserves représentées par 'albumen et le vitellus. Le nombre d'œufs déposé est généralement faible (de 2 à 20) et ils sont entourés par une coque qui durcit au contact de l'eau et qui peut prendre des formes très particulières d'ancrage dans le sable ou dans la roche (vrilles, saillies spiralées). Les seuls échanges enregistrés avec l'extérieur sont des échanges d'électrolytes et de gaz par l'intermédiaire de l'eau.

Au terme du développement, lors de l'épuisement des réserves, l'embryon éclot grâce à une glande située en région frontale qui dissout la coque. Il est alors livré à lui-même restant souvent avec de nombreux congénères du même âge dans des « aires de nurserie ».

### ***(2) Ovoviviparité aplacentaire***



C'est le mode de reproduction le plus représenté au travers des espèces. Dans ce cas, l'embryon se développe d'abord via les réserves de l'œuf à l'intérieur de la mère puis c'est la mère qui nourrit les embryons soit par l'intermédiaire de sécrétions utérines (lait utérin), soit en libérant des ovocytes en continu : c'est l'oophagie. Ce mode de nutrition de l'embryon suggère fortement un début d'évolution vers la viviparité.

Une caractéristique un peu surprenante de ce mode de reproduction touche certaines espèces : « le cannibalisme intra-utérin ». En effet, l'oophagie évoquée précédemment peut prendre des proportions plus considérables : 1 seul fœtus est expulsé à l'issue de chaque gestation chez le requin taureau *Oontaspis taurus*. Ceci est dû au fait que l'embryon qui se développe le plus rapidement attaque et dévore les autres embryons au sein de l'utérus (adelphophagie). Cette agressivité prénatale pourrait expliquer un mode de sélection naturel, déjà très sophistiqué.

### **(3) Viviparité placentaire**

Chez les espèces vivipares comme les Carcharinidés et les Sphyrnidés, une structure d'échange fœto-maternelle est retrouvée. Après un épuisement des réserves globalement assez rapide, l'embryon, qui à la base n'est entouré que par une très mince membrane dans la cavité utérine, est relié à la muqueuse utérine par un omphaloplasenta (veine, artère et canal ombilical). Oxygène et nourriture sont alors transférés de la mère à l'embryon par le placenta et le cordon ombilical, les déchets suivant le chemin inverse. Les embryons sont en nombre assez variable en fonction des espèces et sont contenus dans des compartiments utérins individuels.

La mise bas s'effectue dans des endroits peu profonds, peu fréquentés des autres adultes où la nourriture est abondante pour les petits. Une fois expulsés, les jeunes requins sont livrés à eux-mêmes, les mères quittant les « aires de nurserie » très rapidement.

## **e) Croissance, organisation sociale et comportement ([95],[96])**

### **(1) Croissance**

Comme les autres poissons, et à la différence de nombreux autres animaux, les requins grandissent toute leur vie. Leur taille est donc, pour une même espèce et dans des conditions alimentaires identiques, proportionnelle à leur âge. Cependant, des difficultés quant à la méthode de calcul de cet âge restent d'actualité. En effet, il suffirait de compter le nombre d'anneaux cartilagineux trouvés sur les vertèbres en plus et de le diviser par le nombre d'années écoulées entre deux captures ou entre deux dates (en captivité). Mais le problème est que le nombre de vertèbres produites par an varie en fonction des espèces. Des expérimentations par baguage, à l'aide de nitrate d'argent ou encore de tétracycline ont donné des résultats assez différents.

En revanche, on sait que la croissance des poissons est maximale en début de vie et qu'elle décroît avec l'âge.

Malgré tout, des estimations ont pu être réalisées sur différentes espèces. Ainsi, l'aiguillat commun grandirait de 4 cm par an, le requin citron de 15 cm par an tandis que le peau bleue pourrait atteindre des vitesses de croissance de 32 cm par an ([101], [114]).

Si nos connaissances sont aussi peu sûres sur le sujet, c'est que la longévité des requins restent encore pour de nombreuses espèces une inconnue. La croissance étant directement corrélée à cette dernière, il apparaît difficile de statuer sur ce thème.

## **(2) Organisation sociale**

Le requin est souvent représenté comme un chasseur des profondeurs solitaire. Cette image n'est pas vraiment exacte à part peut-être pour les plus grands (requin blanc, requin tigre...). En effet, les études montrent souvent des groupes de requins en milieu naturel.

La ségrégation inter et intra spécifique s'effectue à plusieurs niveaux même si de nombreuses inconnues subsistent. Il existe des relations de dominance ou au moins de hiérarchie sociale ; ainsi, sur un même site de prédation, les requins océaniques *Carcharinus longimanus* exercent leur suprématie sur les requins soyeux *Carcharinus falciformis* pourtant de taille comparable.

De même, au sein, d'une même espèce, une certaine ségrégation peut être dégagée : d'abord en fonction de la taille et du poids et ensuite en fonction du sexe. En effet, certains groupes de requins de même taille peuvent être retrouvés surtout au moment des premières migrations à la sortie des aires de nurserie. Au sein d'un groupe de requins de taille différente, les individus les plus petits se tiennent à l'écart des sujets les plus grands. Enfin, ce sujet a été étudié surtout chez *Sphyrna lewini* et *Sphyrna tiburo* : les femelles se tiennent souvent à l'écart des mâles (harcèlement ?) et Klimley en 1978 montre que cette ségrégation est nette avec un sex-ratio d'en moyenne 2,5 femelles pour 1 mâle (*Sphyrna lewini*) [77].

La question récurrente est celle du rôle de ces rassemblements et notamment lorsqu'ils atteignent des proportions aussi importantes que ceux de la Mer de Cortez pour *Sphyrna lewini*. Si de telles agrégations augmentent les chances de survie de chacun des membres du groupe et si la mise en commun des capacités sensorielles permet sûrement une meilleure détection des proies chez les espèces de petite taille, on ne peut exclure des hypothèses de motivation sexuelle (peu probable en raison de la présence de sujets immatures) ou de signification purement sociale qui nous échapperait encore. Les prochaines études, de plus en plus nombreuses sur le sujet, devraient permettre d'avancer dans ce domaine.

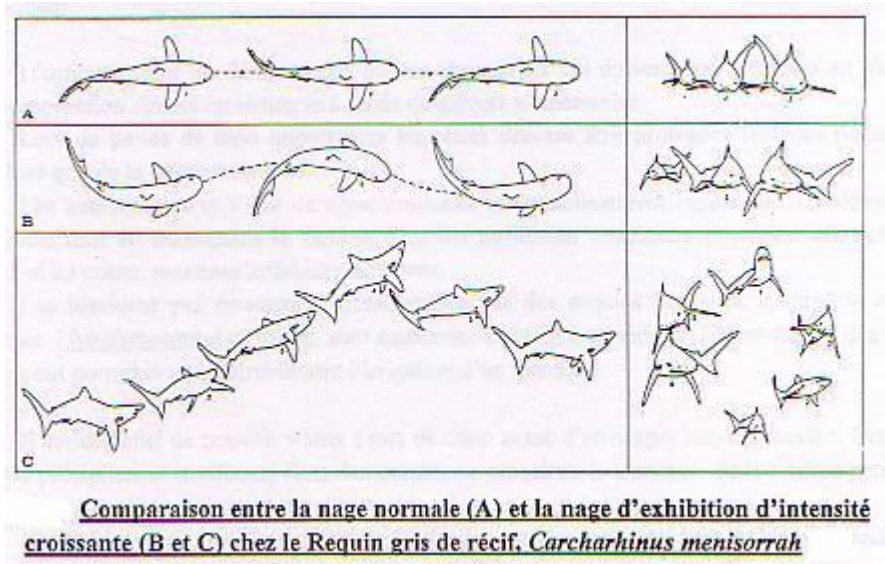
## **(3) Comportement particulier ([97],[98])**

S'il existe un requin qui a été particulièrement étudié au niveau de son comportement par rapport à l'Homme, c'est le requin gris des récifs : une première fois par Johnson et Nelson en 1973 avec un petit submersible déclenchant 57 attaques de ce requin [98] puis par Starck en 1975 [97] avec un submersible biplace plus gros qui déclencha moins d'attaques.

Ce qu'ils découvrirent est que le requin pourrait prévenir les plongeurs d'une attaque prochaine par un comportement particulier appelé nage d'exhibition. En poursuivant le requin avec le submersible, ils provoquèrent chez lui une nage exagérée latéralement poursuivie par des tonneaux ou des loopings en spirale à 15 ou 20 mètres du submersible. Si le submersible

continuait d'avancer, un bombement de la colonne vertébrale en forme d'arche accompagné de la descente des nageoires pectorales et une ascension du museau était noté, la nage s'interrompant carrément. Ensuite, c'était l'attaque (voir figure 14).

Figure 14 : Nage d'exhibition du requin gris de récif [98]



Ce comportement a été analysé au vu de la forme et de la taille des deux submersibles. En effet, le submersible de Starck plus gros engendra plus d'attaques avortées soit par défiance de la part du requin gris des récifs soit par non prise en compte d'un concurrent sérieux par sa forme moins « squalé ».

Ce comportement ne semble pas du tout être un comportement de prédation (attaque pour obtenir de la nourriture) mais bien plutôt un comportement d'antipredation (attaque pour éviter d'être mangé) et/ou de compétition sociale (attaque pour la défense d'une zone ou d'un rang social).

Chez certaines autres espèces, des comportements proches ou ressemblant au moins dans l'une des phases ont été retrouvés (requin des Galapagos [98], requin marteau ou requin soyeux...). Ceci laisse à supposer que l'ensemble des squalés disposaient ou disposent encore de la possibilité de montrer aux plongeurs cette nage si spéciale avant d'attaquer...



## II. UN CORPS FAÇONNE POUR LA PREDATION

### ***A. Locomotion et dynamique de la nage ([18],[21],[86],[114])***

Ce qui est frappant lorsque l'on regarde un requin évoluer dans l'eau, c'est l'apparente facilité avec laquelle il se déplace. Ceci n'a rien d'apparent ; le corps tout entier est fuselé assurant au requin une locomotion lui permettant d'occuper le haut de la chaîne alimentaire.

#### **1. Hydrodynamisme**

##### **a) Une forme évoluée**

Comme décrit précédemment (voir I.4.a)), le corps est fusiforme (comme les ostéichthyens et les mammifères marins), se termine par une nageoire hétérocerque distincte et présente des expansions horizontales et verticales que sont les nageoires impaires et paires.

En fait, le corps peut être séparé en deux parties : la partie antérieure aplatie dorso-ventralement, qui se développe dans un plan horizontal, est situé en avant de la première dorsale tandis que la partie postérieure dans un plan vertical perpendiculaire au premier.

Dès 1947, Budker compare les requins à des avions de chasse en s'appuyant sur un modèle physique commun appelé « veine inversée à deux nappes ». Ce modèle représente la déformation naturelle d'un corps en relation avec les contraintes d'un milieu de même densité que lui [86].

Il faut noter que cette forme générale tend à évoluer légèrement en fonction du mode de vie utilisée par le requin. Plus le requin sera de type nageur, plus le fuselage du corps s'accroîtra afin d'obtenir une forme hydrodynamique optimale. Un exemple assez marquant est celui du requin bleu.

##### **b) Une peau aux capacités surprenantes**

On a longtemps cru qu'en raison des denticules cutanés qui donnent à la peau une texture abrasive, les forces de friction durant la nage ne pouvaient qu'être augmentées. En fait, il semblerait que ces écailles placoïdes imbriquées les unes dans les autres réduisent les phénomènes de résistance en assurant un écoulement de l'eau plus régulier.

De plus, on peut penser que la peau renferme une fine couche d'eau en surface qui permet la glissance de l'eau alentour en créant un flux laminaire. Cette caractéristique tégumentaire assurerait ainsi au requin une approche silencieuse durant la prédation [105].

##### **c) Une densité faible**

Afin de réduire au maximum la dépense d'énergie pour un tel prédateur, il apparaît indispensable que le rapport poids spécifique/ flottabilité soit optimal. Ainsi, les poissons ostéichthyens possèdent une vessie gazeuse qui permet le rôle de manomètre adaptant la

quantité de gaz en fonction de la profondeur. Les requins n'ont pas de vessie natatoire et pourtant ils peuvent évoluer à toutes les profondeurs sans sembler être affectés.

Cette faculté est permise par la présence d'un volumineux foie très riche en huile et par la diminution de la densité de leurs tissus, notamment le squelette cartilagineux mais aussi peau et muscles blancs.

C'est le foie qui joue le plus grand rôle dans la flottabilité. Il peut représenter jusqu'à 25 % du poids de l'animal chez les grandes espèces pélagiques (ex : requin tigre). Pour atteindre ce poids, le foie est en fait gorgé de composés lipidiques de faible densité (jusqu'à 90% d'huile, même si la moyenne reste de 50%) notamment de squalènes (densité 0,86).

Ainsi, les espèces pélagiques ont une densité beaucoup plus faible que les espèces benthiques : le requin bleu *Prionace glauca* dans l'eau ne représente que 2,5 % du poids de ces animaux comparés à l'air libre tandis que l'ange de mer *Squatina squatina* atteint les 5,5 % [101].

#### **d) Le déplacement**

Tous les requins se déplacent par des ondulations latérales continues du squelette axial, qui permet le refoulement de l'eau d'avant en arrière. Cette ondulation est d'ailleurs d'amplitude croissante de la tête à la queue. Ainsi, la propulsion est en grande partie par la nageoire caudale qui joue un second rôle de gouvernail. Cependant, chez *Squatina squatina*, les nageoires pectorales élargies chez cette espèce peuvent intervenir dans la propulsion axiale par des ondulations de même nature.

Comme l'amplitude est maximale en région caudale, l'allongement de la caudale est nécessaire (phénomène de compression) pour limiter la traînée hydrodynamique et assurer une surface propulsive plus grande.

Le requin contrôle sa position dans l'eau grâce aux nageoires paires qui assurent une stabilisation horizontale mais l'aplatissement dorso-ventral de la région antérieure intervient également dans le plan vertical (bascule vers l'avant), inévitable conséquence de la longueur plus importante du lobe caudal supérieur.

Ces nageoires paires assurent également un rôle dans le freinage et les changements de direction mais n'offrent en général que peu d'avantages au niveau de la propulsion.

Cependant, les nageoires pectorales étaient souvent décrites pour contrecarrer le déséquilibre engendré par les forces de propulsion de la queue. Wilga et Lauder, en travaillant pendant cinq ans (1999-2004), sur trois espèces de requins différentes *Triakis semifasciata*, *Chiloscyllium plagiosum* et *Squalius acanthias*, remettent en cause cette hypothèse ([138], [139]). Les études cinématiques (caméra vidéo 3D à grande vitesse) et hydrodynamiques (techniques de visualisation des flux dans la mécanique des fluides) démontrent que les nageoires pectorales ne jouent pas le rôle attendu mais que c'est l'orientation du corps qui permet de rétablir l'équilibre et de moduler les montées, les descentes et les rotations dans le milieu.

En revanche, les auteurs s'accordent pour dire que les nageoires pectorales possèdent tout de même une fonction critique dans le contrôle de la position du corps et en facilitant les manœuvres.

Depuis le modèle de base, trois types de nage peuvent être dégagés en fonction de l'intervention d'une plus ou moins grande partie du corps dans la propulsion.

Le type anguilliforme mobilise le corps en entier lors de plusieurs vagues d'ondulations latérales : ce mode est caractéristique des Orectolobiformes (*Chlamydoselachus*) et de certains scyliorhinidés.

Le type carangiforme, décrit chez les squaliformes, la plupart des carcharhiniformes et certains lamniformes, mobilise uniquement la moitié postérieure du corps avec une seule vague d'ondulations présente.

Enfin, les autres lamniformes adoptent le type thunniforme qui ne mobilisent que la queue et le pédoncule caudal et permet des vitesses plus importantes [136].

## **2. Des vitesses adaptées**

Les requins, malgré leur caractère de grand prédateur, ne sont pas très rapides : la vitesse maximale suspectée est de 70 km/h avancée par Budker en 1947 chez un requin bleu qui aurait poursuivi son bateau [86]. Cette même vitesse est d'ailleurs avancée lors d'expériences de maintien de la position dans un courant créé en laboratoire.

La vitesse de croisière est très lente même si les requins sont capables de très longs trajets : elle varie en effet de 1 à 4 km/h. Elles ont pu être mesurées de différentes manières bien que la plus scientifique reste la télémétrie. Ainsi, on sait que le requin bleu se déplace à une vitesse de 1,3 km/h le jour et 2,8 km/h la nuit, période d'activité prédatrice plus intense. Le requin bouledogue navigue à une vitesse de 2,5 km/h tandis que 3,2 kilomètres sont parcourus par le grand requin blanc durant le même temps [122].

Quoi qu'il en soit, le paramètre le plus intéressant semble être la vitesse critique qui correspond à la capacité métabolique aérobie permettant la vitesse de nage maximale.

Cette dernière n'a été étudiée que chez trois espèces aux profils assez différents (benthique pour le premier, pélagique pour les deux suivants) : le requin léopard, le requin citron [49] et le grand requin marteau [84]. Les vitesses critiques semblent être sensiblement les mêmes, exprimées en fonction de la longueur totale du corps LT (0,9 à 1,7 LT/s) : ce qui laisse supposer que la forme générale du corps n'aurait que peu d'incidence sur la vitesse des requins.

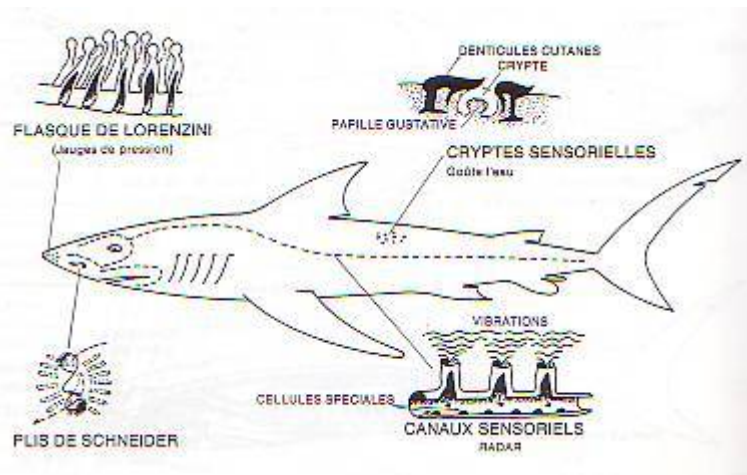
Les vitesses de pointe sont plus difficiles à connaître. Néanmoins, il apparaît sûr que les requins sont capables de fulgurantes accélérations en regard des proies retrouvées dans leurs estomacs. 30 à 40 km/h constituent probablement une bonne moyenne mais on peut penser à des vitesses de l'ordre de 100 km/h chez le requin mako *Isurus oxyrinchus*. En effet, des espadons ont déjà été retrouvés dans leur estomac, ces derniers pouvant assurément atteindre cette vitesse [101].

### ***B. Des organes des sens aux facultés exceptionnelles ([6],[61],[62],[79],[86])***

Il apparaît difficile de parler du requin super prédateur sans s'intéresser aux éléments qui l'ont amené à ce stade depuis de très nombreuses années. L'un de ces éléments est la présence d'un système sensoriel ultra développé. En effet, les organes sensoriels fonctionnent ensemble mais l'extrême élaboration de ce système peut permettre de mettre au repos certains sens à certains moments sans que le requin n'en pâtisse.

C'est donc dans un ordre totalement arbitraire que nous évoquerons les divers sens des requins (voir figure 15) et leur conséquence pour la prédation notamment.

Figure 15 : Vue simplifiée des organes sensoriels des requins [37]



## 1. La chémoception

C'est la perception des stimuli chimiques. Cette perception est majoritairement assurée par deux types de sensibilité : l'olfaction et le goût. En milieu aquatique, elle s'exprime différemment puisque toutes les substances susceptibles d'exciter le système sont dissoutes dans un seul milieu, l'eau.

### a) L'olfaction

Les récepteurs sont situés dans les narines dans lesquelles siègent des cellules très spécialisées, permettant une sensibilité exceptionnelle. Ce fut le premier sujet des expériences concernant la sensibilité du requin. En effet, dès le XIX<sup>ème</sup> siècle, des narines de requins sont bouchées simultanément empêchant le repérage des proies, ou unilatéralement provoquant la nage en cercle dans le sens de la narine libre. Depuis, de nombreuses autres expériences ont affiné nos connaissances.

#### *(1) Structure de l'appareil olfactif*

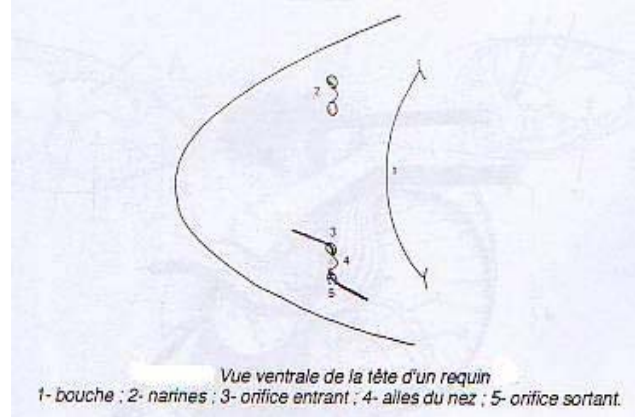
L'organe olfactif est constitué des narines et des sacs olfactifs pour l'ensemble des requins. Si une grande variation de forme, de position et de taille des narines est aisément identifiable dans diverses familles de requins, la structure générale, l'histologie et l'innervation de l'appareil olfactif sont communes.

Les narines paires, ouvertes, sont situées en position ventrolatérale et terminale sur la tête. En fait, l'ouverture de l'organe olfactif est séparée par une cloison formant les narines internes plutôt ventrales et les narines externes plus dorsales. En communication avec



l'extérieur par l'ouverture nasale, elles se situent derrière des replis appelés plis de Schneider, qui permettent lors de la nage d'assurer un flux d'eau constant de la narine interne vers la narine externe sur les cellules sensorielles à l'intérieur de la cavité nasale (voir figure16).

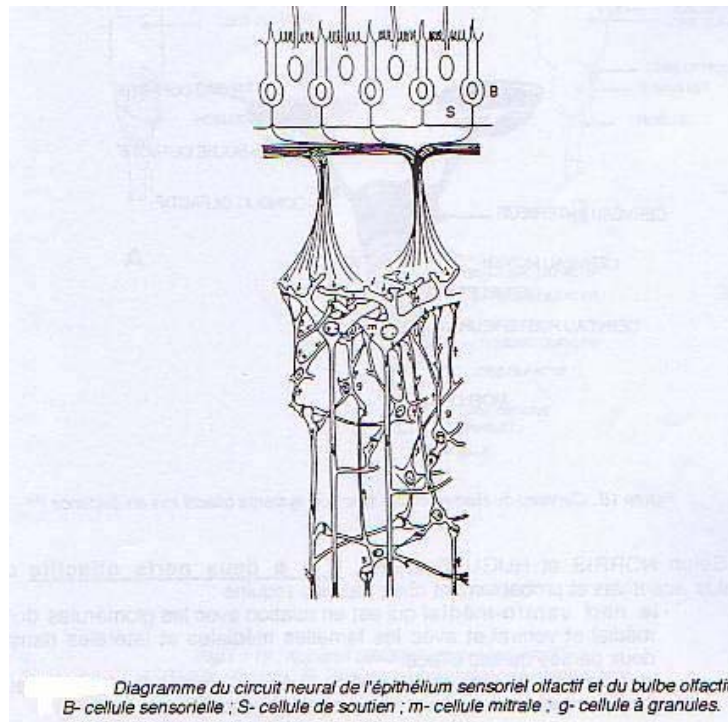
Figure 16 : Vue ventrale de la tête d'un requin : aspect des narines [79]



Lorsque l'on soulève les cloisons, on découvre des sacs elliptiques formés de lamelles ou septums qui sont dirigés vers l'extérieur depuis un noyau central : ce sont les replis de Schneider qui portent les cils olfactifs. En général entièrement séparées de la bouche, elles peuvent être en étroite association avec la bouche ou connectée par l'intermédiaire d'un sillon, favorisant l'irrigation de l'épithélium olfactif par la pompe bucco pharyngée.

Les cellules olfactives, possédant un large soma et un dendrite périphérique prolongé par des cils ou microvillosités dans la lumière du sac olfactif, sont situées sur la couche supérieure de la membrane olfactive. Au niveau basal, ces cellules sont reliées au bulbe olfactif par des fibres efférentes, avec conservation de la topographie régionale caractéristique des tétrapodes et non des Poissons. Le bulbe olfactif est connecté au télencéphale par un long axone, avec conservation générale de la topographie régionale de la même manière (voir figure 17).

Figure 17 : Diagramme du circuit neuronal de l'épithélium sensoriel et du bulbe olfactif de *Scyliorhinus* [79]



Peu de choses sont finalement connues sur la physiologie centrale de l'olfaction. L'aire de projection primaire depuis le bulbe olfactif se situerait dans la région latérale de l'hémisphère ipsilatéral du télencéphale. En 1973, Bruckmeiser et Dieringer montrent chez *Scyliorhinus canicula* que des potentiels d'actions peuvent être détectés au niveau des hémisphères lors de stimulation électrique directe de la muqueuse nasale ou du bulbe olfactif. De plus, ils montrent que la latence des potentiels d'action est moins élevée dans l'aire olfactive latérale de l'hémisphère en accord avec les études anatomiques [18] et que des potentiels de plus grande amplitude ont été détectés dans d'autres régions du cerveau indiquant des zones d'intégration multi sensorielle [6].

La sensibilité de cet organe est accrue. En effet, Tester dès 1963, en testant plusieurs substances (sang humain, extraits de thon frais ou périmés, urine, sueur, acides aminés comme la sérine), montre que les requins sont des « nez ». Ainsi, il montre que les requins peuvent détecter entre une partie de sang humain pour dix millions de parties d'eau de mer et une partie pour cent millions. Cette sensibilité est fortement accrue en cas de jeûne prolongé (jusqu'à 40 jours pour certains requins) puisqu'on atteint alors des concentrations de l'ordre d' 1 partie pour 10 milliards de parties d'eau de mer [126].

Ces résultats ont été obtenus par des observations sur des requins en captivité dans le laboratoire de biologie marine d'Eniwetok puis dans celui d'Hawaï. Plus tard, d'autres expériences avec des moyens physiologiques plus précis (électroolfactogrammes et mise en culture de cellules olfactives isolées) ont permis de préciser le mécanisme de transmission du message et le seuil de réponse. Ainsi, en 1978, Hodgson et Mathewson montrent que des concentrations très faibles d'acides aminés provoquent l'excitation des fibres olfactives (de

l'ordre de  $10^{-10}$  à  $10^{-8}$  mol/L). La sérine, provoque une réponse à seulement  $10^{-14}$ - $10^{-15}$  mol/L. Il y aurait même des fibres spécialisées en fonction du type d'acides aminés dans le transfert du message ([6], [61]).

Il faut noter aussi que les requins semblent être, parallèlement, fortement « gênés » par certaines odeurs. Ainsi, la sueur provoque des réactions allant du ralentissement de la nage à de violents secouements de la tête en passant par l'évitement de la zone ensemencée. De même, le requin tigre semble particulièrement sensible à la L sérine, suspectée d'être le composant majeur de la sueur humaine et du sang et de la nourriture en décomposition. Toutes ces substances ont provoquées l'aversion des requins dans les expériences de Tester [126].

## (2) Rôle dans la prédation

Comme nous l'avons vu, le requin dispose de narines différenciées et bien séparées qui lui permettent de s'orienter vers le côté qui reçoit l'odeur la plus attractive. La nage des requins si particulière avec le balancement latéral de la tête permettrait d'ailleurs de balayer un plus large couloir odorant (voir figure 18). Cet élargissement du couloir olfactif est d'ailleurs montré par la discrimination plus aigüe des Sphyrnidés en comparaison des Carcharinidés. L'écartement plus important des narines confère aux requins marteaux la possibilité d'une distinction plus critique des couloirs à emprunter.

Ainsi, quand il nage, le requin est assailli par une multitude d'odeurs qui peuvent inciter le comportement de prédation.

L'expérience la plus marquante pour objectiver le rôle de l'olfaction dans la prédation a été réalisée dès 1960 par Albert Tester qui met en évidence une ou des sécrétions particulières chez des poissons en détresse. Des poissons sont placés dans deux récipients A et B. Si dans le premier récipient les poissons évoluent paisiblement, les poissons du récipient B sont stressés à coups de bâtons contre les parois et de cris. Après siphonage séparé des deux récipients, l'eau « A » ne provoque pas de réactions dans la piscine à requins tandis que l'eau « B » provoque une intense réponse de chasse et certains requins mordent même le tube de sortie du siphon.

De plus, Tester remarque, lors de ses nombreuses observations en milieu naturel que la plupart du temps, les requins ne prêtent pas du tout attention aux poissons non blessés qui les entourent.

Il en conclut donc que quelle que soit la source et la nature de la substance attractive, les poissons transmettent des odeurs aux requins pour lesquelles ils sont conditionnés. Lorsqu'ils sont effrayés, excités ou blessés, ils dégagent de nouvelles odeurs qui stimulent le comportement de prédation [126].

En 1978, Kleerekoper montre que *Scyliorhinus stellaris* et *Mustelus mustelus*, placés dans une piscine circulaire, après stimulation par des substances odorantes, couvrent une aire plus importante durant la nage avec diminution de l'angle à chaque changement de direction, comportement fréquemment dit de « recherche » [75]. Il montre ensuite que la vitesse et la manière dont la source est détectée sont différentes en fonction du courant. En eaux stagnantes, le requin nourrice peut localiser la zone stimulante après un trajet extrêmement

sinueux. En revanche, lors de courant, ce dernier est capable de localiser exactement et directement le point d'où émerge l'odeur (voir figure 19).

Figure 18 : Comportement de recherche par un requin dans un couloir olfactif [79]

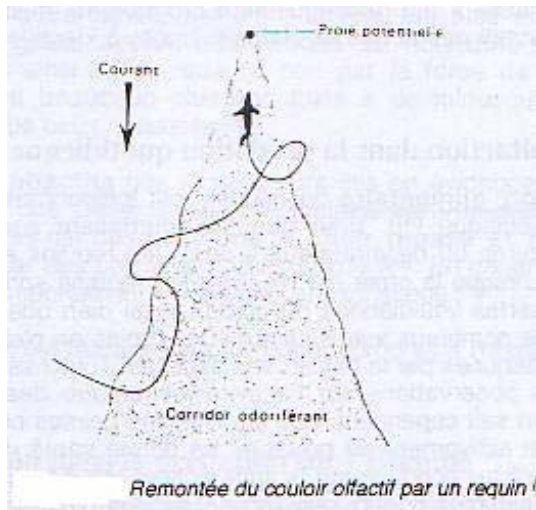
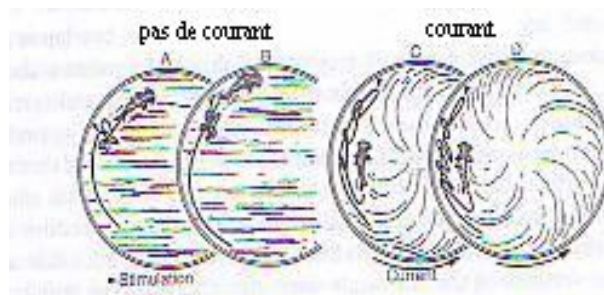


Figure 19 : Cercles et demi-tours décrits par les requins marteaux en présence de courants [18]



D'autres expériences sur les requins marteaux notamment montrent que lors de perte de la trace olfactive souvent en raison des courants, ils décrivent des cercles et des demi-tours afin de retrouver la trace du couloir olfactif.

Certains requins comme le requin citron n'utilisent pas le couloir olfactif pour arriver jusqu'à leur proie mais plutôt un « couloir de courant ». Lors de stimulation olfactive, ils tournent et remontent le courant. D'autres sens leur seraient nécessaires pour l'étape de localisation finale de nourriture potentielle (vision, mécanoréception ou électroréception).

Même si d'autres sensibilités interviennent souvent, l'olfaction est prépondérante dans la distinction et la localisation d'une proie. Sheldon dès 1909 montre que le chien de mer se dirige systématiquement vers le paquet contenant de la viande de crabe plutôt que vers le paquet contenant des pierres [109].

Concernant l'attaque des humains, de nombreuses hypothèses ont été formulées quant à la production de facteurs attractifs ou répulsifs (vu précédemment). Parmi les plus étudiés, on retrouve celui de la prédisposition du sexe. En effet, le nombre d'hommes attaqués par rapport à celui des femmes est nettement supérieur. Ces chiffres ont été bien sûr interprétés en fonction de la période menstruelle des femmes et en fonction du nombre plus élevé de plongeurs masculins. Il n'en reste pas moins que l'hypothèse d'une « odeur » différente ne peut être exclue.

La plus étonnante des expériences est réalisée en 1992 en utilisant de l'eau dans lesquels ont séjourné des crocodiles *Crocodylus acutus*, prédateurs reconnus des requins citrons. Les jeunes *Negaprion brevirostris* montrent une attitude d'immobilité tonique dès que l'eau est mise au contact de leurs narines. En revanche, des extraits d'*Alligator*

*mississippiensis*, non prédateur de ces requins, ne déclenchent aucune réponse. Ces résultats expriment fortement la faculté, qu'ont les requins, de déceler des indices olfactifs favorisant l'évitement de leurs prédateurs [106].

Si le rôle dans la prédation au sens général semble être le plus important, d'autres fonctions font sûrement intervenir l'olfaction. La ségrégation sexuelle a été rapportée par Johnson et Nelson en 1978 qui ont suivi des requins *Carcharhinus melanopterus* qui suivaient eux-mêmes les couloirs olfactifs laissées par des femelles [66]. De la même façon, le comportement de reniflement déjà évoqué lors de la reproduction démontré chez de nombreuses espèces ferait intervenir des phéromones bien que ces dernières n'aient jamais réussi à être isolées.

Des déplacements différents et des ségrégations géographiques au sein d'une même population, fonction du moment de l'année, sont observés depuis plusieurs années (exemple des femelles lors de la gestation). Ces événements ne peuvent pas être expliqués de manière certaine. Ainsi, ils peuvent très bien être influencés par des différences de salinité que les requins sont tout à fait capables de discerner à l'instar des électrolytes, des acides aminés et des amines ; mais il peut très bien aussi s'agir d'une ségrégation obéissant à des signaux « sexuels ».

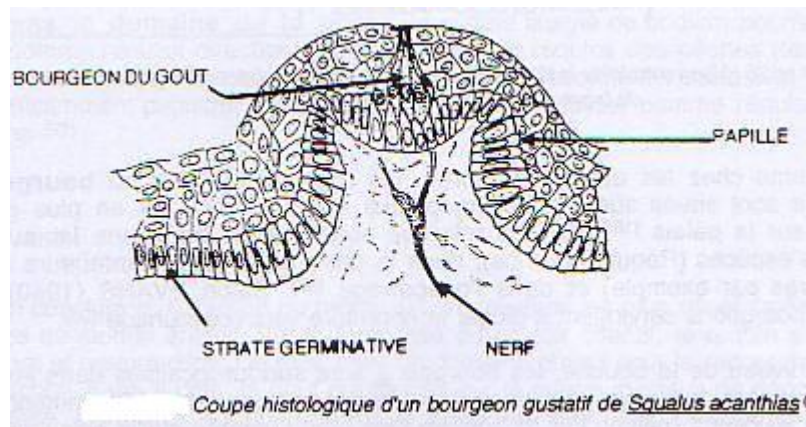
## **b) La « gustation » ou le goût**

C'est le dernier sens à proprement parler mis en jeu avant l'engloutissement de la proie. On dit souvent que le requin « goûte » l'homme avant de le recracher lors de ses attaques. Quoi qu'il en soit, une discrimination finale existe qui conditionne la décision de déglutir ou non ce qu'il a dans la bouche.

### ***(1) Structure de l'appareil gustatif***

Les organes du goût ressemblent étroitement à ceux des autres Vertébrés : ce sont les bourgeons gustatifs. Ils sont situés sur l'ensemble de la région bucco pharyngienne avec une prédominance sur le plafond de la cavité. Histologiquement, ces bourgeons sont des petites papilles recouvertes d'un épithélium pluristratifié qui possèdent un noyau central de cellules réceptrices sensorielles allongées. L'extrémité apicale de ces cellules est modifiée et fait apparaître de nombreux petits cils (voir figure 20). L'innervation est réalisée au niveau apical par des fibres du nerf facial VII, du nerf glosso-pharyngien IX et du nerf vague X.

Figure 20 : Bourgeon du goût [79]



## (2) Rôle dans la prédation

Peu d'expériences mettent en jeu les récepteurs propres du goût (souvent confondu avec l'olfaction) et donc peu d'études permettent de conclure quant à l'utilisation de ce sens dans la prédation. Pourtant, dès 1909, Sheldon, en appliquant du dichlorhydrate de quinine dilué dans la bouche et le spiracle du Chien de mer, provoque des réactions de sauts et d'agitation anormale alors que ces réactions ne sont pas notées en cas d'application sur les autres parties du corps [109]. Tester montre en 1963 que les requins sont assez discriminatoires : ils recrachent par exemple les mollusques pris en bouche tandis que les mérus placés à côté sont avalés. De la même manière, des calamars traités à l'alcool concentré sont rejetés aussitôt pris dans la bouche [126].

*A priori* les modalités de distinction des 4 saveurs primaires chez les Sélaciens (sucré, salé, acide et amer) n'est pas connue. En conclusion, on peut dire que s'il semble raisonnable de penser que le système gustatif intervient dans la phase finale de la prise alimentaire ; ce sens, bien que jugé moins développé demande encore à être plus étudié.

En fait, il existe un troisième sens compris dans la chémocoception qui est non spécifique.

### c) La sensibilité chimique commune

C'est la capacité à détecter des substances irritatives différentes du goût ou de l'olfaction. Les récepteurs sont uniques : ce sont des terminaisons nerveuses abouchant sur les cellules épithéliales de plusieurs muqueuses (nasale, olfactive) et sur la peau. Des études chez *Mustelus canis* démontrent que les requins répondent par des manifestations comportementales particulières à des injections de certains produits chimiques irritants même quand les voies de l'olfaction ont été lésées. Ces stimuli nerveux sont en fait conduits par le nerf trijumeau, plus spécialement par la branche maxillaire [109].

Par contre, rien n'a été montré concernant les voies de la stimulation du goût et la possible convergence avec la sensibilité chimique commune. Chez d'autres Vertébrés, des

études montrent que les nerfs reliés à ces récepteurs seraient une partie des fibres sensibles de la température et de la douleur. Ceci sous-tend l'idée que ce système sert à la protection contre des dommages chimiques par l'intermédiaire d'un système somatosensoriel [18].

Ainsi, la chémoception joue un rôle primordial depuis le repérage de la proie jusqu' à l'engloutissement. Faisant tour à tour intervenir différents sens, l'olfaction reste le sens majeur de cet ensemble permettant au requin de détecter ses proies même à très grande distance

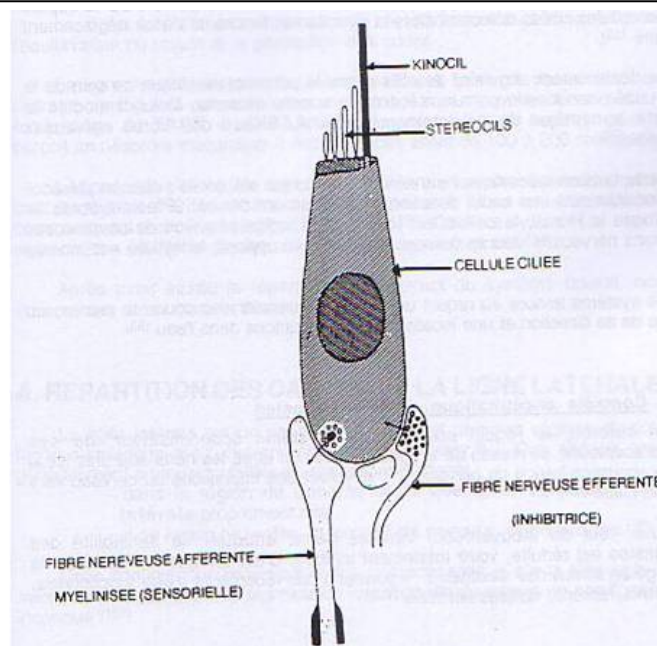
## 2. La mécanoeception ou le système acousticolatéral

Ceci est l'ensemble des organes qui permettent la distinction des stimuli mécaniques. En fait, tout mouvement dans l'eau provoque des déplacements d'eau par rapport au corps et des différences de pression qui peuvent être détectés par les poissons. Le système est constitué de deux organes bien séparés : l'oreille interne propre à l'audition et la ligne latérale.

Les deux organes ont une structure identique : ils sont composés de cellules réceptrices très bien décrites, les neuromastes. Ces neuromastes sont des regroupements de cellules en dôme au niveau de l'épithélium ; une pointe effilée permet l'interaction avec le milieu extérieur.

Les cellules sensorielles sont des cellules ciliées particulières. Au pôle apical, un kinocil, formé de 9 microtubules entourant une paire de microtubules centraux, est accompagné d'autres cils de plus en plus courts (oreille interne) en s'écartant du kinocil appelés stéréocils (voir figure 21).

Figure 21 : Cellule ciliée de neuromaste et son innervation [79]



Ainsi, la force appliquée au niveau de l'extrémité des cils est un stimulus qui déclenche un changement de polarisation de la cellule, qui en réponse module le relargage de neurotransmetteurs au niveau de la synapse des fibres afférentes qui rejoignent le système nerveux central. En retour, les cellules ciliées peuvent recevoir des informations de ce dernier par des fibres efférentes dont les corps cellulaires sont situés dans le cerveau.

De cette manière, c'est la biomécanique du système ciliaire qui permet de détecter des mouvements de la tête, des différences de gravité ou de flux d'eau externes.

## **a) L'audition**

A l'instar de l'olfaction et de la vision (voir II.B.4.), l'audition est utilisée comme un télérécepteur. Ce télérécepteur peut être très efficace dans la détection de sons de basse fréquence, à l'image des sons produits par certaines proies (poissons blessés se débattant). Les caractéristiques physicochimiques du milieu aquatique expliquent que le signal sonore puisse se propager sur de longues distances.

### ***(1) Structure de l'oreille interne***

Les deux oreilles sont enfermées dans la boîte crânienne cartilagineuse des requins. L'oreille interne consiste en une paire de labyrinthe membraneux avec trois canaux semi-circulaires et quatre maculae sensorielles chacune. Les canaux semi-circulaires sont similaires à ceux des autres Vertébrés et sont utilisés pour sentir l'accélération angulaire et n'interviennent pas dans la perception sonore proprement dite.

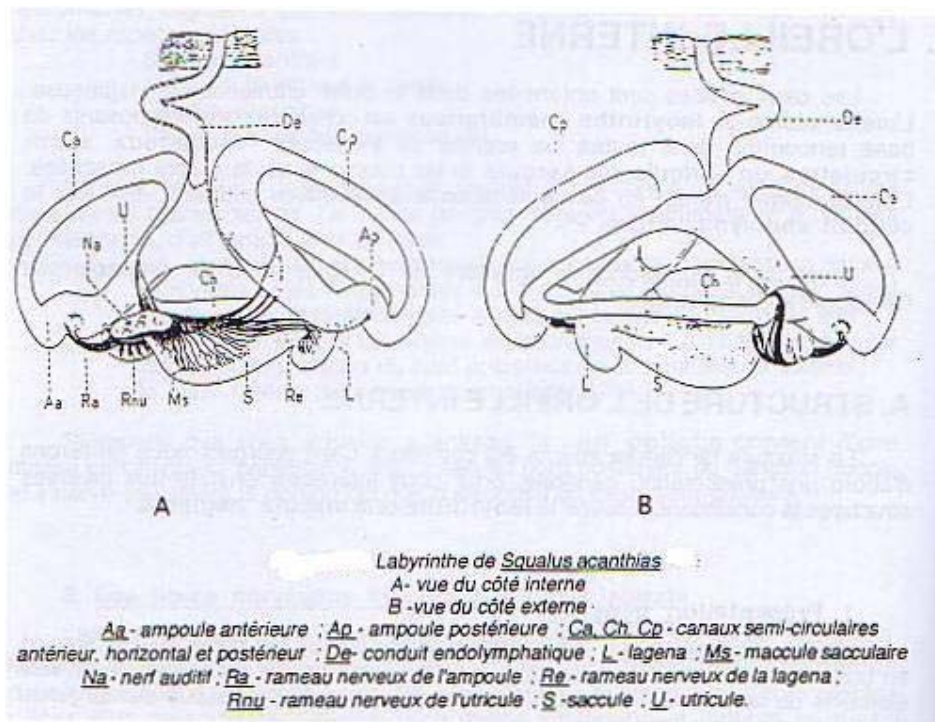
Le saccule, la lagena et l'utricule sont trois aires sensorielles reconnues pour leur implication dans l'équilibre et dans la perception sonore. Elles sont formées d'un ensemble de cellules ciliées sensorielles recouvertes d'une masse de structure gélatineuse, la cupule, qui couple les mouvements du fluide environnant à ceux des paquets ciliaires. Cette cupule renferme des granules de carbonate de calcium ( $\text{CaCO}_3$ ) (voir figure 22).

Ces otolithes jouent le rôle de traducteur de mouvements : les vibrations mécaniques sont transformées en impulsions électriques par contact avec les cils des cellules sensorielles. Ainsi, lorsque le requin est au repos, les otolithes fonctionnent comme stimulateur statique en tombant au fond de la cupule par gravité. Par contre, lors de mouvement du requin, les otolithes sont déplacés sur les cils et c'est alors le rôle de stimulation dynamique qui entre en jeu.

Chez certains requins, comme *Squalius acanthias*, on a retrouvé des grains de sable exogène en plus des otolithes habituels dans un but suspecté d'augmenter la masse au niveau de la cupule et ainsi d'obtenir une meilleure traduction du mouvement [18].



Figure 22 : Oreille interne de *Squalius acanthias* [79]



La spécificité de l'oreille interne des Sélaciens consiste en la présence d'une connexion tympanique, la fenêtre ovale, avec le canal semi-circulaire postérieur qui permet l'audition. La fenêtre ovale est localisée dans la fosse pariétale, marquée par une dépression dans la partie postérieure du crâne. Cette fenêtre débouche dans les conduits postérieurs des canaux semi-circulaires, contenant une macula sensorielle particulière, la « macula neglecta » qui ne contient pas d'otolithes. Les requins possèdent aussi un conduit endolympatique, connecté au saccule et qui s'ouvre sur la surface dorsale du corps. L'hypothèse la plus commune concernant cette connexion est celle d'un site de lecture d'ondes, comme si tout déplacement d'eau induit au niveau de la fenêtre ovale se propageait vers le conduit postérieur du canal semi-circulaire et vers le saccule.

La morphologie de l'oreille interne varie largement au sein des Sélaciens et ceci est sûrement à mettre en relation avec l'acuité auditive. En effet, les requins, avec des aptitudes sonores faibles, ont un saccule situé loin de la surface dorsale, rejoint par un canal endolympatique très long. En revanche, les requins, avec de puissantes aptitudes auditives, possèdent un labyrinthe membraneux caractérisé par un large saccule et une macula neglecta très développée. C'est le cas par exemple des Carcharhinidés. Corwin en 1978 pense que la largeur de la macula neglecta est en corrélation directe avec le régime alimentaire des Elasmobranches [36]. Ainsi, il montre que des requins comme les Carcharhinidés chez qui la recherche de nourriture est intense ont une macula neglecta développée tandis que des requins sédentaires se nourrissant d'invertébrés possèdent une « petite » macula neglecta.

Ainsi, la macula neglecta apparaît comme l'organe déterminant de l'oreille interne et serait une adaptation au besoin de localiser une source sonore, qui peut représenter par la même occasion une possible proie.

L'innervation de l'oreille interne est identique à celle des autres Vertébrés., c'est-à-dire qu'elle est réalisée par le nerf VIII. Des études ont montré que des connections étaient établies entre les cellules sensorielles des saccule, lagena, utricule et macula neglecta et les 5 noyaux noyaux octaves primaires ipsilatéraux : magnocellulaire, descendant, postérieur, antérieur et périventriculaire mais de nombreux travaux restent à exécuter pour déterminer les fonctions exactes.

L'oreille interne joue ainsi un rôle certain dans la prédation par le repérage de la source sonore mais aussi par l'organisation des otolithes un rôle primordial dans l'équilibration.

## **(2) Rôle dans la prédation**

En fait, il existe deux types d'onde vibratoires qui interviennent comme composant du son. Ce sont d'une part les déplacements de particules, sortes de courants turbulents et d'autre part une composante « pression ». Les requins ne sont pas attirés avec la même intensité par les deux types d'ondes. Ces deux composantes peuvent être séparées uniquement par des audiogrammes dans des conditions de changement de distance d'émission des sons. Ainsi, *Heterodontus francisci* serait plus sensible au déplacement de particules qu'à la pression sonore dans le cas de sons de basse fréquence [18].

Quoi qu'il en soit, le spectre d'audition des requins est très différent de celui de l'Homme car les requins ont une gamme sonore plus décalée vers les basses fréquences. Ainsi, Tester et al. montrent en 1972 que la macula neglecta intervient largement dans l'acuité auditive et que les réponses sont d'intensité maximum pour des sons de basse fréquence [124]. Puis Corwin en 1981 montre que les fréquences d'excitation les plus stimulantes sont comprises entre 31 et 365 hertz avec la majorité des valeurs en dessous de 200 hertz [35]. En fait, le spectre d'audition s'étendrait de 10 hertz à maximum 1000 hertz. Lorsque l'on sait que le spectre d'audition humain s'étend de 25 hertz à 16000 hertz, le requin est certes très handicapé dans la réception de sons aigus mais il compense largement par une acuité exceptionnelle dans les sons graves.

Historiquement, c'est Parker qui en 1909 montre les premiers résultats concernant l'audition chez les requins. En effet, en tapant contre les parois d'un très large aquarium contenant un requin *Mustelus canis*, il remarque des mouvements caractéristiques au niveau des branchies. Ces mêmes mouvements ne sont pas retrouvés lorsque le requin a subi une dénervation bilatérale du nerf VIII [79].

En fait, c'est bien plus tard avec les expériences de Myrberg, Nelson, Johnson et Gruber de 1963 à 1978 que les données scientifiques sur le sujet font un bond en avant [94]. Ils montrent d'abord qu'un poisson blessé se débattant produit des sons pulsés de basse fréquence. Ensuite, ils montrent que des requins sont attirés en quelques secondes par des poissons dans l'état précédent ou vocalisant. Pour bien faire la différence avec une substance olfactive produite par le poisson, ils disposent des microphones dans l'océan diffusant des sons naturels ou artificiels de proies possibles (poissons harponnés, pris à l'hameçon, normaux, en groupe). En quelques minutes maximum, de nombreuses espèces sont attirées notamment des Carcharhinidés tels que *Carcharhinus menisorrh*, *Carcharhinus albimarginatus*, *Carcharhinus melanopterus*, *Triaenodon obesus* ou encore *Negaprion*

*brevirostris* depuis des distances de plus de 20-30 mètres (ce qui exclue un stimulus visuel) [86].

Lors d'une expérimentation, ce sont 35 requins gris des récifs (*C. menisorrhah*) qui arrivèrent en moins de 3 minutes dans un état d'excitation tel qu'ils mordaient ou venaient buter contre le microphone suspendu.

En multipliant les observations de terrain, ils conclurent que les requins pouvaient détecter les sources des sons depuis des distances de 250 mètres au moins.

Ils montrent aussi comme l'avaient fait auparavant d'autres auteurs que ces mêmes requins peuvent être attirés depuis plus loin encore lorsque l'intensité du son de même fréquence est plus forte. Par contre, une fois proche de la source sonore, un son trop fort ou une augmentation brusque de l'ordre de 20 décibels les faisaient changer de direction ou carrément s'enfuir [79].

Pour conclure, si l'on tient compte de la réalité de ces stimuli acoustiques et de l'excellente propagation des sons dans l'eau (1500 mètres par seconde [94]), l'audition apparaît comme la première fonction sensorielle du requin à être mise en jeu dans la prédation et sa distance de mise en alerte est la plus grande, de l'ordre de plusieurs centaines de mètres à plusieurs kilomètres.

## **b) La ligne latérale**

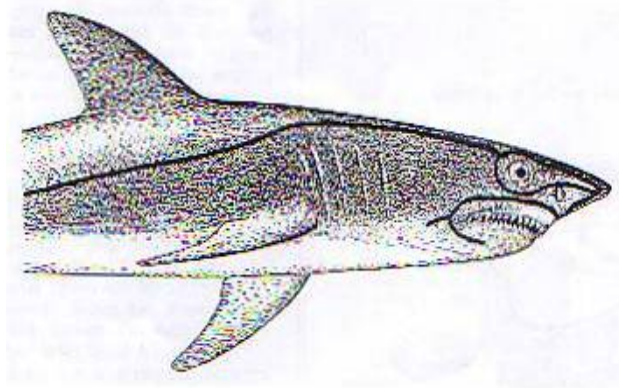
C'est un système sensoriel hydrodynamique spécial déjà présent chez les ancêtres des poissons mais qui ne présentent pas d'équivalent chez l'Homme. En effet, la possibilité de détecter les mouvements d'eau périphériques est essentiel dans la vie des poissons : orientation, navigation, détection des proies entre autres. La ligne latérale est stimulée par la différence de mouvement entre le corps de l'animal et l'eau l'entourant et est utilisée dans la détection de dipôles (proies) et dans les courants.

### **(1) Structure de la ligne latérale et répartition**

C'est un ensemble de tubes qui courent sous la peau et qui communiquent avec le milieu extérieur par des pores situés entre les denticules. En fait, de l'extérieur, on peut visualiser des rangées d'orifices qui se répartissent sur la tête et sur presque toute la longueur de l'animal de chaque côté du requin. On distingue typiquement une ligne latérale postérieure qui relie la tête à la queue qui se divise au niveau de la tête en plusieurs branches bien distinctes : deux lignes latérales céphaliques qui entourent l'œil (supra et infra orbitaire), un canal supra temporal qui traverse la tête et un canal mandibulaire le long de la mâchoire inférieure (voir figure 23). Ainsi, le système de la ligne latérale apparaît un peu comme une ligne de flottaison pour les navires.

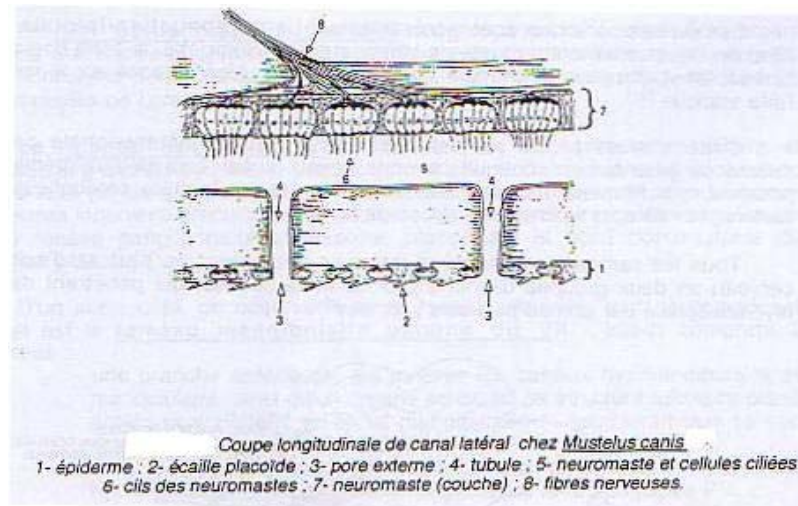
Les pores sont connectés par un système sophistiqué de canaux subépidermiques. Ces canaux sont remplis de mucus qui joue le rôle de transmetteur de vibrations jusqu'aux cellules sensorielles spécialisées déjà décrites que sont les neuromastes. Ces neuromastes sont normalement situés, en petits groupes, dans la partie supérieure du canal en face d'un tubule rejoignant l'extérieur avec leurs cils baignant dans la lumière du canal. En fait, il y a souvent plus de neuromastes que de pores (voir figure 24).

Figure 23 : Canaux subépidermiques de la ligne latérale [47]



L'innervation est délimitée spatialement. La partie antérieure de la ligne latérale, c'est-à-dire la partie céphalique, est innervée par le complexe nerveux antérieur de la ligne latérale tandis que le corps et la queue le sont par l'intermédiaire du complexe nerveux postérieur de la ligne latérale. Les deux complexes contiennent des fibres afférentes et efférentes qui entrent dans le cerveau et rejoignent le noyau octavolateralis ipsilatéral. Les voies ascendantes de la ligne latérale finissent même jusqu'au noyau mésencéphalique latéral ou dans la zone centrale du tectum optique. Ensuite, les voies finales ascendantes impliquent le relais de l'information depuis le cerveau moyen jusqu'au diencephale et finalement au télencéphale. Les Sélaciens reçoivent aussi des informations au niveau du cervelet [6].

Figure 24 : Coupe longitudinale de canal latéral de *Mustelus canis* [79]



La plus grande différence entre les Chondrichthyens et les Téléostéens est la présence d'un système non ouvert sur l'extérieur de l'animal et faisant tout de même partie du système de la ligne latérale. Ce plexus de canaux aveugles est retrouvé sur la partie antérieure du corps des Elasmobranches et plus particulièrement sur la tête de certaines espèces de requins. Non ouverts sur l'extérieur, ils ne répondent pas aux différences de pression mais agissent plutôt

comme des récepteurs tactiles qui traduisent l'interaction avec les « objets » extérieurs au niveau de la peau comme des proies, des substrats ou des congénères lors des comportements sociaux.

Ainsi, la ligne latérale est un réseau de canaux qui permet une interaction directe avec le milieu extérieur agissant surtout comme un détecteur de mouvement. Cette détection permet des fonctions bien définies en relation avec les vibrations et notamment lors de la prédation.

## ***(2) Rôle dans la prédation***

La ligne latérale joue un rôle dans les communications sociales, l'apprentissage des jeunes, la représentation du corps dans l'espace, l'évitement des prédateurs, l'équilibration et la perception des basses fréquences mais surtout dans la détection des proies.

La disposition de canaux sur la tête de l'animal associée à la réception des basses fréquences indique que le système joue un rôle important dans la détection, la localisation puis la capture de la proie. La nage et les mouvements utilisés par les invertébrés pour se nourrir, tout comme les courants vibratoires produits par la nage des poissons, produit des mouvements d'eau de fréquence et de sensibilité stimulante pour la ligne latérale.

C'est Parker dans les années 1900 qui montre que la petite roussette, privée des organes auditifs et visuels, réagit encore aux perturbations aquatiques. En revanche, après destruction des nerfs de la ligne latérale, aucune réaction n'est notée [6]. Peu d'expériences probantes ont été réalisées sur la ligne latérale des requins mais d'autres expériences sur des Elasmobranches tels que des raies montrent que les canaux de la ligne latérale détectent des courants vibratoires de faible intensité similaires à ceux produits par les bivalves retrouvés dans leur estomac. On suspecte ainsi le requin de pouvoir détecter les battements cardiaques d'un poisson pourtant au repos ou immobile, par répercussions vibratoires dans l'eau [18].

De manière indirecte, la ligne latérale joue un rôle dans l'équilibration et donc dans la poursuite d'une proie. En effet, lorsque le requin est en position oblique, les deux lignes latérales n'enregistrent pas la même pression et le cerveau envoie alors des influx afin de rétablir l'équilibre primordial en cas de changement de direction [86].

Si d'autres sens interviennent sûrement dans la détection des proies (vision, électroréception, olfaction), la ligne latérale est bien souvent comparée à un sonar fonctionnant par écholocation y jouant ainsi un rôle important.

## **c) Les cryptes sensorielles**

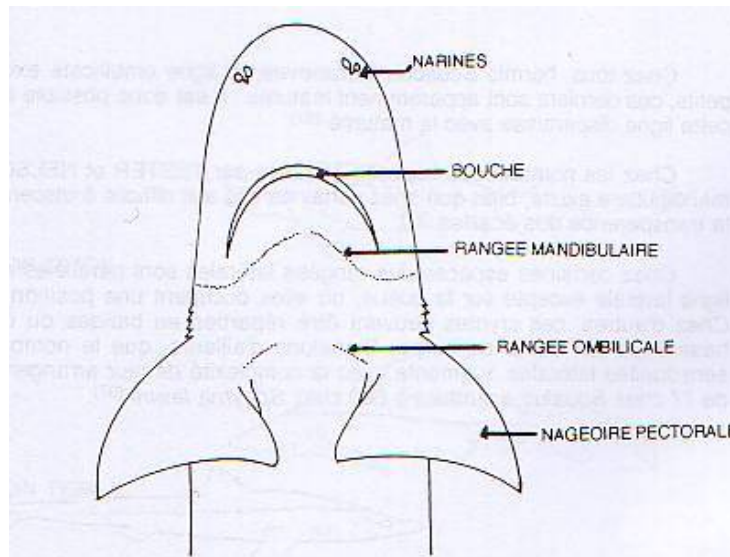
C'est un organe particulier qui ressemble étrangement à la ligne latérale et qui lui est souvent associé. Ce sont des dépressions tégumentaires localisées sur l'ensemble du corps selon une géographie bien spécifique. Ces neuromastes libres servent à la fois dans la chémoception et la mécanoeception.

## ***(1) Structure et répartition***

Ce sont des neuromastes libres sur l'ensemble du corps, de la tête au pédoncule caudal qui sont situés au fond d'une cavité formée par le recouvrement en quinconce de deux écailles modifiées appelés spicules jumelés souvent propres à chaque espèce. En général, ces spicules sont de grosses écailles plaçoïdes qui présentent des crêtes particulières distinguant ainsi un spicule antérieur et un spicule postérieur. Se chevauchant complètement ou seulement juxtaposés, ils protègent ainsi les cellules sensorielles au fond de la crypte. A l'intérieur de la crypte, les neuromastes sont disposés en rond ou en ovale autour de la couche basilaire de l'épithélium des spicules.

La répartition des cryptes sensorielles suit un plan commun pour l'ensemble des requins : une ligne transverse sous la bouche appelée rangée mandibulaire, une ligne entre les nageoires pectorales appelée rangée ombilicale et deux lignes longitudinales plus ou moins distinctes sur les cotés, l'une le long de la ligne latérale et l'autre suivant une ligne médiodorsale. D'autres cryptes peuvent être trouvées plus dorsalement sur les côtés du requin et sur la queue (voir figure 25).

Figure 25 : Répartition des cryptes sensorielles sur la région ventrale de *N. brevirostris* [79]



Le nombre de cryptes sensorielles est nettement variable et serait en relation avec le mode de vie des requins : en effet, de 70 chez *Squalius acanthias*, le nombre de cryptes sensorielles atteint 600 chez *Sphyrna lewini*, espèce pélagique de haute mer [125].

Chez certaines espèces, les cryptes sensorielles sont légèrement surélevées formant une petite plateforme.

Si la structure ressemble beaucoup à celle de la ligne latérale, le rôle de ces organes n'est pas encore clairement défini. Cependant, ces cryptes joueraient un rôle de chémoception analogue au goût et de mécanoeception.

## (2) Un rôle double de chémoception et de mécanoeception

Lorsque l'on regarde attentivement la structure des cryptes sensorielles, on s'aperçoit qu'en plus de la ressemblance histologique avec la ligne latérale (mécanoception), il existe une ressemblance avec les papilles gustatives (chémoception). Ainsi, même si analogie de structure ne signifie pas forcément analogie de fonction, des expériences sérieuses sur le corps de *Mustelus canis* montrent que ces cryptes réagissent à des variations de composition chimique. En effet, de l'acide chlorhydrique ou du nuoc-nâm appliquée sur les cryptes sensorielles du requin provoquent des réactions immédiates et violentes ([79], [125]).

L'observation conjointe des attaques de requins sur l'Homme ou d'autres animaux de même gabarit montre que le requin vient souvent au « contact » de ces proies sans mordre mais en glissant le long du corps de la proie. On peut ici suspecter une interaction avec la ligne latérale certes mais aussi avec les cryptes sensorielles qui jouent alors le rôle de « testeur gustatif ».

Au-delà de l'interprétation difficile des observations précédentes (mécanoception ou chémoception ?), les cryptes sensorielles réagissent aux vibrations provoquées par des flux de liquides perpendiculaires. De plus, l'orientation des crêtes des spicules favorisant ces déplacements d'eau à l'intérieur des cryptes et la disposition majoritairement rostrale des cryptes (notamment la rangée mandibulaire) font suspecter un rôle de mécanoception similaire à celui de la ligne latérale dans la détection des proies.

En conclusion, les cryptes sensorielles sont des organes bien différenciés qui jouent des rôles encore très hypothétiques, bien qu'une fonction dans la prédation soit fortement suspectée par la nature histologique propre de ces organes.

### **3. Des organes particuliers pour des sens particuliers**

Il est d'usage de penser que le requin est un être vivant exceptionnel par les facultés sensorielles qu'il possède. Si cela est vrai pour la complémentarité de ces sensibilités, cela est aussi vérifié par la supplémentarité des organes sensoriels. Ainsi, des organes surnuméraires au service de sens particuliers sont nettement identifiables : ce sont les ampoules de Lorenzini responsables de l'électroréception et de l'organe spiraculaire, branche spécialisée de la mécanoception.

#### **a) Les ampoules de Lorenzini**

C'est l'organe de l'électroréception. Elles détectent les champs électriques et magnétiques animés ou inanimés. Sens extrêmement développé par les requins, il joue de nombreux rôles notamment dans la détection des proies ([70], [71], [72]).

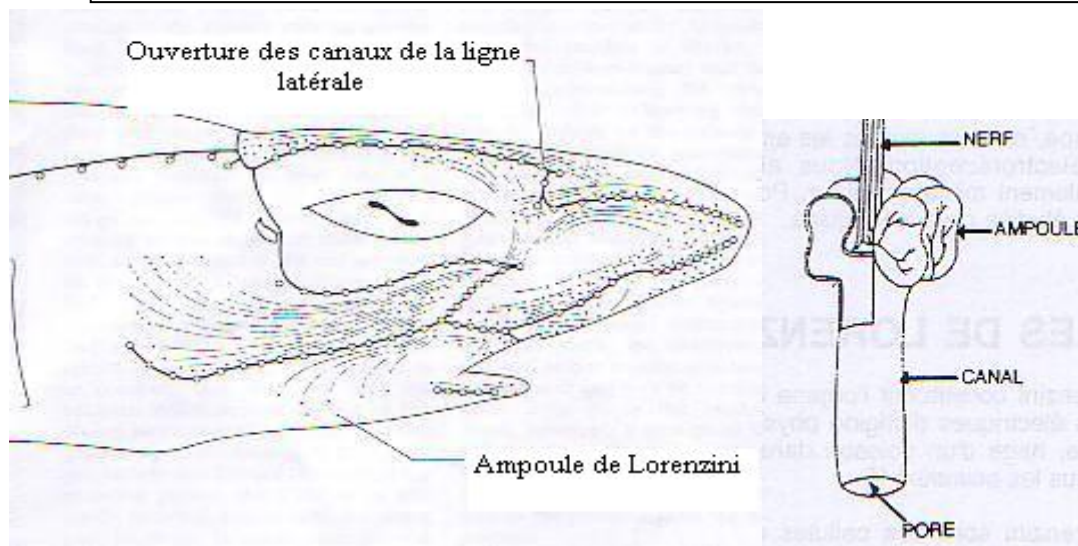
##### ***(1) Structure et répartition***

Les ampoules de Lorenzini sont distribuées dorsalement et ventralement sur la tête des requins. Chaque ampoule est composée de cellules sensorielles et de cellules de soutien surmontée d'un court tubule ouvert par un pore au niveau de la surface épidermique. Les parois des canaux sont des épithéliums de cellules jointives qui possèdent la plus grande résistance tissulaire du règne animal (6 millions d'ohm). Par contre, les canaux ampullaires sont remplis de mucopolysaccharides transparents formant une gelée connectrice dont la

composition ionique garantit une résistance faible à peu près équivalente à celle de l'eau de mer (voir figure 26).

Seulement 5 ou 6 fibres afférentes innervent les centaines de cellules réceptrices présentes dans une seule ampoule et il n'existerait pas de récepteurs efférents. Le nombre, la forme et la localisation des groupes d'ampoules peuvent varier d'une espèce à l'autre et chaque groupe d'ampoule est innervé par un rameau individualisé du connectif antérieur de la ligne latérale. Ces différences sont à mettre en relation avec le mode de vie des requins notamment leur régime alimentaire et leur habitat. Ainsi, les requins marteaux possèdent de très nombreuses ampoules de Lorenzini en relation avec l'expansion spatiale et l'utilisation de leur tête [6].

Figure 26 : Répartition des ampoules de Lorenzini et des canaux de la ligne latérale dans la région de la tête (à gauche) et détail d'une ampoule de Lorenzini (à droite) [79]



Il existe 4 sortes bien distinctes de champs électriques biologiques : la différence de potentiel entre l'intérieur et l'extérieur du corps d'un animal, le champ électrique cinétique provoqué par le déplacement de l'eau par rapport au champ magnétique terrestre, le champ créé par les mouvements d'un animal et enfin les champs bioélectriques propres comme les organes électriques des raies. L'intensité des champs est très disparate : de 0,5 microV/cm pour le champ cinétique à plus de 1000 microV/cm pour le champ généré par un poisson blessé. Ainsi, sans faire de finalisme, il apparaît évident que cette sensibilité a été développée par les requins [6].

Lorsque le requin est au repos sensoriel, les fréquences relevées sur les neurones afférents s'étalent de 8 à 34 potentiels d'action par seconde. Lors de l'application d'une stimulation cathodique, l'activité neuronale augmente et l'adaptation est lente tandis que la stimulation anodale ralentit l'activité neuronale. Cette activité neuronale est la plus développée pour des fréquences de l'ordre de 1-4 Hz : ceci est sûrement facilité par l'activité basique neuronale décrite précédemment. Les ampoules de Lorenzini traduisent aussi l'augmentation d'intensité du champ électrique par une augmentation de la fréquence de potentiels d'action mais à des seuils différents en fonction des sites. En effet, pour certaines



ampoules, le seuil maximum est atteint pour des intensités de 0,5 microV/cm tandis que d'autres satureront à des seuils environ 5 fois plus élevés.

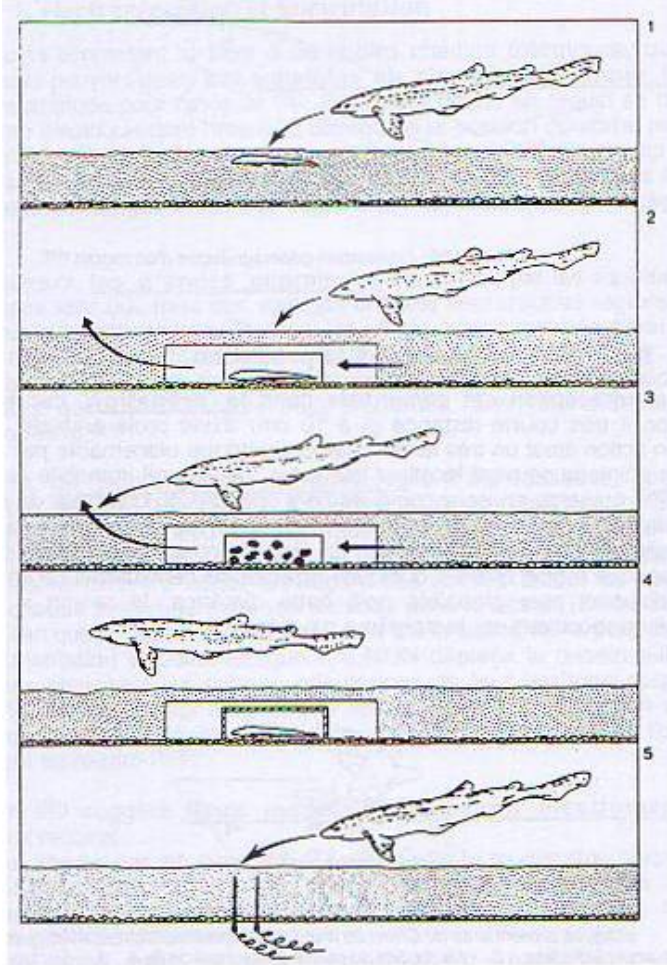
Les ampoules de Lorenzini sont donc des récepteurs qui mesurent les changements de différences de potentiel entre l'eau à l'entrée de l'ouverture tégumentaire et les cellules sensorielles situées au fond de l'organe. Les études comportementales montrent que ce sens est utilisé dans la navigation, l'orientation et donc probablement la migration, la détection de variations de température, de vibrations, de pressions et de salinité [79]. Cependant, le rôle le plus important de ce sens pourrait être la prédation, notamment la détection du champ bioélectrique de basse fréquence produit par les proies potentielles [73].

## ***(2) Rôle dans la prédation***

De nombreuses études montrent que même lorsque les conditions de détection sont brouillées par exemple dans une eau complètement trouble, les requins sont capables de détecter leur proie, y compris si celle-ci est non visible, tapie dans le sable sans bouger comme les raies. C'est Kalmijn qui a été le premier à mettre en évidence l'extrême sensibilité de ce sens qui interviendrait, dans les conditions naturelles, en remplacement de la vision et de l'olfaction lorsque l'oeil du requin est recouvert par la membrane nictitante ou que le globe oculaire a roulé vers l'arrière (derniers mètres de l'attaque).

En effet, en 1971, Kalmijn montre comment un squalé (ici *Scyliorhinus canicula* mais tous les requins ont cette faculté) peut détecter une proie dans l'obscurité totale ou complètement enfouie dans le sable [72]. D'abord, il place le squalé avec une sole dans un bassin (situation naturelle) ; la sole est détectée tant par l'odorat que par le champ électrique (de l'ordre de  $1/25000^{\text{ème}}$  de microV/cm). Lorsque cette même sole est prisonnière d'une enceinte qui ne laisse pas passer les odeurs en aval, le squalé détecte pourtant parfaitement sa proie ; si maintenant l'enceinte est complètement isolée (olfactivement et électriquement), le squalé ne détecte rien. Enfin, si l'enceinte et le poisson sont remplacés par des électrodes qui simulent un champ électrique dans le sable, le requin se précipite dessus (voir figure 27).

Figure 27 : Expérience de Kalmijn sur *Scyliorhinus canicula* montrant le rôle de l'électroréception [72]



D'autres expériences menées par ce même Kalmijn en laboratoire, montrent que *Scyliorhinus canicula* réagit à des stimuli d'intensité inférieure à 100 nanoV/cm en utilisant un courant sinusoïde carré de fréquence égal à 5 Hz. En monitorant le cœur, il montre même que des réponses sont nettement identifiées pour des intensités de seulement 10 nanoV/cm. Enfin, chez *Mustelus canis* en pleine mer, des gradients électriques de 5 nanoV/cm provoquent des réactions comportementales [71].

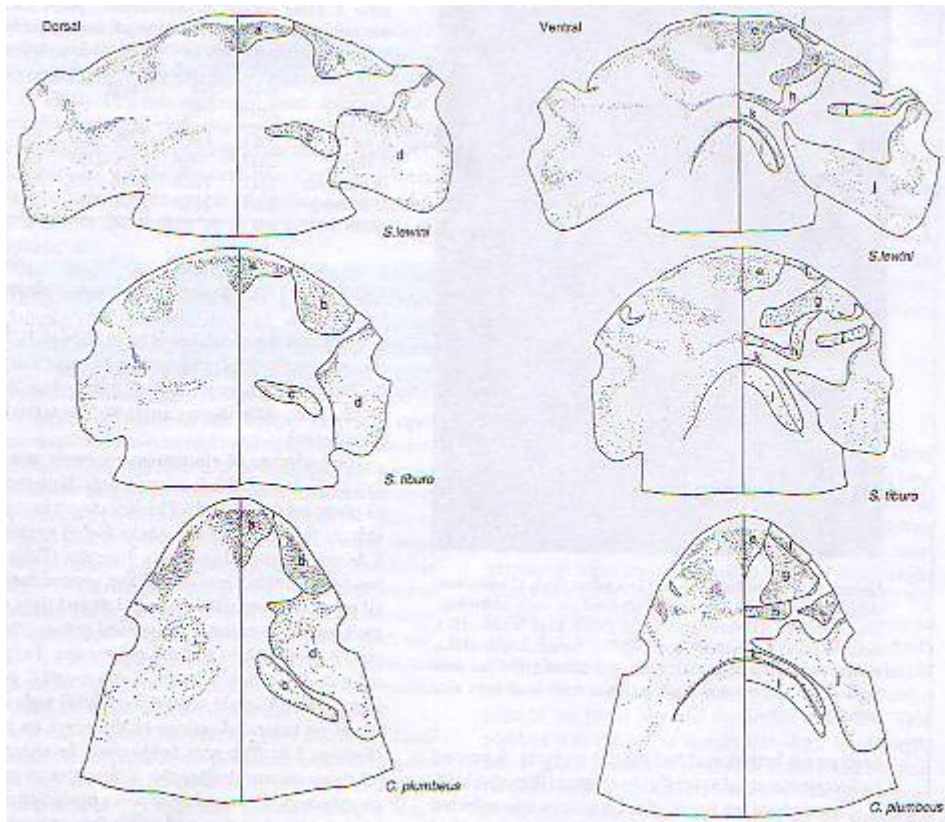
Lorsque l'on sait que tout organisme vivant se déplaçant à seulement 2 cm/s provoque des gradients électriques de l'ordre de 0.05 à 0.5 microV/cm (soit 10 à 100 fois le champ détecté par *Mustelus canis*), on comprend aisément comment il est difficile pour une proie d'échapper à un requin lorsqu'il se trouve dans un environnement proche.

D'autre part, même si cela doit être interprété avec parcimonie, Kalmijn montre plus tard en 1982 que *Mustelus canis* et *Prionace glauca* sont certes attirés par une aire odoriférante mais qu'une fois arrivés sur place, ces squales attaquent la source formant le dipôle électrique plutôt que la source odoriférante.

On peut penser que les Sphyrnidae qui possèdent une tête élargie en marteau possèdent aussi une électroréception plus sensible (voir figure 28). En fait, ceci est vrai mais de manière assez indirecte ; Kajiura et Holland en 2002 montrent que la forme si particulière de leur tête

leur confère une aire de recherche latérale plus large et donc augmente leurs chances de rencontre avec une proie en améliorant les manœuvres durant la capture des proies [69].

Figure 28 : Comparaison de la répartition des ampoules de Lorenzini sur la face dorsale et sur la face ventrale entre Sphyrnidae et Carcharhinidae [70]



L'évitement des prédateurs peut aussi être réalisé grâce au système des ampoules de Lorenzini : des études menées sur des raies montrent que l'activité respiratoire des embryons contenus dans les œufs encapsulés est nettement ralentie voire stoppée en cas d'application de stimulus électriques de basse fréquence (0,5 à 2 Hz) correspondant à la fréquence des mouvements respiratoires des prédateurs d'œufs de raies (notamment les poissons).

Ces expériences pourraient être élargies au contexte des œufs de requins. En revanche, il a déjà été montré que l'activité respiratoire de très jeunes *Scyliorhinus canicula* est interrompue en cas de détection de champs électriques de fréquence égale à 0,1 à 1 Hz à proximité. Ainsi, cette faculté pourrait être une adaptation au milieu aquatique qui permettrait de diminuer la mortalité durant les premiers mois de vie [18].

En conclusion, on peut dire que les ampoules de Lorenzini apparaissent comme des organes sensoriels d'une extrême sensibilité et efficacité et jouent de nombreux rôles très spécialisés touchant à tous les domaines de la vie du requin.

## **b) L'organe spiraculaire**

La partie antérieure du requin est essentielle par le nombre d'organes sensoriels qu'elle héberge. L'organe spiraculaire vient se rajouter à cet ensemble très sophistiqué.

### ***(1) Structure et répartition***

L'organe spiraculaire constituerait des mécanorécepteurs sensoriels spécialisés. Pourtant, de nombreux auteurs s'accordent pour dire qu'il ressemblerait à une ampoule de Lorenzini modifiée. C'est une poche ou un tube aveugle à une extrémité qui contient des neuromastes en tout point identiques à ceux de la ligne latérale associés bilatéralement à la première paire branchiale ou fente spiraculaire. Il est séparé du milieu extérieur par une cupule.

En fait, plus précisément, l'organe spiraculaire est situé rostralement à la jonction craniohyomandibulaire et serait stimulé par la flexion de cette dernière. L'innervation est identique aux ampoules de Lorenzini et certains neuromastes de la ligne latérale, c'est-à-dire qu'elle est réalisée par une branche du nerf antérieur de la ligne latérale [18].

### ***(2) Un possible rôle dans la prédation***

Peu d'études et l'inaccessibilité de cet organe expliquent le fait que le ou les rôles joués par cet organe sont aujourd'hui encore assez mystérieux. En effet, lorsque la structure est disséquée, l'organe spiraculaire peut être qualifié de « mélange » d'ampoule de Lorenzini et de mécanorécepteur de la ligne latérale. De plus, en relation directe avec la jonction craniohyomandibulaire (mouvement important lors de la protrusion de la mâchoire), il apparaît presque normal que cet organe joue un rôle dans la prédation.

Cependant, si les études montrent une fonction dans la détection des vibrations, des champs électriques et des mouvements d'eau, c'est son association étroite avec le muscle palatoquadrate qui attire l'attention durant les études morphologiques et physiologiques. Ainsi, ce serait une jonction proprioceptive très élaborée.

Il semble évident que de nombreuses autres études seront nécessaires pour assurer la véracité des faits précédents.

La peau du requin semble être le site de nombreux abouchements de tubes, canaux ou poches en relation avec le besoin d'interagir avec le milieu extérieur. Pourtant, un sens particulièrement développé chez l'Homme est resté très peu étudié chez les requins : il s'agit du toucher.

## **c) Le toucher**

Même si l'ensemble des organes sensoriels permet d'assurer la plupart de la sensibilité du toucher (thermoréception des ampoules de Lorenzini, tact à distance de la ligne latérale, organe spiraculaire ?), des organes tactiles et thermiques spécialisés n'ont jamais été mis en évidence comme chez les autres Vertébrés. Encore une fois, d'autres travaux sont attendus avant de certifier qu'ils n'existent pas ou que d'autres organes les remplacent complètement.

## 4. La vision

Longtemps, les scientifiques ont pensé que le requin possédait une telle acuité olfactive que les autres sens comme celui de la vision était annexe. Ce n'est que dans les années 1960 avec les premières recherches vraiment axées sur le sujet des organes sensoriels des Elasmobranches que l'œil du requin prit une autre dimension. Ces études allaient montrer qu'il était hautement adapté à son milieu et qu'il conditionnait nettement l'écologie et le comportement des requins [79].

### a) Structure et fonctionnement de l'œil

#### (1) Anatomie

Les yeux des Elasmobranches sont situés latéralement sur la tête. Il existe des variations de l'emplacement exact de ces yeux en fonction du mode de vie des requins. Les yeux des requins les plus benthiques (Orectolobidés, Squatinidés) sont plus dorsaux. Ceci est intéressant lorsque l'on sait que leurs proches cousins représentés par les raies possèdent des yeux plus dorsaux et que de plus, les yeux des raies les moins benthiques sont plus latéraux que ceux des autres raies. L'évolution en fonction du mode de vie paraît complètement certaine [18].

En général, les yeux sont considérés comme « petits » en relation avec la taille du corps, bien que des différences notables existent (ex : l'œil gigantesque *d'Alopias superciliosus*) et que les jeunes requins possèdent un œil plus large par rapport au corps.

Les yeux sont opposés symétriquement de chaque côté du crâne, ce qui permet une vision à presque 360 degrés notamment lors de la nage des requins pélagiques qui utilisent un mouvement très sinusoïdal. Les mouvements oculaires sont limités chez certaines espèces afin de compenser les mouvements de la nage et stabiliser le champ visuel [52].

La vision binoculaire est probablement de faible importance. Le champ binoculaire est étroit et il existe des zones de cécité directement en face du museau ou derrière la tête. Ces zones de cécité sont plus ou moins larges en fonction de la séparation des yeux et de la configuration de la tête mais typiquement l'aire de cécité maximum s'étend de moins de la longueur du corps en face du rostre.

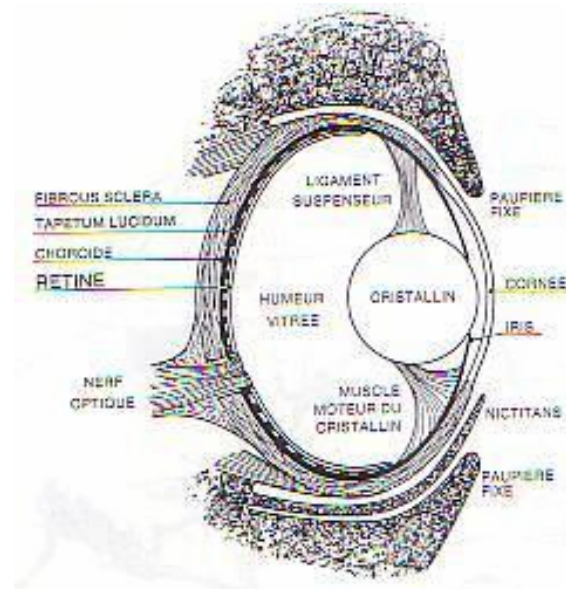
Les annexes oculaires sont bien développées et plus élaborées que chez la plupart des Téléostéens, même si les paupières supérieure et inférieure ne couvrent pas entièrement l'œil. Les requins benthiques possèdent des paupières plus mobiles, qui leur servent à protéger les yeux lors de la prédation. Certaines espèces et notamment les Carcharhinidés et les Sphyrnidés, possèdent une troisième paupière appelée membrane nictitante qui peut être déroulée depuis l'angle nasal de l'œil. Celle-ci fonctionne comme protecteur de l'œil notamment par rapport à l'abrasion mécanique dans le milieu aquatique mais joue aussi un rôle lors de la prédation ou lorsque le requin entre en contact avec un autre objet [48].

Enfin, des requins tels que le grand requin blanc *Carcharodon carcharias* dont les photos en surface ont nettement marqué les esprits ou encore le requin baleine *Rhincodon typus* qui n'ont pas de membrane nictitante utilisent leurs muscles extra oculaires pour faire

pivoter leur œil entièrement dans la cavité orbitaire. Ces muscles interviennent notamment lors de la prise alimentaire toujours dans un but de protection mécanique.

L'œil des requins ressemble à celui des autres Vertébrés mais quelques différences émergent lui permettant d'être mieux adapté à son milieu et son mode de vie (voir figure 29). La couche externe est constituée d'une couche rigide et cartilagineuse formant la sclère et antérieurement, d'une couche transparente courbée représentée par la cornée. Cette structure externe renferme des fibres de liaison qui permettent la résistance lors de déformation cornéenne et empêchent la perte de transparence lors de changements de milieux chimiques.

Figure 29 : Œil de requin [37]



L'iris permet à la pupille d'adopter le diamètre adéquat en fonction de la luminosité (réflexes photomoteurs). La forme de la pupille est très différente d'une espèce à l'autre en fonction du mode de vie des requins et notamment de leurs modes de chasse. Les pupilles mobiles et en forme de fente sont retrouvées chez des prédateurs à la fois diurnes et nocturnes comme chez le requin citron *Negaprion brevirostris* [50]. En fait, la fente pupillaire permet une fermeture plus efficace de la pupille dans des conditions de forte luminosité par rapport à une pupille circulaire retrouvée chez les requins habitant des eaux profondes avec peu de luminosité. La fente pupillaire adopte plusieurs orientations : verticale chez le requin citron et les requins du genre *Carcharinus*, elle est horizontale chez *Sphyrna tiburo* et même oblique chez le requin nourrice *Ginglymostoma cirratum*.

La cornée des requins est optiquement absente dans le milieu aquatique car elle possède un indice de réfraction identique à l'eau de mer. Ainsi, c'est le cristallin qui possède le pouvoir de réfraction de l'œil. Le cristallin est large et de forme ellipsoïdale. De plus il possède un pouvoir de réfraction gigantesque puisque Hueter montre que de jeunes requins citron atteignent + 140 dioptries soit 7 fois le pouvoir maximum de l'Homme [64].

Quelques espèces de requins possèdent à l'intérieur de leur cristallin des pigments jaunâtres, produits de dégradation enzymatique du tryptophane comme le cristallin d'animaux diurnes terrestres. Ces pigments filtrent les rayons ultraviolets permettant de diminuer les aberrations chromatiques, d'améliorer le contraste et de réduire la réverbération solaire dans les conditions de luminosité solaire intense. Ceci aiderait aussi à protéger l'oeil des dommages provoqués par les rayons UV chez les requins benthiques ou semi benthiques.

L'accommodation est la faculté de changer le pouvoir réfracteur de l'oeil pour nettement voir des objets en fonction de la distance. Lorsqu'il n'y a pas d'accommodation, le plan focal de l'oeil est fixe. S'il n'y a aucune autre adaptation de la part des autres parties de l'oeil, l'image d'un objet ne sera pas située sur le plan focal de la rétine. Les requins n'accommodent pas en changeant la forme du cristallin mais en modifiant la position du cristallin par rapport à la rétine. Le cristallin se rapproche de la rétine pour les objets situés à distance tandis qu'il s'éloigne pour les objets proches. Il est suspendu dorsalement par un ligament et ventralement par une pseudocampanule, papille ayant une fonction contractile.

La preuve d'une réelle accommodation par les requins est inconstante parmi les espèces et les premières études sur les requins citron montraient qu'ils étaient hypermétropes [18]. C'est en 2001 que Hueter montrent que ces mêmes requins en milieu naturel ne sont pas hypermétropes et peuvent accommoder [65].

Ainsi, on peut suspecter que les premières études sur l'accommodation des requins en captivité sont fausses et que l'hypermétropie serait un artefact dû au stress. Il est donc fort possible que les requins soient eumétropes et qu'ils accommodent.

Sivak en 1978 a montré que les requins benthiques auraient une meilleure accommodation que les requins pélagiques [112]. Cette faculté serait à rapprocher de la fixité du champ visuel dans des conditions de sédentarité.

A l'arrière de l'oeil derrière la rétine et sous la sclère, s'étend la choroïde, seule couche vascularisée de l'oeil adulte. C'est la couche nutritive de l'oeil. Elle renferme une couche réfléchive spécialisée appelée tapetum lucidum (couche intermédiaire). Les autres couches de la choroïde sont représentées par une couche externe vascularisée et riche en tissu conjonctif et une couche interne très mince située entre le tapetum et la rétine formée du chorio-capillaire.

La rétine, photorécepteur remarquable par son adaptation, contient à la fois des cônes et des bâtonnets qui sont les photorécepteurs vrais. Les cônes permettent la vision diurne et la distinction des couleurs tandis que les bâtonnets sont responsables de la vision nocturne et délimitent la sensibilité visuelle. La plupart des requins ont une rétine duale mais le rapport cônes/ bâtonnets est très variable en fonction des conditions de vie. Ainsi, le ratio atteint 1/100 chez les espèces de profondeur tandis qu'il est inférieur à 1/6 pour les espèces dont l'activité est surtout diurne. La dualité de la rétine sert à priori au requin à étendre la capacité visuelle nocturne vers une capacité visuelle diurne de manière parfois très marquée atteignant une acuité visuelle de 11 unités logarithmiques supplémentaires [6]. Enfin, les cellules ganglionnaires et les plexus de la rétine sont organisés de la même manière que le reste de la rétine, une couche externe et une couche interne pour chaque type cellulaire

Ainsi, on trouve de l'extérieur vers l'intérieur : la couche nucléaire externe qui renferme les corps cellulaires et les noyaux des cônes et des bâtonnets, la couche plexiforme externe avec les connexions synaptiques vers la couche nucléaire interne, qui renferme les

cellules bipolaires et quelques cellules ganglionnaires puis la couche plexiforme interne avec les synapses des cellules bipolaires et ganglionnaires et enfin la couche ganglionnaire qui contient les corps cellulaires des cellules ganglionnaires et leurs axones.

Certaines parties de la rétine sont plus spécialisées que d'autres. Ainsi, une bande centrale et horizontale de densité cellulaire supérieure en cônes et en cellules ganglionnaires est présente au sein de la rétine. La concentration cellulaire de cônes peut atteindre 6500 cônes/ mm<sup>2</sup> alors qu'elle est seulement de 500 cônes/ mm<sup>2</sup> en périphérie et parallèlement, la densité de cellules ganglionnaires atteint 1600 cellules/mm<sup>2</sup> soit plus de trois fois la densité périphérique rétinienne [6].

La réponse rétinienne projette via les fibres nerveuses des ganglions cellulaires d'abord au niveau du nerf optique, relié à la couche la plus interne de la rétine, puis jusqu'au tectum optique du mésencéphale. La plupart des espèces possèdent au moins 10 autres localisations de traitement de l'information visuelle dans le cerveau en plus du tectum optique du mésencéphale notamment le télencéphale et plus précisément le noyau central ipsilatéral autrefois suspect d'être uniquement un centre olfactif mais intervenant, en fait, comme un centre d'intégration général. Le cervelet recevrait aussi des informations visuelles [6].

Enfin, on parle de conservation de la proportion de cônes et de cellules ganglionnaires lors de la projection jusqu'au tectum car le rapport de surface tectale dévolue à la bande horizontale de la rétine par rapport à la périphérie rétinienne est de 3.

## (2) *Physiologie*

Les cellules photoréceptrices contiennent des pigments visuels qui absorbent les photons, ce qui constitue la première étape du processus visuel. Les pigments sont constitués d'une protéine appelée opsine et d'un groupe prosthétique chromophore basé sur la structure de la vitamine A1 ou A2, formant ainsi la rhodopsine, la chrysopsine et la porphyropsine.

La rhodopsine possède une sensibilité marquée pour la lumière bleue-verte, la chrysopsine pour la lumière bleue foncée et enfin la porphyropsine montre une activité dans le spectre de lumière jaune-rouge. En relation avec les conditions de vie de surface des requins pélagiques, la rhodopsine est retrouvée quasi systématiquement (longueur d'onde  $\lambda=501$  nm). Chez les requins vivant plus en profondeur, une proportion plus importante de chrysopsine est notable comme chez le requin *Centrophorus* tandis que la porphyropsine est assez rare chez les requins. En fait, elle a été isolée en quantité élevée dans la rétine de jeunes requins citron *Negaprion brevirostris* qui vivent dans des milieux aquatiques moins profonds et plus troubles que les adultes (longueur d'onde  $\lambda=522$  nm, spectre jaune-vert) [25].

Le message visuel est transmis grâce aux cellules horizontales qui sont 4 fois plus sensibles que les bâtonnets et répondent à la lumière par une hyperpolarisation graduée. De même, les cellules bipolaires montrent une dépolarisation graduée 135 fois plus sensibles que celle des bâtonnets [6]. Les cellules ganglionnaires représentent la porte de sortie du message visuel. C'est à leur niveau qu'un changement de luminosité est traduit en train de potentiels d'action.

La largeur du champ de réception du rayonnement des cellules horizontales atteint 10 mm en raison de l'étalement latéral de leurs dendrites et des jonctions électroniques qui les relient tandis que le champ de réception des cellules bipolaires n'est que de 0,15 mm. Le



fonctionnement des cellules ganglionnaires est très différent : si le rayonnement est appliqué au centre de leur champ de réception, une augmentation nette de la fréquence de potentiels d'action est notée tandis qu'une stimulation périphérique provoque l'inhibition de ce message. Enfin, d'autres cellules ganglionnaires pourraient avoir une réponse inverse à ces stimulations [6].

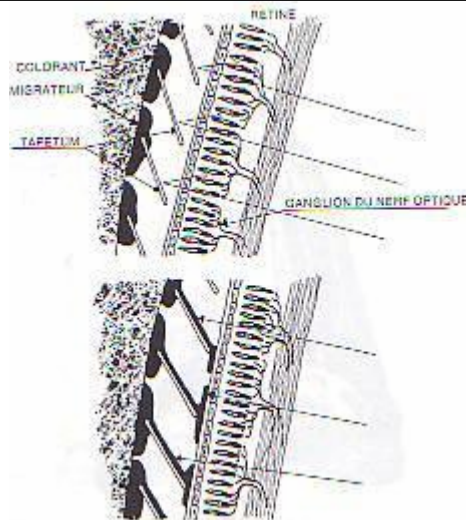
En dehors de la rétine, la structure particulière, retrouvée chez tous les Chondrichthyens mais pas chez tous les Ostéichthyens, est le tapetum lucidum de la choroïde qui donne un aspect brillant à l'œil.

## b) Le tapetum lucidum

C'est un ensemble de cellules aplaties et parallèles qui contiennent des cristaux de guanine. Chez de nombreuses espèces de requins, on trouve à la base une deuxième couche de cellules pigmentées en noir à l'état embryonnaire, les mélanoblastes. La fonction de la première couche de cellules est de réfléchir les photons qui sont passés à travers la rétine sans avoir été absorbés par les photorécepteurs. Ainsi, cela permet une deuxième détection des photons et par la même occasion, cela améliore la sensibilité de la rétine en condition d'éclairage faible. Cette deuxième détection est permise grâce à l'alignement des cellules tapétales qui lors de la réflexion dirigent les photons exactement en sens inverse sans changement de direction (voir figure 30). L'image serait déformée dans le cas contraire.

Cette faculté est retrouvée dans le règne animal chez des animaux avec une activité nocturne (exemple du chat ou de la chouette), ce qui a été confirmé par les études télémétriques sur le requin citron (voir II.A.) [18].

Figure 30 : Plaques argentées réfléchissantes du tapetum lucidum (en haut) et migration des pigments de guanine (en bas) [37]



Le tapis de mélanoblastes permet, quant à lui, de protéger l'œil en cas de trop forte luminosité. En effet, les cellules mélaniques glissent devant les cellules à guanine et bloquent le passage des photons. Ainsi, il apparaît relativement normal de trouver ce tapis chez des

espèces dont l'activité est à la fois diurne et nocturne en relation avec des variations d'éclairement intenses.

En conclusion, la structure et le fonctionnement du tapetum lucidum permet de s'adapter aux variations d'éclairement durant les différentes activités des requins pélagiques et compenserait une proportion faible de cellules photoréceptrices par rapport aux autres poissons [79].

### **c) Caractéristiques de la vision**

Il apparaît évident que les requins ne vivent pas tous dans les mêmes conditions de vie aquatique et de nombreux exemples montrent comment la composition de l'œil change en fonction de l'habitat (rhodopsine contre porphyropsine par exemple).

Cependant, il est bon de rappeler quelques caractéristiques concernant le rayonnement solaire dans le milieu aquatique marin qui conditionne largement les performances visuelles des requins.

Au niveau de la surface de l'eau, toutes les longueurs d'onde du visible sont présentes et donc toutes les couleurs sont représentées. Très rapidement, lorsque l'on s'enfonce dans les fonds marins, l'eau prend une teinte gris-verdâtre uniforme due à la fois à la perte partielle de rayonnement lumineux par réflexion et une perte d'intensité par diffraction au niveau des molécules d'eau [79]. C'est ainsi que le rouge disparaît et pendant de nombreuses années, les requins étaient considérés comme des êtres vivants ne distinguant pas les couleurs.

En réalité, l'œil des requins est parfaitement adapté à son milieu et les performances visuelles sont remarquables. Dès 1959, Clark montre que des requins citron sont capables de distinguer un carré blanc qui leur permet d'obtenir de la nourriture [22]. Ensuite, en 1963, il montre que cette même espèce est capable de faire la différence entre un carré entièrement blanc et un carré rayé de blanc et noir [23].

Enfin, il montre aussi qu'ils sont capables de distinguer une plaque avec des rayures horizontales d'une autre avec des rayures verticales.

Cependant, ce sont Gruber et Cohen au cours de plusieurs études psychophysiques sur de jeunes requins citron s'étalant sur une quinzaine d'années jusque dans les années 1980 qui montrent à quel point la vision des requins est surprenante [50]. L'œil des requins citron serait capable de distinguer des objets de luminosité pourtant très proches (seulement 0,3 unité logarithmique de différence). A l'inverse, plongé dans des conditions d'obscurité totale, l'œil s'adapte complètement en seulement une heure et devient 1 million de fois plus sensible à la lumière que dans les conditions de luminosité normales.

De plus, ils montrent par combinaison avec des électrorétinogrammes que les requins sont capables de distinguer les couleurs grâce à leur rétine duale.

Malgré ces études, peu d'informations sont connues quant à l'utilisation de la vision des couleurs dans les conditions naturelles. En effet, si les couleurs vives telles que le jaune ou l'orange sont nettement plus attirantes pour les requins [48], on ne sait pas si cela est dû à leur brillance dans l'eau largement supérieure aux autres couleurs ou à la couleur proprement dite.

De la même manière, parmi les populations humaines de couleur, les mains et les pieds sont les parties du corps les plus attaquées par les requins [86]. Ici, ce n'est pas forcément la brillance ou la différence de couleur qui serait responsable de ces statistiques mais plutôt le contraste entre la main et le reste du bras par exemple.

Le paramètre le plus intéressant concernant la vision est l'acuité visuelle. Elle est évaluée par rapport à l'angle formé par les deux points les plus proches l'un de l'autre que l'œil peut distinguer. Les seules mesures probantes réalisées ont été faites par Hueter en 1991 qui montre un angle de 4,5 minutes [64]. Ceci représente seulement 1/9ème de l'acuité visuelle de l'Homme sans que l'on puisse faire plus de conclusions.

#### **d) Rôle dans la prédation**

En 1959, dans le laboratoire de biologie marine d'Eniwetok, Tester qui travaille sur l'olfaction des requins, montrent que la vision n'est pas essentielle dans la prédation. En effet, des requins *Carcharinus melanopterus*, aveugles par brûlure par électrocoagulation de l'humeur aqueuse, après un temps d'adaptation à leur nouvel état d'environ une journée, attrapent les morceaux de poissons dans le bassin avant que ces derniers ne touchent le sol [126].

Pourtant, l'année suivante, une autre étude sous-tend que des requins citron *Negaprion brevirostris*, dont les yeux sont couverts par des disques, sont incapables de se nourrir par rapport à d'autres requins citron normaux dans le même bassin.

En fait, de nombreuses observations de terrain rapportent que les requins utilisent la vision au moins dans la dernière phase de la prédation, au moment de l'approche finale mais peu d'études ont permis le contrôle de ces observations. C'est en 1999 que l'étude de Fooks et Nelson montre que le requin benthique *Squatina californica*, dont les systèmes sensoriels chimiques, mécaniques et électriques ont été éliminés, utilise la vision pour attraper des proies proches par attaque surprise [46]. L'œil serait ainsi spécialisé dans la vision directe craniodorsale.

Strong en 1996 montre que de nombreux travaux restent encore à réaliser pour connaître parfaitement le pouvoir visuel des requins [121]. En effet, il montre que de grands requins blancs *Carcharodon carcharias*, en milieu naturel, sont capables de discrimination visuelle très fine, du moins dans la distinction des formes contrairement à ce que l'on pouvait penser (attaques sur des surfeurs ressemblant vus du dessous à des phoques). Ces requins, attirés par des stimuli olfactifs, semblent ensuite utiliser la vision pour choisir entre des objets de 15 cm de diamètre de forme différente posés à la surface.

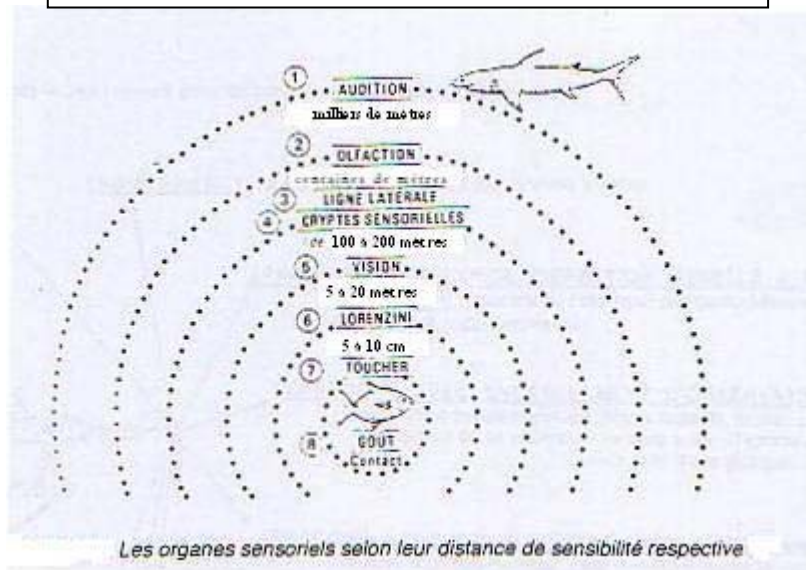
Ce qui est plus impressionnant est que ces objets seraient « choisis » à une profondeur de 17 mètres, ce qui donnerait un angle minimum de séparation de 30 secondes soit une acuité visuelle 6 fois plus performante que celle trouvée sur les requins citron. D'autres études paraissent nécessaires mais on peut avancer que l'œil des grands requins blancs, connu pour sa composition plus élevée en cônes donc hautement adaptée à une vision diurne et à la vision des couleurs, pourrait tout à fait réaliser de telles performances.

Enfin, le rôle dans la prédation semble plus important encore lorsque l'on s'intéresse à certaines techniques de chasse. Ainsi, en Australie, des requins sautent au dessus du niveau de l'eau pour attraper des écureuils volants posés sur des branches d'arbre. Ces écureuils sont

parfois situés à plus de 2 mètres au dessus de l'eau et seule la vision peut expliquer la détection de ces proies.

L'ensemble des éléments d'anatomie étudiés fait du requin un redoutable prédateur. Des organes sensoriels exceptionnels intervenant notamment dans la détection des proies associés à un corps permettant une approche rapide et silencieuse placent le requin dans une position très favorable au sein de l'écosystème marin (voir figure 31).

Figure 31 : Organes sensoriels du requin selon leur distance de sensibilité respective [86]



Cependant, s'il fait surtout frémir lorsque l'on parle de lui, c'est plutôt à cause de sa dentition et de la violence de ces attaques.

On verra dans cette prochaine partie l'alimentation et le comportement alimentaire du requin.

### III. LA PREDATION, AU SERVICE DE LA VIE DE NUTRITION

Il est vrai que lorsqu'on parle de requins la première image qui nous vient à l'esprit est celle d'un « mangeur d'hommes ». Sans donner dans le pittoresque, dans l'expression mangeur d'hommes, il y a mangeur. Cette donnée d'attaque du requin pour se nourrir et donc subvenir à ses besoins alimentaires est bien souvent oubliée. L'appareil digestif, de la bouche organe de préhension à la digestion puis l'alimentation et le comportement alimentaire seront évoqués afin de mettre en avant le rôle de la prédation dans la fonction de nutrition.

#### ***A. Un appareil digestif disparate ([18],[90],[91],[92],[101])***

L'appareil digestif est compris entre la bouche et l'anus. S'il apparaît évident qu'un tel prédateur doit être très efficace à ce niveau pour espérer prospérer dans le milieu aquatique, c'est pourtant avec une étonnante simplicité qu'est construit tout le système digestif à commencer par la bouche et particulièrement les mâchoires.

#### **1. La bouche et la dentition**

##### **a) Les mâchoires**

Le mécanisme de nutrition commence avec la préhension des aliments par la bouche et plus particulièrement les mâchoires. Au-delà de la diversité des mécanismes rencontrés chez les requins, ce qui est marquant est la simplicité morphologique de cette partie de leur anatomie. En effet, comparé au crâne des Téléostéens qui compte pas moins de 63 os en moyenne, l'appareil de nutrition des requins comptent seulement 10 éléments cartilagineux que sont le chondrocrâne déjà évoqué, les cartilages pairs palatoquadrate et de Meckel, les hyomandibules, les cératohyaux et le basihyal.

De plus, les requins ne possèdent pas de mâchoires pharyngées comme les poissons téléostéens et n'ont donc pas la possibilité d'obtenir de nourriture par cette deuxième paire de mâchoires [18].

Pour être complet en ce qui concerne les mâchoires et bien comprendre les différents types de morsure des requins, il convient de remonter à la bouche des premiers Chondrichthyens (les Cladosélaciens) qui possédaient une mâchoire de type « amphystylique ». Ce type était construit autour d'une bouche quasi-terminale large garnie de dents multicuspidées, avec des cartilages labiaux relativement petits et en revanche, de longs cartilages palatoquadrate et de Meckel. Les articulations avec le crâne se faisaient par une articulation ethmoïdale et une articulation post orbitaire très large entre la mâchoire supérieure et le crâne. La hyomandibule ne semblait pas jouer à ce moment de réel support des mâchoires.

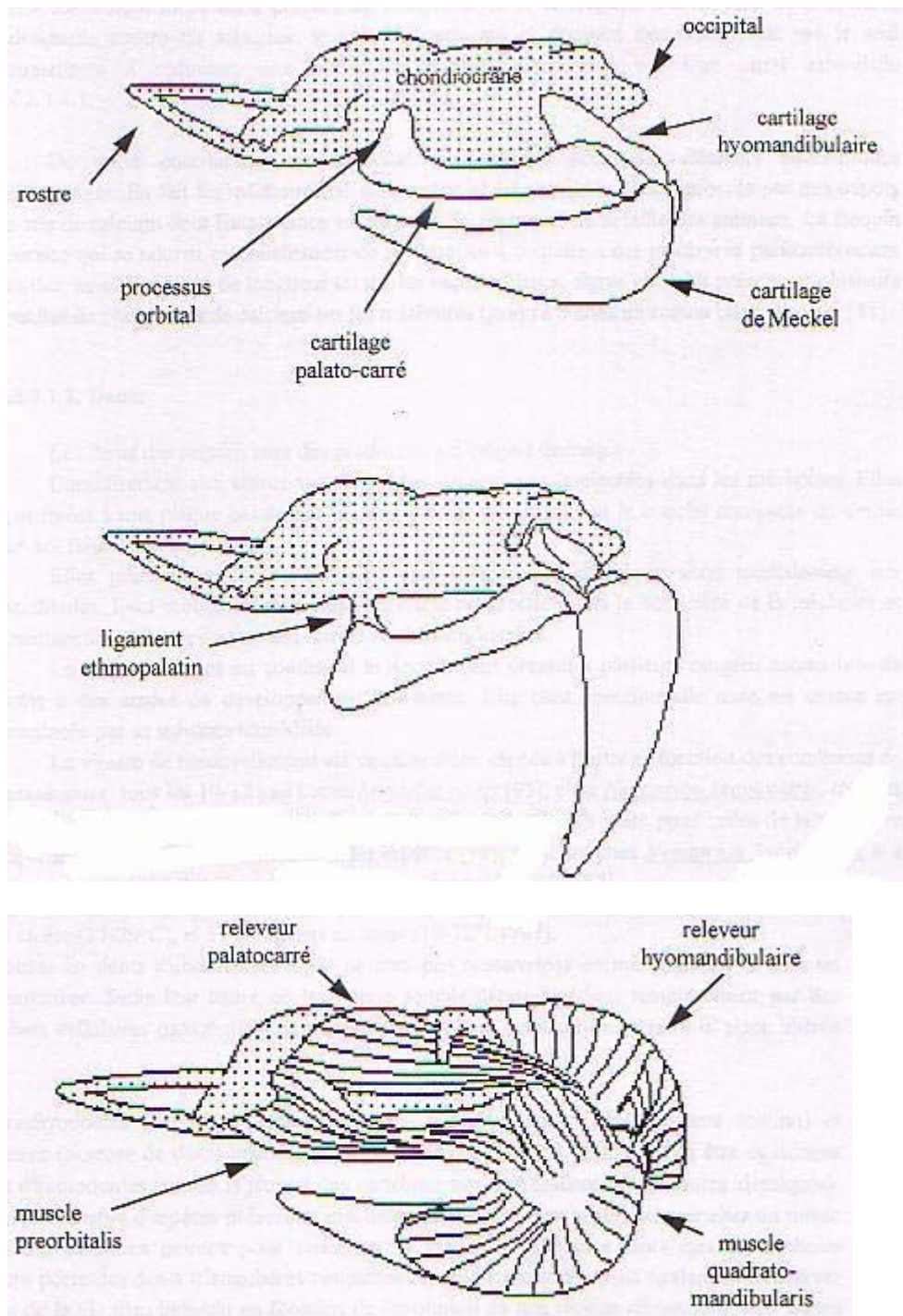
Ensuite, un peu plus tard, les Chondrichthyens ont acquis un type de suspension des mâchoires dit « autodiastyle » dans laquelle l'arche hyoïde ressemblant morphologiquement aux arcs branchiaux s'articulant avec les cartilages palatoquadrate. Les cartilages palatoquadrate sont quant à eux reliés au crâne par des articulations ethmoïdales et orbitales.

Enfin, la bouche des requins actuels est assez différente. Au cours du temps, les mâchoires ont eu tendance à se raccourcir et à gagner ainsi en vitesse d'exécution, notamment la protrusion de la mâchoire supérieure. Ainsi, les requins modernes ont une bouche subterminale, des mâchoires plus petites, des hyomandibules plus mobiles qui assurent la suspension des mâchoires, une mâchoire supérieure plus protrusible avec un processus otique plus petit et finalement une dentition faite pour découper et scier [142].

Ainsi, deux autres types de suspension des mâchoires peuvent être définis. La plupart des requins possèdent le type « hyostylique » dans lequel l'articulation ethmoïdale entre le processus ethmoïde du palatoquadrate et la région ethmoïde du crâne est la seule connexion antérieure avec le crâne, lié par un ligament appelé ethmopalatin (voir figure 32). Cependant, quelques groupes de requins (comme chez *Squalus acanthias*, [140]) et avant eux l'ancêtre *Chlamydoselachus* possèdent une suspension des mâchoires dite « orbitostylique » dans laquelle le processus orbitaire s'articule directement avec la cavité orbitaire.

Ainsi, par comparaison entre les deux espèces les plus étudiées *Squalus acanthias* (« orbitostylique ») et *Negaprion brevirostris* (« hyostylique »), on s'aperçoit que, pour le type de suspension « hyostylique », les mâchoires sont suspendues depuis une hyomandibule plus caudoventrale, que le processus orbitaire est relié par un ligament ethmopalatin plus élastique et enfin que la hyomandibule distale est relié au cératohyal par un ligament. Par contre dans les deux cas, la hyomandibule est reliée au basihyal ventral qui se situe toujours dorsalement à la symphyse mandibulaire.

Figure 32 : Vue latérale de la mâchoire d'un Carcharhinidé (en haut), en ouverture maximale (milieu) et sa musculature (en bas) [101]



Il apparaît clair que s'il existe plusieurs types de suspension des mâchoires à la base, il existe forcément plusieurs types d'utilisation de cette anatomie en fonction des groupes de requins. Nous dégagerons le mécanisme de morsure basique avant d'aborder les différences spécifiques entre requins.

## b) Mécanismes de morsure

Les études électromyographiques ont permis d'identifier les différentes phases qui constituent la morsure et donc la préhension des aliments [41]. Cependant, ces données ne sont disponibles que pour un nombre limité d'espèces représentatives (le maximum de connaissances pour les Carchariniformes) et de nombreux travaux restent à accomplir en regard des nombreuses études déjà établies sur l'anatomie du crâne et de la tête.

Il existe 3 phases. La phase d'ouverture des mâchoires entraîne que le crâne est élevé par contraction du muscle épiaxial, bien que l'élévation du crâne ne soit pas nettement visible. Quasiment au même moment, la mandibule est abaissée par action du muscle coracomandibulaire puis l'ensemble basihyal-cératohyal est abaissé lui aussi par contraction des muscles coracoarcualis et coracohyoideus. Les branchies s'ouvrent alors sous l'action des muscles coracobranchiaux [91].

La phase suivante est la phase de compression. Elle commence lorsque la bouche est ouverte à son maximum, immédiatement suivie par le début de la protrusion de la mâchoire supérieure et l'élévation de la mandibule. Ce rapprochement des mâchoires est accompli grâce à la contraction du muscle quadratomandibulaire. La protrusion de la mâchoire supérieure est quant à elle permise par une combinaison d'actions des muscles preorbitalis et levator palatoquadrati, différentes entre les espèces [92].

Chez *Squalus acanthias*, représentant des squaliformes, le muscle preorbitalis (homologue du muscle preorbitalis ventral des Carchariniformes), produit une force dirigée crânialement sur la partie postérieure de la mâchoire. Cela force le processus orbitaire de la mâchoire supérieure à glisser ventralement le long du plafond orbitaire et le muscle ethmopalatin bouge pour permettre la protrusion de la mâchoire supérieure [18].

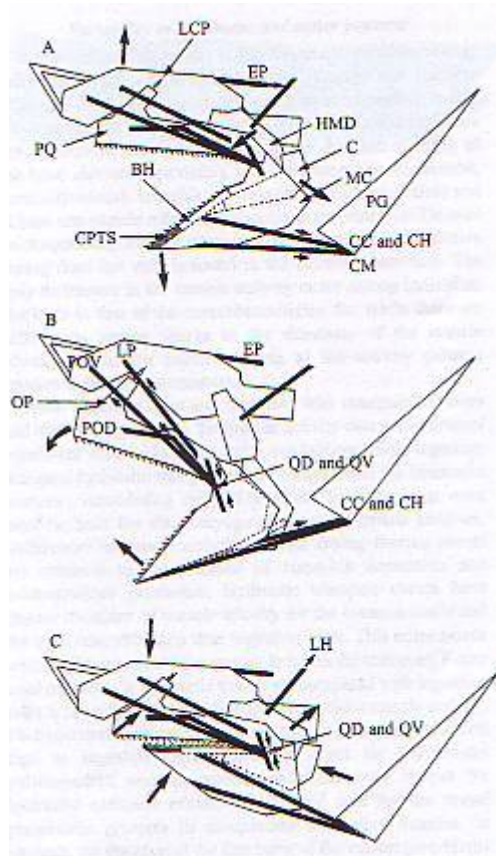
Lors de la protrusion, le processus orbitaire glisse ventralement jusqu'à ce que le ligament ethmopalatin devienne tendu, la protrusion étant complète à cet instant précis. La partie distale de la hyomandibule est tirée ventralement et finalement très peu crânialement. La contraction du muscle quadratomandibularis ne fait pas qu'élever la mâchoire inférieure mais permet aussi de tirer la mâchoire supérieure par rapport au crâne et ainsi de la rapprocher de la mâchoire inférieure. En résumé, ce muscle viendrait en complément du muscle preorbitalis pour permettre la protrusion de la mâchoire supérieure.

Pour les Carchariniformes, la protrusion est légèrement différente (voir figure 33). En effet, des études notamment sur *N. brevirostris* et *S. tiburo* montre que l'orientation du muscle levator quadrati est plus antéropostérieure que dorsoventrale, à l'inverse de *S. acanthias*. Avec cette orientation, ce muscle assiste les muscles preorbitalis ventral et dorsal dans la protrusion. Le muscle preorbitalis dorsal tire le palatoquadrante ventralement tandis que la partie ventrale du même muscle associée à l'action du muscle levator palatoquadrati permettent de le tirer antérodorsalement [141].



Figure 33 : Modèle de la cinématique de la morsure chez *Negaprion brevirostris* (les lignes noires représentent les muscles) [91]

BH : basihyal, C : cératohyal, CC : coracoarcualis, CH : coracohyoideus, CM : coracomandibularis, EP : epiaxialis, HMD : hyomandibule, LCP : ligament ethmopalatin, LH : levator hyomandibularis, LP : levator palatoquadrati, MC : cartilage de Meckel, OP : processus orbitaire du palatoquadrate, POD : preorbitalis dorsal, POV : preorbitalis ventral, PQ : cartilage palatoquadrate, QD : quadratomandibularis dorsal, QV : quadratomandibularis ventral, RC : cartilage rostral



Chez les trois espèces, la mandibule rencontre la mâchoire supérieure protrusive à son maximum lorsque la nourriture est tenue entre les dents ou bien lorsque la nourriture a été engloutie et passe à travers la cavité buccale.

Finalement, la dernière phase dite de recouvrement apparaît lorsque le palatoquadrate est rétracté dans sa position crâniale. Chez *Squalus acanthias*, c'est le muscle levator palatoquadrati qui permet la rétraction, tandis que le ligament ethmopalatin assure cette fonction chez les Carchariniformes. En revanche, chez les deux espèces, le muscle levator hyomandibularis retracts la hyomandibule permettant ainsi d'élever l'ensemble des mâchoires.

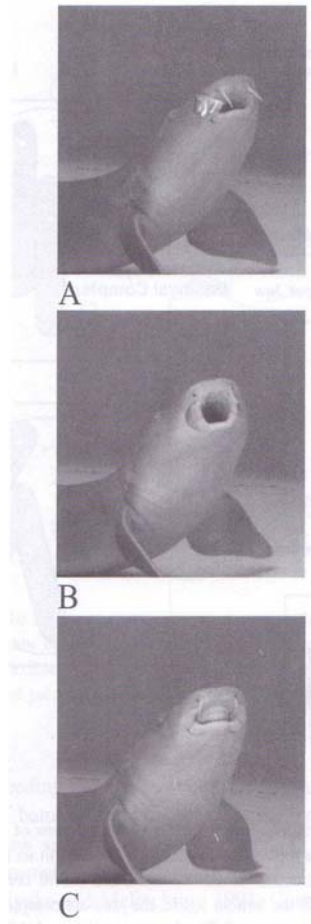
Les évènements de capture, de manipulation puis de transport de la proie chez les trois espèces citées précédemment ont une séquence commune mais sont distinguables les uns des autres par rapport à la durée totale et relative de chaque phase cinématiquement. La plupart du temps, la durée de la manipulation et du transport sont plus courtes que la capture mais la manipulation peut s'étendre un peu plus chez certaines espèces [93] (voir tableau 1).

Tableau 1 : Durées moyennes des mouvements du crâne (en ms) durant l'ingestion de nourriture et le transport hydraulique chez *Negaprion brevirostris* [91]

Etape de la morsure	Ingestion	Transport hydraulique
Élévation crânienne	66 ± 10	48 ± 6
Dépression crânienne	62 ± 7	53 ± 3
Dépression de la mandibule	75 ± 8	52 ± 3
Élévation de la mandibule	77 ± 6	63 ± 4
Protrusion du palato-carré	59 ± 10	46 ± 4
Rétraction du palato-carré	159 ± 31	93 ± 17
Ouverture maximale de la bouche	81 ± 7	58 ± 3
Dépression hyobranchiale maximale	155 ± 10	106 ± 8
Total	309 ± 41	207 ± 20

Chez certaines espèces, c'est un mécanisme de capture légèrement différent appelé nutrition par succion qui est employé. Les connaissances à ce sujet ont été obtenues par des études cinématiques plutôt qu'électromyographiques. Certains requins comme *Squalus acanthias*, *Ginglymostoma cirratum* ou encore *Triakis semifasciata* utilisent lors de certaines captures une succion qui précède les phases typiques de la morsure [44] (voir figure 34).

Figure 34 : Cinématique de la capture par succion de *G. cirratum* [18]  
A : dépression mandibulaire, B : ouverture maximale et succion, C : protrusion de la mâchoire supérieure



En fait, c'est la phase d'élévation du crâne qui est réduite ou carrément absente. Au contraire, les Carcharhiniformes ou bien les Lamniformes qui consomment généralement des proies de grande taille et qui possèdent parallèlement une bouche située ventralement, élèvent le crâne et provoquent ainsi une dépression de la mandibule afin d'ouvrir la bouche le plus largement possible et refermer les mâchoires le plus loin possible sur le corps de la proie. En revanche, les requins qui utilisent le mécanisme de succion capturent des proies plus petites avec une bouche plus terminale lorsqu'elle est ouverte à son maximum comme pour *G. cirratum* ou avec une bouche protrusive antéroventralement pour les captures sous eux comme dans le cas de *S. acanthias*. De cette manière, on comprend pourquoi l'élévation du crâne n'est pas toujours nécessaire.

En fait, chez les espèces se nourrissant de cette manière, ce sont les cartilages labiaux qui font protrusion crânialement lorsque la mâchoire inférieure est déprimée pour permettre la fermeture latérale de la bouche. Cela ne permet pas seulement la succion dans le sens craniocaudal mais permet aussi de ne pas perdre de nourriture par les côtés de la bouche [18].

Si l'on s'intéresse aux durées des différentes phases chez les différentes espèces, on peut dire que les requins se nourrissant par succion sont plus véloces que ceux utilisant

uniquement la morsure. En effet, que ce soit pour le temps nécessaire à l'ouverture maximale de la bouche ou bien pour le temps réel de la morsure, les durées sont toujours inférieures chez le premier groupe de requins.

D'autres particularités jalonnent le domaine de la nutrition des requins. Par exemple, les Orectolobidés utilisent un mécanisme encore différent pour la protrusion de la mâchoire supérieure basée sur un jeu de rotation l'un par rapport à l'autre du complexe basihyal-cératohyal d'une part et de la hyomandibule d'autre part [144].

Le requin *Isistius brasiliensis*, appelé en anglais *cookie-cutter shark* (traduction « requin qui découpe en forme de cookie »), utilise une méthode très personnelle. En effet, il s'agrippe à sa proie grâce aux dents en forme de crochets de sa mâchoire supérieure puis ramène sa mâchoire inférieure garnie de larges dents en forme de scie et enfin ramène ses lèvres vers l'avant comme s'il suçait sa proie. Exerçant alors des mouvements latéraux sur lui-même, il arrache des morceaux de sa proie laissant une image en cratère ou « en forme de cookie ». Cela lui est permis grâce à la présence d'une mâchoire supérieure réduite en taille avec une partie qui peut pivoter dorsalement et une mâchoire inférieure relativement large et robuste [110].

Enfin, il nous faut parler des requins se nourrissant par filtrage. C'est le cas de *Megachasma pelagios* et de *Rhinocodon typus* qui utilisent la protrusion de leur mâchoire supérieure associée à une rétraction de l'arc hyoïde mobile permettant ainsi la création d'un courant qui tire la proie à l'intérieur de la bouche. La bouche est alors fermée et l'arc hyoïde est ramenée vers l'avant pour pousser l'eau à travers les branchies, filtrant ainsi les proies potentielles de très petite taille avec les cils branchiaux [18].

Les mécanismes de morsure étant connus, il convient de parler des instruments permettant cette morsure, c'est-à-dire les dents. Remarquablement adaptées à chaque type d'alimentation, elles font même aujourd'hui partie dans certains pays d'un véritable commerce.

### **c) Une denture très adaptable**

Les dents des requins sont disposées en rangées sur le palatoquadrate et le cartilage de Meckel. Elles sont dites polyphyodontes car elles se développent en rangées similaires à l'instar des poissons osseux et sont remplacées à intervalles réguliers. On peut ainsi, en regardant les rangées de dents et leurs formes, parler de familles de dents. Par exemple, le requin baleine possède plus de 300 familles de dents par mâchoire mais la moyenne se situe aux alentours de 20 à 30 familles de dents.

Le rythme de remplacement des dents est spécifique et il est fonction de l'âge de l'animal, du régime alimentaire, des changements saisonniers et de la température de l'eau. Pour la plupart des espèces, seulement quelques dents sont remplacées en même temps, bien que certains requins possèdent des rythmes de remplacement différents entre les mâchoires supérieure et inférieure [90].

Les rythmes de remplacement ont ainsi pu être calculés chez de nombreuses espèces. En fait, il est calculé entre le moment où la rangée de dents est au niveau lingual jusqu'au

moment où elle atteint son niveau fonctionnel, c'est-à-dire la rangée la plus crâniale. Par exemple, le rythme est compris entre 9 et 12 jours chez *T.semifasciata*, 9 à 28 jours chez *G.cirratum* en été mais seulement tous les 51 à 70 jours en hiver [18].

Sur une mâchoire, les dents sont dites homodontes lorsqu'elles ont toutes la même taille approximative et toutes la même forme. Ceci est assez rare chez les requins actuels et même chez les requins fossiles mais apparaît quand même chez *Rhinocodon* et chez *Cetorhinus*.

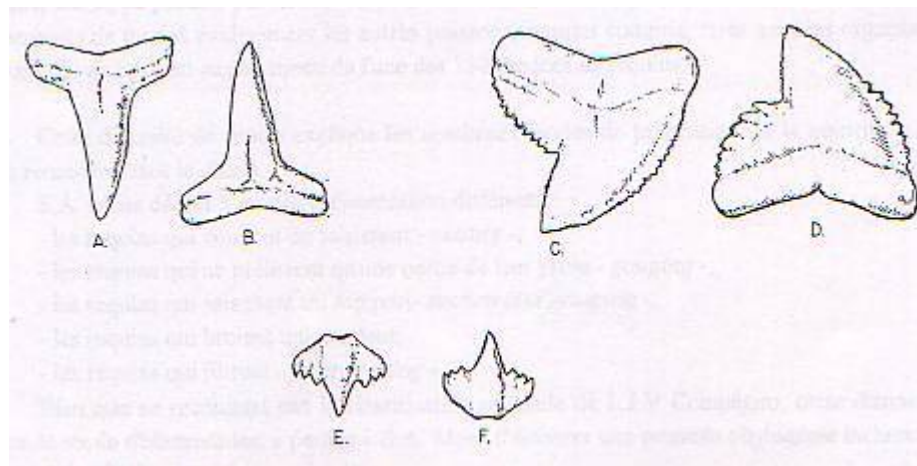
L'hétérodonie monognathique représente un changement significatif dans la forme et la taille des dents en différents endroits de la même mâchoire et est assez commune chez les requins fossiles et plus récents. Ainsi, les Heterodontidés et les Sphyrnidés ont des dents antérieures cuspidées pour s'enfoncer dans les chairs tandis que les dents plus postérieures, identiques à des molaires, servent à déchirer et à broyer. Les Carcharhinidés sont caractérisés par une hétérodonie dignathique avec des dents cuspidées sur la mâchoire inférieure et des dents plus coupantes en forme de lame sur la mâchoire supérieure ([29], [30]).

Enfin, il faut parler du dimorphisme sexuel qui touche la dentition chez certaines espèces de requins. Il intervient souvent sur les dents crânielles et chez les Carcharhinidés, uniquement chez des individus de petite taille (inférieur à 1 mètre). Cette « hétérodonie sexuelle » sert au mâle à ne pas blesser sévèrement la femelle lors de la copulation, ce qui montre une adaptation fonctionnelle au plus haut degré [18].

En fait, on note une évolution de la dentition des requins au cours du temps en relation avec le régime alimentaire. Même s'il n'existe pas de dents fossiles pour les requins les plus ancestraux, il est possible qu'ils aient été microphages tandis que les requins actuels sont passés à un régime macrophage. Ensuite, une spécialisation des dents est apparue en fonction du type d'alimentation et les requins modernes possèdent des dents pour saisir, déchirer, couper ou encore broyer. Les dents utilisées pour saisir avant de mâcher sont généralement petites avec une multitude de petites cuspidées latérales comme chez *G. cirratum*. En revanche, d'autres dents utilisées pour saisir puis déchirer sont de grande taille et les cuspidées ne sont retrouvées que sur le tranchant postérieur [17].

Par ailleurs, les requins qui possèdent des dents coupantes en forme de lame ont tendance à avoir une unique rangée fonctionnelle de dents formant ainsi une lame tranchante quasiment continue. C'est le cas par exemple de *G. cuvier* qui possède en plus une asymétrie totale au niveau de la dent avec une partie proximale très incurvée et une partie distale plus arrondie. Cette dentition extraordinaire lui permet entre autre de mordre et de traverser ainsi des couches de tissus très dures telles que les carapaces de tortues de mer, qui font partie intégrante de son régime [18] (voir figure 35).

Figure 35 : Différents types de dents : dents supérieure et inférieure de Requin citron (A) et (B), de Requin tigre (C) et (D) et de Requin nourrice (E) et (F) [101]



En dernier lieu, il convient d'étudier l'hétérodontie ontogénique qui jalonne la vie de plusieurs espèces de requins. Chez les Heterodontidés, les dents recourbées les plus crâniales ont des cuspides centrales plus larges et en moins grand nombre au cours de l'avancement de la vie. De la même manière, les jeunes requins blancs de moins d'1,5 mètre possèdent de longues dents étroites avec des cuspides latérales tandis que les plus vieux possèdent des dents plus larges avec moins de cuspides. Ceci est à mettre en relation avec l'évolution d'un régime composé principalement de poissons chez les premiers vers un régime de mammifères marins chez les plus gros requins blancs [128].

#### **d) Conclusion**

En relation avec l'image de « mangeur d'hommes » qui lui colle à la peau, le requin est un formidable prédateur qui utilise un atout physique exceptionnel qu'est sa bouche. Tant par la musculature que par la dentition, elle permet au requin de mordre sévèrement sa proie et de lui laisser peu de chances de s'en sortir sans dommages importants. Cependant, une fois la proie saisie et engloutie, une autre partie de l'anatomie du requin doit prendre le relais afin d'assurer la digestion : c'est le tube digestif qui présente quelques particularités que nous allons évoquer.

## **2. Le tube digestif et la digestion [63]**

### **a) structure**

Anatomiquement, le tractus digestif est composé du même nombre de parties que chez les autres Vertébrés. L'œsophage est très réduit et il commence dès la partie terminale du pharynx pour se terminer au niveau de l'estomac. Ce dernier est en forme de « U », avec deux parties asymétriques. La partie la plus proximale est assez volumineuse et contient l'ensemble

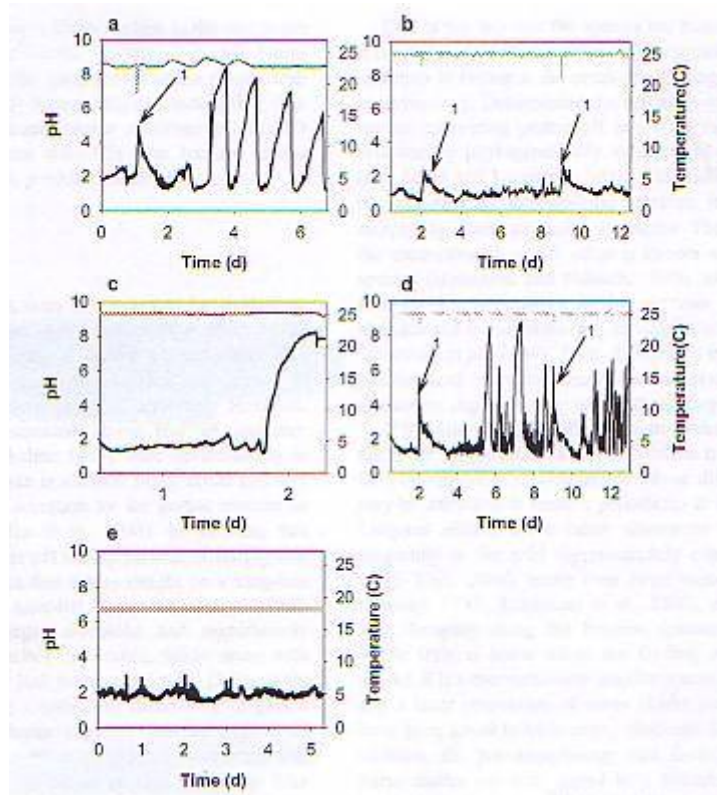
du contenu gastrique : corps étrangers, aliments ou matériaux divers en général partiellement attaqués par le suc gastrique. Ensuite, l'estomac se tord sur lui-même à 180 degrés pour former l'estomac pylorique plus étroit.

Le duodénum, très court, fait suite à cette partie et se jette dans l'intestin qui est très souvent large et volumineux. C'est à son niveau que l'on trouve la particularité la plus marquée avec une valvule en forme de spirale (colimaçon ou cônes imbriqués les uns dans les autres). Considéré longtemps comme un caractère primitif, elle a été retrouvée chez certains poissons et constitue une augmentation de la surface d'absorption. L'intestin se finit par le rectum qui débouche dans le cloaque qui comprend aussi l'abouchement des voies génito-urinaires.

Les glandes annexes du tube digestif sont le foie très développé déjà évoqué plus haut pour sa fonction de stockage des graisses et donc de réserves lorsque la nourriture est difficile à se procurer, le pancréas qui occupe la même position que chez les autres Vertébrés et qui joue sensiblement le même rôle au cours de la digestion grâce à la production d'enzymes et enfin une glande spécialisée le long du rectum appelée glande rectale qui jouerait un rôle dans l'excrétion du chlorure de sodium selon Burger et Hess [15].

La digestion proprement dite est assurée par un seul type de cellules sécrétoires de type acidophile situées dans la muqueuse stomacale appelée cellules oxynticopeptiques produisant du suc gastrique en grande quantité (voir figure 36).

Figure 36 : Variations du pH gastrique et de la température en fonction du temps après un repas chez *G. cirratum* et *T.semifasciata* [100]



## **b) Fonctionnement et efficacité**

Le tube digestif des requins n'est certainement pas plus primitif que celui des autres Vertébrés dans le sens où il est aussi efficace. Il procure à l'organisme les nutriments qui permettent un haut métabolisme, une nage à des allures relativement élevées et assurer les fonctions de respiration, reproduction et de nutrition. Bien que le nombre de ganglions, de fibres nerveuses et de cellules endocrines impliquées dans la fonction de digestion soit moins élevé, le contrôle de la digestion est similaire au plan basique des Vertébrés. Par ailleurs, le nombre de neurotransmetteurs et d'hormones égale celui des autres Vertébrés, permettant ainsi un système de contrôle complexe.

Cependant, la digestion n'en reste pas moins plus longue que chez les homéothermes et est directement dépendante de la température corporelle, tout comme chez les Téléostéens. Mais à température corporelle égale, la digestion est tout de même plus courte chez ces derniers. Cela est à mettre en relation avec le mode d'alimentation intermittent des requins carnivores pélagiques qui se nourrissent de grosses proies et permet ainsi un meilleur stockage des graisses dans le foie sous forme de squalènes.

En conclusion, le tube digestif des requins suit le plan général des Vertébrés et assure les mêmes fonctions malgré quelques adaptations propres intéressantes [63].

## **B. L'alimentation**

Les requins sont, dans l'ensemble, des animaux de grande taille et ont des besoins à hauteur de leur morphologie. L'alimentation, tant par sa forme (régime alimentaire) que par son fond (comportement alimentaire), joue donc un rôle très important. L'ensemble des actions qui permettent la nutrition sera décrit et l'impact de la prédation des requins sur leur environnement sera abordé en conclusion.

### **1. Régime alimentaire et activité de nutrition**

Pour réellement comprendre la fonction de nutrition chez les requins et connaître ainsi le rôle qu'ils jouent au sein de l'écosystème marin, il convient de connaître en premier lieu ce qui motive la prise alimentaire. Le déclenchement et l'arrêt de la prise alimentaire, les types de régime et les besoins nécessaires seront donc envisagés dans un premier temps.

#### **a) Déclenchement de la prise alimentaire**

Au-delà des excitations sensorielles forcément nécessaires au déclenchement de l'attaque, il est intéressant de savoir comment les requins décident d'attaquer dans le but de se nourrir. Ici, il faut évoquer la nécessité pour un prédateur de ce gabarit de se nourrir pour subvenir à ses besoins.

Les lois de la thermodynamique entraînent que toute énergie consommée par un animal est contrebalancée par la même part d'énergie utilisée pour le métabolisme, la croissance, la reproduction et l'énergie perdue par les fèces et les urines [18].



Cependant, il apparaît difficile d'appliquer cette méthode pour connaître la fréquence d'alimentation car toutes les proies retrouvées dans l'estomac des requins (expérimentation la plus utilisée) n'ont pas la même valeur énergétique. En effet, il faut combiner plusieurs paramètres pour chaque proie : la fréquence avec laquelle on la retrouve dans l'estomac, le nombre et la taille de chaque type de proie, le poids total ou encore le volume occupé dans l'estomac.

Cette méthode amène à faire des erreurs grossières d'interprétation : par exemple, une proie retrouvée en très grand nombre dans l'estomac peut donner l'impression qu'elle représente le type de proies le plus important dans l'alimentation habituelle du requin. Cependant, si ces proies sont de petite taille, elles ne représenteront qu'une petite proportion de la nourriture totale consommée. A l'inverse, si l'alimentation est exprimée en fonction du poids ou du volume, une seule proie de grande taille représentera la majeure partie du régime alors qu'en fait, peu d'individus en ont consommé.

Malgré tout, pour permettre de faire quelques estimations, Cortès en 1997 [34] puis 1999 [31] propose une formule qui donne l'indice de consommation appelé IRI :  $IRI = \%F(\%W + \%N)$  avec F, fréquence d'occurrence de la proie, W, poids de la proie et N, nombre de proies retrouvées (voir tableau 2). Calculée sur la méthode de dissection des estomacs d'animaux pêchés, elle ne prend cependant pas en compte la haute probabilité de régurgitation du contenu lors de la remontée vers la surface. Par ailleurs, cet indice ne prend pas en compte le phénomène biologique de digestion différent pour chaque type de proie en fonction de sa taille. Ainsi, des proies digérées lentement peuvent être surreprésentées dans les estomacs examinés.

Tableau 2 : Composition du régime alimentaire de *Sphyrna tiburo* dans le Sud-ouest de la Floride exprimé en fonction du pourcentage du nombre de proies N, du poids des proies W et de la fréquence d'occurrence des proies F donnant l'indice de consommation IRI [31]

Proies	% N	% W	% F	%IRI
Crustacés	63.36	82.86	88.92	84.86
Mollusques	0.80	0.83	2.33	T
Ostéichthyens	0.50	0.70	1.46	T
Angiospermes	26.70	7.03	55.98	12.36
Restes non identifiés ou inclassables	8.64	8.56	24.78	2.78

En fait, le déclenchement de la prise alimentaire chez les requins doit être pris en considération par rapport à plusieurs paramètres qui peuvent être résumés caricaturalement en un mot « la faim ». Il est quasiment impossible de savoir avec certitude si c'est la faim qui est véritablement le facteur déclenchant de la prise alimentaire mais des paramètres tels que le nombre d'animaux pêchés avec l'estomac vide, le nombre, le poids et le stade d'avancement de digestion des proies retrouvées viennent corroborer cette idée. En effet, la proportion d'animaux pêchés avec l'estomac vides durant les opérations de pêcheries commerciales et durant les études spécifiques sur le régime des requins est très élevée. En effet, Cortès en 1996 trouve un pourcentage faible d'environ 5 % chez *S.tiburo* [31] mais

Wetherbee et al. en 1990 montre que ce chiffre se situerait plutôt autour de 20 % en moyenne [137].

De plus, il faut ajouter à cette information le fait que peu de proies, souvent à un stade avancé de digestion, sont retrouvées dans l'estomac de la plupart des requins (étude sur de jeunes requins citron de 1990 par Cortès et Gruber [32]) amenant à la thèse que les requins sont des animaux se nourrissant par intermittence et non pas de façon continue. En revanche, les requins se nourrissant de zooplancton par filtrage branchial sont des exceptions à ce concept, dans le sens où ils se nourrissent de manière plus continue [18].

En résumé, c'est le fait d'avoir l'estomac quasiment vide ou complètement vide qui déclencherait la recherche de nourriture, l'obtention étant conditionnée par la technique de chasse et par son efficacité.

## **b) Arrêt de la prise alimentaire**

Si on écarte les événements de frénésie alimentaire rencontrés parfois dans des conditions spéciales que nous évoquerons plus tard, les différents facteurs qui pourraient expliquer l'arrêt de la prise alimentaire sont aujourd'hui encore mal connus voire inconnus. Au regard des résultats sur l'évacuation gastrique des différentes études ([16], [32], [88], [111]) et des résultats sur la fréquence de nutrition [67], il apparaît de manière fort probable que ce soit le remplissage de l'estomac dans son volume qui entraîne l'arrêt de la prise alimentaire.

De plus, le stade de digestion des différentes proies retrouvées dans l'estomac permet de calculer la durée de prise alimentaire et ainsi de penser que seule la dilatation gastrique est responsable de l'arrêt de la prise alimentaire.

Ainsi, Jones et Geen en 1977 démontre que l'aiguillat commun se nourrit tous les 10 à 16 jours une fois son estomac complètement rempli [67] tandis que Cortès et Gruber en 1990 montre que les jeunes requins citron se nourrissent toutes les 33 à 47 heures et que la prise alimentaire dure environ 11 heures [32].

Mais les résultats les plus probants sont ceux de Longval et al. en 1982 qui montrent que les jeunes requins citron se nourrissent de manière cyclique avec un pic de consommation suivi de plusieurs jours où la prise alimentaire est réduite contrairement à Cortès et Gruber [82]. D'ailleurs, Sims et al en 1996 montrent que chez *Scyliorhinus canicola*, le retour de l'appétit après des périodes de moindre activité prédatrice est inversement corrélé avec le taux d'évacuation gastrique [111].

Il pourrait être tentant d'envisager l'arrêt de la prise alimentaire en fonction de la dépense énergétique, c'est-à-dire que l'arrêt serait effectif lorsque l'ensemble des proies ingérées couvrirait les besoins quotidiens. Néanmoins, chez des animaux se nourrissant de façon intermittente d'une part et étant donné la difficulté de mise en place de méthodes d'investigation adaptées d'autre part, aucune thèse ne peut être avancée dans ce sens. Des études plus poussées spécifiques seraient nécessaires pour venir corroborer cette idée [18].

## **c) Des régimes très différents**

Il peut paraître facile de déterminer quel est le régime des requins par l'étude du contenu de leurs estomacs. Cependant, de nombreuses espèces de requins ont des régimes spécifiques et on peut même dans certains cas parler de préférence alimentaire. Si l'on prend les requins dans leur globalité, bien que l'éventail de proies soit plus limité que pour les poissons osseux, le répertoire alimentaire est très vaste allant du plancton aux baleines en passant par les poissons ou les crustacés. En effet, le plancton ou les petits crustacés sont consommés par les grandes espèces de requins « filtreurs » tels *Cetorhinus maximus*, *Rhincodon typus* ou encore *Megachasma pelagios*.

Le régime de la plupart des espèces de requins comprend des poissons osseux et la part représentée par ces poissons peut atteindre plus de 90 %, avec une mention spéciale pour le genre *Carcharhinus* et les espèces de requins marteaux et les Lamnidés [116].

Par ailleurs, les requins peuvent se nourrir les uns des autres (interprédation) et aussi d'autres Elasmobranches. Cette part peut même former la majorité du régime chez les Carcharhinidés, les Sphyrnidés, le grand requin blanc *Carcharodon carcharias* ou encore le requin tigre *Galeocerdo cuvier* [104]. En général et cela paraît évident, il s'agit de requins de grande taille qui chassent moins au cours de la journée mais visent des proies de plus grande taille.

Les céphalopodes sont aussi des proies largement appréciées. Ainsi, on trouve fréquemment dans l'estomac des requins pélagiques des seiches ou des calamars et dans l'estomac de requins plus côtiers plutôt des pieuvres. Les espèces de requins benthiques tels que les Scyliorhinidés, les Triakidés ou bien encore les Heterodontidés se nourrissent plutôt de mollusques. Enfin, si les requins de grands format se nourrissent de grandes proies, ils ne rechignent pas à consommer des crustacés en grande quantité. C'est le cas de certains Carcharhinidés, des requins marteaux ou encore des platnez [18].

D'autre part, de manière plus occasionnelle, on retrouve dans l'estomac du requin taureau *Carcharhinus leucas*, du requin tigre *G. cuvier* et du grand requin blanc *C. carcharias* des vertébrés qui ne sont pas des Téléostéens. Ainsi, les oiseaux peuvent représenter une grande proportion des proies ingérées par le grand requin blanc. Pour le requin tigre, ce seront plutôt des reptiles tels que des tortues ou des serpents en relation avec le milieu d'algues dans lequel il chasse ([54], [83], [103]).

L'image de la guerre entre les requins et les dauphins, bien que non unique, est amplement justifiée et il n'est pas rare de retrouver des mammifères marins dans l'estomac de grands requins blancs ou de requins tigre mais aussi chez des Carcharhinidés, des Hexanchidés ou encore des requins dormeurs du genre *Somniosus* [53].

Finalement, il existe un autre type de régime alimentaire déjà évoqué plus haut que l'on pourrait presque qualifier de « parasitaire » utilisé par *Isistius brasiliensis* et de manière moins assurée par *I. plutodon* qui consistent à arracher des morceaux de chair directement sur des proies de grand format tels que thons, dauphins, baleines ou même des calamars grâce à la morphologie spéciale de leurs dents et de leurs mâchoires [68].

De manière plus périphérique, il faut évoquer les différences de régime qui apparaissent chez des individus de même espèce mais de différente taille, en fonction des sites géographiques mais aussi des différentes saisons. Ainsi, les changements alimentaires ontogéniques, qui sont universels au sein du règne des poissons, sont expliqués par le fait que

les individus en grandissant connaissent des évolutions de leurs habitat, de leurs performances physiques et notamment de la vitesse de nage, de la taille de leurs mâchoires et de leurs dents, de leurs besoins énergétiques ou encore de l'expérience à la chasse.

Ainsi, de nombreuses études rapportent que le régime surtout composé d'invertébrés dans les premiers stades de vie devient plus varié et fait entrer une part plus conséquente de proies de type Téléostéen. De manière concomitante, d'autres études montrent que la part d'Elasmobranches et de mammifères marins augmente. Il faut cependant mettre un bémol à ces informations car un certain nombre d'études montre au contraire qu'il n'y a pas de changement ontogénique concernant le régime alimentaire [18].

Des changements alimentaires sont aussi souvent rencontrés en fonction des sites géographiques. Ainsi, les régimes de requins tels que *Squalus acanthias*, *Prionace glauca* ou encore *Carcharhinus plumbeus* sont en fait remaniés en fonction de l'océan où ils se trouvent (Atlantique, Pacifique ou Indien). Le régime peut même être profondément changé pour certaines espèces comme cela a été montré pour le requin tigre *G. cuvier* à travers le monde [83] ou même être modifié alors que les sites géographiques sont très proches comme le montre Cortès et Gruber en 1990 pour le requin citron *N. brevirostris* [32]. Ces informations semblent tout à fait corrélées à la diversité des proies retrouvées dans certaines régions maritimes et à l'apparente facilité à changer de régime dont fait preuve la plupart des requins.

D'autres variations interviennent entre individus en fonction du sexe, qui pourraient être dues à la différence de taille entre mâles et femelles et à la ségrégation sexuelle souvent retrouvée pendant au moins un stade de la vie des requins. De la même manière, les variations saisonnières de l'alimentation de certaines espèces de requins sont à mettre en relation avec la migration de ces derniers ou bien de leurs proies. Ainsi, en 1982, Stillwell et Kohler montrent que chez le requin mako *Isurus oxyrinchus*, le rapport céphalopodes / poissons s'inverse quasiment entre l'été et l'hiver [117].

#### **d) Calcul des besoins**

En fait, lorsque l'on regarde toutes les informations données précédemment, il paraît indispensable et néanmoins malaisé de calculer la ration quotidienne ingérée par chaque espèce de requin afin de pouvoir les comparer entre eux lorsque cela est biologiquement possible et surtout pouvoir connaître le rôle joué par les requins au sein de l'écosystème marin.

Les besoins quotidiens vont dans ce chapitre être rapprochées de la ration quotidienne bien que ces deux entités soient légèrement différentes en réalité. En effet, la ration ingérée en une journée est parfois supérieure aux besoins réels et inversement, les besoins peuvent ne pas être comblés quotidiennement. Cependant, dans un souci de simplification pour une telle catégorie d'animaux, ces deux indices seront interprétés comme équivalents.

La ration quotidienne est la quantité moyenne de nourriture ingérée en une journée par les individus d'une population. On l'exprime en général en pourcentage du poids moyen du corps. S'il est si difficile d'obtenir cette information, c'est pour deux raisons bien distinctes : d'une part, les requins ne se nourrissent pas quotidiennement et rarement dans les mêmes

proportions et d'autre part, les méthodes de calcul ont toutes des lacunes ne permettant qu'une approximation des besoins [137].

En effet, il existe deux types de méthode : la première est l'étude des estomacs de poissons pêchés et la connaissance de la dynamique d'évacuation de chaque type d'aliment dans l'estomac tandis que le second modèle ou modèle bioénergétique prend en compte les autres facteurs bioénergétiques que sont la croissance, le métabolisme, l'excrétion et l'égestion. En ce qui concerne le premier modèle, peu d'études montrent si ce mode de calcul est applicable aux Elasmobranches et plus particulièrement aux requins et Cortès, en 1997, montre que peu de modèles identiques utilisés pour d'autres vertébrés terrestres sont applicables au mode de nutrition intermittent de la plupart des requins [34].

L'autre modèle ou modèle de laboratoire est basé sur une équation qui relie la consommation à des facteurs bioénergétiques tels que la consommation  $C$  est reliée à la croissance  $G$ , au métabolisme  $M$ , à l'excrétion  $U$  et à l'égestion  $F$  avec pour formule complète  $C=G+M+U+F$ .

Le problème de cette méthode est qu'il faut connaître ces facteurs pour chaque espèce de requin, ce qui demande un travail colossal. En fait, un facteur tel que  $G$  ne peut être calculé qu'en fonction d'autres sous-facteurs tels que l'énergie quotidienne nécessaire pour la croissance (en Joules par jour) multipliée par l'énergie équivalente au poids des tissus du requin (en Joule par gramme de requin). Ainsi, ce dernier sous-facteur n'est connu que pour deux espèces de requin *N. brevirostris* et *S. tiburo*. Par ailleurs, le facteur  $M$  ne peut être exprimée qu'en fonction de la consommation d'O<sub>2</sub> par exemple [18].

D'autres évènements peuvent venir remettre en question de tels résultats ; en effet, concernant le rythme de digestion et donc la quantité de fécès, il est important que les résultats fassent état de certains facteurs pouvant venir troubler ces fonctions. Ainsi, il n'est pas rare de retrouver dans le tube digestif de requins pêchés ou en captivité des proies en état de décomposition très peu avancé ou carrément intact alors qu'ils ont été ingéré plusieurs jours avant.

L'exemple le plus marquant est celui d'un grand spécimen de requin tigre qui a été placé dans un bassin du zoo de Sydney dans les années 1950 apparemment en pleine possession de ses moyens. Refusant de manger pendant les premiers jours, il régurgita quelques déchets divers avant d'accepter de manger de la viande de cheval qu'on lui proposait. Cependant, quelques jours plus tard, il la régurgita de manière identique. Il décéda au 23ème jour de captivité et l'autopsie révéla la présence dans l'estomac de deux dauphins d'1m20 totalement conservés [86].

Xavier Maniguet évoque la possibilité d'une digestion à deux vitesses par deux produits très différents : d'un côté, une sécrétion discontinue de sucs gastriques, véritable acteur de la digestion alimentaire et d'un autre côté, une conservation de certains aliments par une autre substance spéciale également sécrétée par la muqueuse gastrique [86]. Certes, les requins sont des animaux à sang froid et donc la décomposition est ralentie par rapport à d'autres animaux mais elle ne peut expliquer un tel état de conservation. Il y aurait dans ce cas une substance apparentée à du formol qui imprènerait les proies en dehors des épisodes de digestion proprement dit où seule la sécrétion d'acide chlorhydrique serait présente.

Malgré cela, des conclusions acceptables peuvent être retirées de ces différentes études et il en ressort que la plupart des requins possèdent des taux de nutrition largement inférieurs à ceux des autres poissons puisqu'il n'atteindrait que 3% du poids corporel total par jour au

maximum. De plus, la consommation des adultes serait nettement inférieure par rapport à celle des jeunes comme l'ont démontré Van Dykhuizen et Mollet en 1992 sur des requins *Notorynchus cepedianus* nourris à satiété en captivité [131].

### **e) La frénésie alimentaire**

Il existe une attitude particulière des requins dans le comportement alimentaire qui apparaît lorsque certaines conditions d'environnement sont réunies. Il s'agit d'une attitude très agressive que l'on aperçoit parfois dans certains documentaires animaliers nommée frénésie alimentaire où il semble que les requins soient insatiables.

En effet, au cours de cette période, tout objet vivant ou inerte qui passe à proximité de la bouche des requins est avalé sans discernement après avoir été découpé. Cette situation est déclenchée par la présence de plusieurs requins sur le même site avec un élément déclencheur, représenté par le requin le plus affamé, qui en général mord le premier associé à la présence en grande quantité de proies qui explique la stimulation de la compétition entre requins.

Beaucoup de requins au moment du début du festin n'ont pas faim mais l'excitation aidant, ils sont capables de se précipiter sur leurs proies avec autant de vivacité que les requins affamés, allant même jusqu'à s'entre-dévorer si l'un d'eux venait à se blesser.

Cette frénésie alimentaire n'est pas retrouvée chez les grands spécimens, ces derniers étant en général de grands solitaires mais bien chez des requins de petit format en moyenne moins de 2 mètres d'espèces qui ne sont pas nécessairement dangereuses. Cependant, un Allemand de 110 kilos fit les frais d'une telle hallali en république d'Afrique du Sud, victime d'un groupe de requins de moins de 2 mètres repêché quelques heures plus tard avec une cinquantaine de kilos en moins.

De manière plus commune, on retrouve ce comportement chez les requins peau bleue qui affectionne particulièrement le calmar. Pour la saison de frai, les calmars se regroupent par millions dans des endroits spécifiques tel qu'au large de Los Angeles. Les peaux bleues sont des inconditionnels de ces rendez-vous et nagent gueule ouverte au milieu des bancs de calmars. Seule la réplétion complète de l'estomac semble pouvoir arrêter une telle orgie et il n'est pas rare d'observer des individus dont la bouche est engorgée de calmars pendants de chaque côté. Certains vont même jusqu'à régurgiter une partie du contenu de leur estomac pour pouvoir recommencer aussitôt [13].

Un autre exemple est celui plus morbide des catastrophes maritimes ou aériennes qui sont parfois le théâtre de véritables charniers et dans lesquels des frénésies alimentaires de plusieurs heures sont notées ou suspectées [86].

## **2. Comportement alimentaire**

Il existe un rapport très étroit entre la place qu'occupent les requins en tant que prédateurs et leur stratégie alimentaire au sens large. Ici, il sera question de montrer quelques aspects des sites de chasse, du rythme et surtout de la stratégie au sens strict c'est-à-dire l'approche puis la capture qui est très différente en fonction des espèces de requins.

### a) Sites et rythme de chasse

Les requins sont surtout des prédateurs opportunistes bien que cette caractéristique puisse facilement être confondue avec de l'intelligence. En effet, les différentes études menées sur les victimes potentielles des requins montrent que les requins interviennent dans des habitats où la faune est abondante : dauphins *Tursiops aduncus* à Shark Bay [58], tortues *Chelonia mydas* (ou tortue verte) et tortue *Caretta caretta* à Shark Bay également (voir figure 37) [57] ou encore les pingouins *Spheniscus demersus* à Algoa Bay en Afrique du Sud [103]. L'exemple le plus marquant pour le grand public vient des scènes de documentaires animaliers tournées parfois aux Iles Farallon dans le comté de San Francisco où les grands requins blancs chassent les phoques et les éléphants de mer [78].

Figure 37 : Plaies de morsure de requins tigre sur deux tortues *Caretta caretta* ((a) amputation de la nageoire avant droite, (b) carapace et nageoire postérieure gauche endommagée) [57]



Quant au rythme de chasse, il est lui aussi directement lié la plupart du temps à la disponibilité des proies et les attaques s'arrêtent lorsque le taux d'échec au niveau des tentatives de prédation devient trop important. Cette dernière caractéristique peut être nettement notée avec les grands requins blancs qui chassent régulièrement à Seal Island en Afrique du Sud. En 2005, Aidan Martin et al. rapportent que les requins cessent toute activité prédatrice lorsque le taux de réussite de prédation passe sous la barre des 40% [2]. Ceci est à mettre en relation avec une auto-estimation de la dépense énergétique par rapport aux

bénéfices retirés, à l'image d'un système autorégulateur. Cependant, comme l'observait déjà Klimley en 2001 [76], les grands requins blancs passent plus de temps à patrouiller et chercher qu'à réussir à attraper une proie. La moyenne dans les Iles Farallon est de 5,84 attaques réussies pour 100 heures d'observation [11].

## **b) Approche et capture : différentes stratégies [89]**

Bien que les requins soient au sommet de la chaîne alimentaire, il leur est souvent difficile de se nourrir convenablement tant les proies dont ils se nourrissent se sont équipés de systèmes de défense qui les rendent inaccessibles pour de nombreux prédateurs. Ainsi, les requins ont développé au cours du temps des stratégies de chasse astucieuses et très différentes entre les espèces pour débusquer puis capturer et enfin ingérer les animaux composant leur menu. Loin d'être exhaustif, les différentes espèces seront évoquées en décrivant leurs techniques de chasse respectives.

De nombreuses espèces dont le requin bouledogue ou l'émissole se nourrissent de grands invertébrés dont la carapace est souvent armée tels que oursins, bivalves ou encore crabes et ont donc en conséquence une dentition adaptée pour broyer cet exosquelette rigide. De plus, l'émissole brune secoue sa tête pour démembrer les crabes qu'elles attrapent par les pinces avant de les manger afin de s'éviter de sérieux désagréments de blessures. Les morceaux de carapace sont régurgités plus tard parfois très longtemps après le repas.

Les requins nourrice quant à eux préfèrent d'abord assommer leurs proies et notamment les conques ou les clams géants avec leur museau avant d'utiliser la succion en augmentant la taille de leur bouche et de leurs cavités branchiales pour les déloger de leur coquille. Le requin *horn* est plus esthète et ne mord que la partie qui l'intéresse en sectionnant uniquement les tentacules de l'anémone de mer avant que ceux-ci ne se rétractent délaissant le reste du corps.

Si certains requins frappent à visage quasi découvert, d'autres utilisent le camouflage ou tout du moins la stratégie de l'attente (en anglais « sit-and-wait »). Les requins tapis tachetés possèdent des points, des bandes ou des lignes corporels qui leur permettent de se dissimuler dans le corail ou dans des algues. Pour encore améliorer cette ressemblance, ils possèdent des expansions de peau autour de la bouche comme des moustaches qui flottent dans l'eau et cassent la ligne générale du corps.

L'ange de mer de Californie s'enfonce dans le sable ou dans la vase et effectue une détente exceptionnellement rapide qui lui permet d'attraper à coup sûr toute proie de petite taille qui se situe dans un périmètre de 4 à 15 cm autour de la bouche [46].

Certains requins utilisent leur corps pour simuler une crypte ou une grotte dans le récif qui pourrait accueillir de nouveaux occupants. En effet, l'espace est un facteur limitant en milieu marin. De jeunes requins nourrice ont été observés tenant uniquement sur leurs nageoires pectorales formant ainsi une cavité sous leur corps qui peut être apparentée à un habitat agréable pour un coquillage ou un poisson.

Plus remarquable encore, les requins du genre *Isistius* ou certains requins chien de mer d'eaux profondes utilisent des parties bioluminescentes de leur corps, ressemblant au plancton ou à la seiche ou encore à la ligne d'écailles de certains poissons, pour attirer éléphants de mer ou cétacés et leur arracher une partie de chair au passage. De la même manière, le requin



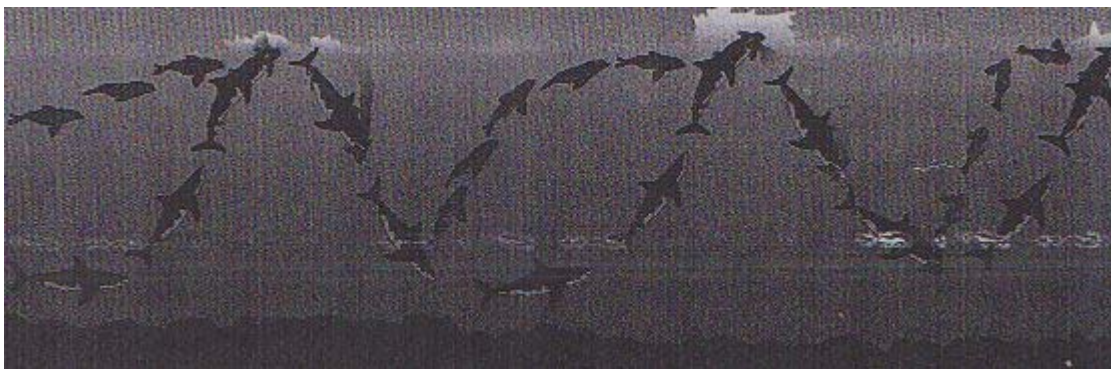
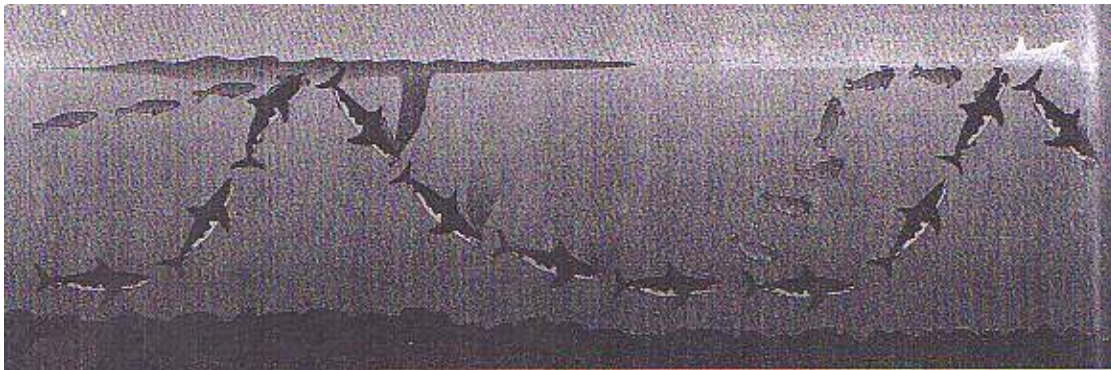
grande gueule attire le plancton directement vers sa bouche grâce à la ligne bioluminescente de cette dernière.

Mais lorsque l'on parle de stratégie d'attaque, il faut évoquer les attaques par surprise et notamment celles des plus grands requins ([76], [78],[104]). En général, en raison de leur nage silencieuse, la nuit ou dans des eaux troubles, il devient très difficile pour les proies potentielles de détecter la présence des requins. L'exemple le plus caractéristique est celui des grands requins blancs qui se nourrissent de pinnipèdes. Dans son étude aux Iles Farallon sur la côte Nord de la Californie, Klimley montre que les éléphants de mer ou phoques sont plus vulnérables que les lions de mer et que les jeunes le sont plus que les adultes (voir figure 38) [78]. Les jeunes seraient plus attaqués car ils sont moins expérimentés et surtout car ils sont moins vigilants. Les phoques sont quant à eux plus attaqués que les lions de mer pour deux raisons distantes.

La première est que la nage est assez différente entre ces deux espèces : si les lions de mer utilisent majoritairement leurs nageoires pectorales, les phoques utilisent en revanche plus volontiers leur queue pour se propulser. Or les grands requins blancs attaquent généralement par en dessous et par derrière mordant ainsi dans la partie postérieure du corps. Les phoques ne peuvent alors plus se déplacer même si la morsure ou le choc ne les ont pas encore tués tandis que les éléphants de mer ont encore la capacité de s'échapper. Les grands requins blancs ne reviennent d'ailleurs que quelques minutes après pour engloutir leur proie ensanglantée.

La deuxième est que les lions de mer se déplacent en groupes tandis que les phoques sont plus solitaires. Ainsi, ils multiplient leur chance de voir arriver un prédateur dans leur périmètre et peuvent prévenir les autres lions de mer à proximité. De plus, les phoques adoptent souvent un comportement paresseux dans l'eau et mettent volontiers la tête hors de l'eau tandis que les lions de mer gardent, à part pour respirer, la tête sous la surface et maintiennent toujours un contact avec leurs congénères. D'autres requins tels que le requin tigre, le requin nourrice ou encore certains requins tapis tachetés utilisent la surprise pour engloutir leurs proies.

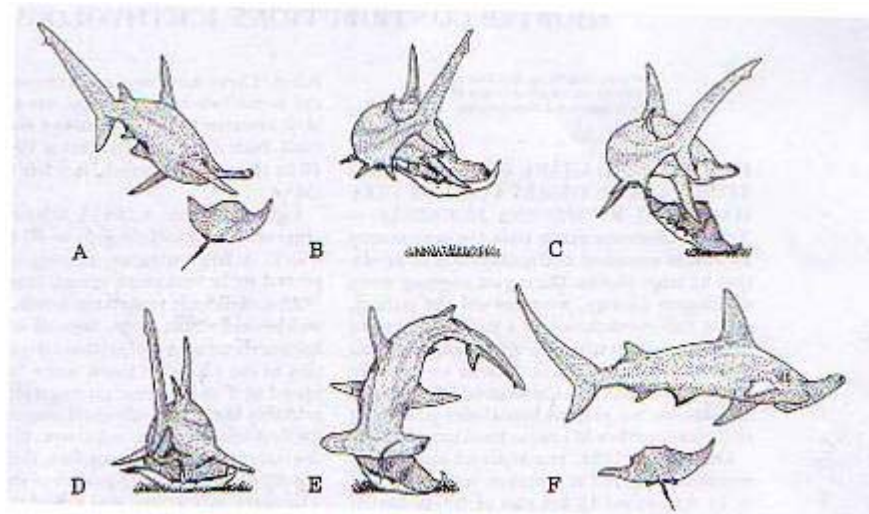
Figure 38 : Variations de l'attaque des grands requins blancs en fonction des proies disponibles (phoques ou éléphants de mer) [78]



Les requins ne sont pas connus pour être les plus rapides individus de l'océan mais certains sont capables de produire des accélérations fulgurantes qui leur permettent de miser sur une stratégie de poursuite. Le requin platnez, le requin taupe bleu ou encore les requins marteaux ont tous été déjà observés en train de pourchasser leur proie. Parmi ces requins certains utilisent leurs capacités de sprinter en relais d'une attaque par surprise : ainsi, le requin gris des récifs est connu pour surgir des profondeurs juste devant le corail avant de poursuivre les poissons avant qu'ils ne trouvent refuge dans le récif corallien.

La technique la plus élaborée est sûrement utilisée par le grand requin marteau dont l'un des mets favoris est la raie ([20], [123]). Ainsi, une observation a été faite près de l'île de Bimini d'un grand requin marteau pourchassant une raie pastenague : après avoir couvert la distance qui le séparait de cette dernière (A), le grand requin marteau frappa la raie contre le sol à l'aide d'un coup de l'avant de sa tête ((B) et (C)). Sonnée par le choc, la raie vint cogner contre le sol et le requin vint lui asséner un deuxième coup. Tout en la maintenant contre le sol avec sa tête, il pivota alors pour mordre très largement la nageoire pectorale gauche ((D) et (E)). Avant que la raie ne puisse trouver un refuge, il vint mordre violemment la nageoire controlatérale (F). La raie ne pouvant plus bouger, le grand requin marteau sembla alors s'amuser avec sa proie et décrivit des cercles autour d'elle pendant 24 minutes avant de venir d'abord lui arracher un morceau de la tête puis les autres morceaux de l'animal en plusieurs fois [20] (voir figure 39).

Figure 39 : Technique de prédation spéciale du grand requin marteau sur la raie pastenague [20]



Plus ludiquement, un requin taupe bleu d'1m50 de long poursuit plusieurs fois et pendant de longues minutes un jeune requin peau bleue de 80 cm de long, l'engloutissant même plusieurs fois et le rejetant immédiatement. L'explication de ce rejet la plus logique est que le jeune requin peau bleue n'émettait pas de stimuli gustatifs à la hauteur des stimuli olfactifs pour le requin taupe bleu.

Beaucoup de proies se cachent dans les récifs ou dans le sable à proximité pour éviter des rencontres désagréables avec des requins. Cependant, certains requins comme le requin épaulette ont évolué physiquement pour atteindre ces proies cachées. Ainsi, un corps allongé et fin associé à des nageoires pectorales très musculeuses lui permettent d'entrer dans le récif corallien et dans les crevasses des récifs.

Comme les requins épaulette, le grand requin des récifs à pointes blanches est un expert dans l'extraction des proies des crevasses. C'est le plus sinueux des requins de la famille des Carcharhinidés. A la tombée de la nuit, ils plongent violemment la tête dans les crevasses des récifs à la recherche de pieuvres ou de poissons endormis. Se contortionnant et tournant à l'intérieur des trous, ils sont parfois capables de trouver un chemin à, travers le récif et de ressortir par une autre crevasse.

Cependant, tous les requins n'utilisent pas la flexibilité de leur corps pour atteindre les proies cachées dans les récifs. Ainsi, un requin nourrice de 3 mètres a été vu en train de détruire un récif corallien estimé aux alentours de 500 kgs de poids en utilisant son corps comme levier pour attraper un poisson qui s'y était caché.

Les requins de Port Jackson pompent l'eau et le sable par leur bouche et le filtrent à travers leurs branchies pour déloger les mollusques et les crustacés qui s'y seraient cachés tandis que le requin épaulette plonge carrément la tête dans le sable et repère ces proies par les chémorécepteurs nasaux [60].

Les requins marteaux utilisent une technique légèrement différente. La nuit, ils sondent le sol lentement en nageant à quelques centimètres du sol. Lorsqu'ils détectent un poisson caché dans le sable, ils tournent en cercle autour de la zone ou décrivent des figure en

huit. Se rapprochant alors du sable, ils ouvrent leur mâchoire inférieure et dégagent le poisson de sa cachette.

Parmi les stratégies utilisées, il en existe qui peuvent paraître moins courageuses que d'autres. Ainsi, certains requins comme les requins scie ou bien le requin renard se nourrissent notamment sur des groupes de jeunes individus qui se réunissent pour s'assurer une meilleure protection. Le requin renard utilise sa longue queue effilée pour d'abord rassembler puis fouetter et assommer le groupe de jeunes poissons [26].

Les requins océaniques nagent, gueule ouverte à travers les groupes de poissons dont sont en train de se nourrir les thons. Il arrive même que des thons inattentifs nagent directement dans la gueule des requins en poursuivant les poissons. Les requins pointes noires ou les requins peau bleue [59] rassemblent les bancs de jeunes poissons en utilisant la même technique, gueule béante. Quand le banc est rassemblé près de la surface, les requins pointes noires se catapultent souvent hors de l'eau bouche ouverte et retombent souvent à plat selon l'axe longitudinal de leur corps afin d'assommer les derniers poissons.

Certains requins, pour encore augmenter leurs chances de prédateur, sont prêts à sortir de leur milieu naturel. Ainsi, les requins tigre qui se nourrissent principalement de tortues de mer se concentrent dans des zones où ces proies ont l'habitude de nicher. Ils surprennent leur victime en sortant de l'eau et en allant capturer la tortue directement sur le sable. Une étude a même décrit un requin tigre poursuivant un dauphin jusque sur le sable [83].

Les grands requins blancs sont aussi réputés pour pouvoir sortir largement de l'eau et capturer les phoques ou les lions de mer posés sur les rochers près de la surface. Ce comportement est nettement visible dans les activités touristiques de « shark feeding » où certains grands requins blancs attrapent des morceaux de viande suspendus largement au dessus de la surface de l'eau [12].

La stratégie la plus incroyable est celle de l'émissole tachetée qui se nourrit de crabes semi terrestres qui vivent sur les bancs de vase ou de sable des estuaires et des baies. Les requins se propulsent hors de l'eau et sont même capables de poursuivre sur quelques dizaines de centimètres les crabes qui leur auraient échappé avant de ramper vers l'arrière pour rejoindre l'eau.

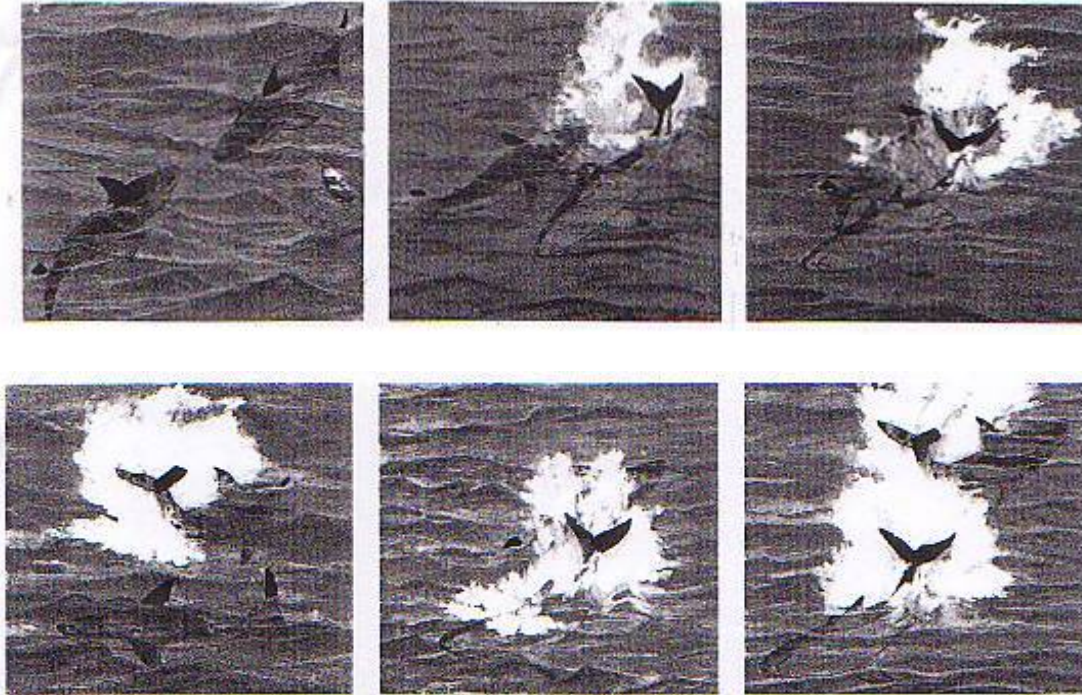
Enfin, bien que les grands requins soient surtout des animaux solitaires, il peut exister une coopération entre individus d'une même espèce ou carrément d'espèces différentes. Les requins taureau coopèrent souvent pour rassembler des bancs de poissons dans des eaux peu profondes avant de les attaquer ensemble. Les requins platnez sont connus aussi pour chasser les lions de mer en groupes [40].

En revanche, même si des observations d'attaques communes peuvent être rapportées en ce qui concerne les grands requins blancs, il n'a jamais été démontré que l'approche d'un premier requin dans une direction tandis qu'un autre en profitait pour attaquer du côté opposé était un coup du hasard ou une véritable stratégie de prédation.

Cependant, bien que n'étant pas une technique de chasse particulièrement élaborée, l'opportunisme est souvent de rigueur chez les grands requins. Il n'est pas rare que de grands requins blancs accompagnent le trajet des pêcheurs à la baleine, ces derniers se servant largement en viande sur le chemin du retour au port.

Par ailleurs, lorsqu'un grand requin blanc vient d'attraper un phoque ou un éléphant de mer, d'autres requins blancs viennent souvent essayer de disputer un morceau ou la totalité de la proie provoquant une joute de mouvements de queue et d'éclaboussures qui déterminent lequel consommera la proie [78] (voir figure 40).

Figure 40 : Joutes de coups de queue (ou *tail-slapping*) entre deux requins blancs après obtention d'une proie par l'un d'eux [78]



### c) Efficacité

Il n'existe pas d'étude qui permet de définir quel est le pourcentage de réussite pour toutes les espèces de requins en dehors de l'étude sur les grands requins blancs de Aidan Martin [2]. Il apparaît donc très difficile de déterminer si les requins sont les plus grands prédateurs du milieu marin. En effet, le plus grand prédateur devrait être celui qui a le moins d'échecs par rapport au nombre de tentatives de prédation. Même s'il manque de nombreuses données, il paraît possible que ce rôle soit tenu par un petit poisson.

Ainsi, au-delà de leur apparence de maîtres des mers, les requins sont des poissons obligés de s'adapter voire de changer pour pouvoir assurer leurs besoins quotidiens allant même jusqu'à jouer les charognards, technique proche de 100 % en terme d'efficacité.

### d) Conclusions

Les requins utilisent de nombreuses techniques pour assurer leur nutrition. Mais loin d'obtenir la totalité des proies qu'ils pourchassent, leur régime alimentaire n'en est que plus hétéroclite. En dehors des périodes de frénésie alimentaire, les requins ne se nourrissent pas quotidiennement pouvant même assurer des jeunes relativement longs.

Obligés très souvent de rivaliser d'ingéniosité, ces « monstres » sont surtout des prédateurs opportunistes tirant profit de la moindre erreur de la part de leurs proies et utilisant au maximum leurs capacités physiques et biologiques comme la conservation de proies au sein de leur estomac.

### **3. Impact de la prédation des requins sur leur environnement**

En tant que prédateurs situés en haut de la chaîne alimentaire, les requins sont souvent vus comme des composants critiques des écosystèmes marins, régulant peut-être les populations de proies et la structure de ces communautés. En réalité, peu d'études existent sur le sujet et leur importance est aujourd'hui bien plus basée sur des suppositions que sur des résultats.

Lorsque l'on prend un écosystème dans sa totalité, il existe deux manières dont un prédateur peut venir influencer cet écosystème. D'une part, il peut jouer une force régulatrice sur la densité des autres populations soit directement par la mortalité qu'il inflige à ces proies (effets directs de densité) soit par la mortalité qu'il inflige aux prédateurs ou compétiteurs de ces mêmes proies (effets indirects de densité).

D'autre part, il peut exercer une force en influençant le comportement des autres occupants de l'écosystème qui vont adopter un comportement d'« antiprédation » ou d'évitement du prédateur. Comme pour les effets de densité, ces effets de comportement peuvent être directs, effet d'évitement du prédateur, ou indirects, effets sur les proies ou les compétiteurs de ces mêmes espèces [18].

Aujourd'hui, il apparaît que les effets de comportement antiprédateur sont plus importants ou au moins aussi importants que les effets de densité dans de nombreux écosystèmes [80]. En effet, la mortalité par effet direct va certes entraîner la mort d'un certain nombre d'individus mais par effet compensateur, les individus restants vont avoir tendance à plus grossir et aussi à plus se reproduire amenant à un maintien du nombre d'individus au final. Par contre, les comportements d'antiprédation, qui entraînent une désertion des habitats à haut risque mais aussi à haut rendement en productivité, sont souvent adoptés par une population entière ou en tout cas par une large part de cette dernière et amènent à une situation où l'accès à la nourriture est moins facile et où le potentiel de reproduction diminue.

Pour discuter des effets de densité directs et indirects des requins, il faut s'appuyer sur des études qui concernent d'autres animaux et cela a notamment été fait pour les phoques et les dauphins dans plusieurs endroits dans le monde. Cependant, il est difficile d'estimer les effets de la prédation des requins sur des populations de proies en mesurant uniquement le taux de cicatrices ou de blessures de ces populations, ce qui est souvent le cas en ce qui concerne les études sur les phoques. Bien que ces informations ne soient pas dénuées d'intérêt, elles introduisent un biais préjudiciable [8].

Les études sur les différentes espèces de phoques montrent des résultats presque opposés en fonction du site géographique. Ainsi, à Sable Island, les requins semblent avoir joué un rôle critique dans le déclin de la population des phoques communs. En effet, les attaques de requins ont nettement augmentées et elles semblent toucher dorénavant toutes les

classes d'âge. La prédation expliquerait la diminution de 50 % de la diminution du nombre de petits entre 1995 et 1997. En revanche, les phoques gris ne semblent pas touchés par la prédation des requins car elle semble extrêmement basse relativement à la production de petits et les adultes se défendent mieux que les phoques communs adultes.

Cette non affectation du nombre de phoques gris poserait même problème au Canada. En effet, l'étude de Brodie et Beck en 1982 montrait une augmentation du nombre de phoques par diminution du nombre de leurs prédateurs et notamment des grands requins. Or le phoque gris est le principal vecteur dans le cycle du ver de la morue *Phocanema decipiens*, qui infestent de nombreuses espèces de poissons les rendant moins commercialisables [10].

Au Natal, en Afrique du Sud, entre 10 et 19 % des dauphins *Tursiops aduncus* montrent des cicatrices de morsure et la mortalité annuelle par les requins est estimée à 2,2 % de la population. Ailleurs dans le monde, pour des espèces de dauphins de plus petit format, la mortalité pourrait atteindre un taux plus élevé. Parallèlement, le sex-ratio des attaques semble être différent pour de nombreuses espèces et chez les dauphins, les mâles présentent généralement plus de blessures que les femelles [58].

Comprendre le rôle exact joué par les requins dans la régulation des populations de proies peut être très difficile en raison de la mobilité des proies et des requins eux-mêmes. Même s'il est souvent admis que l'impact est important, dans certaines situations, il paraît y avoir peu d'effet direct. Ainsi, les requins taupe bleu, qui apprécient particulièrement un poisson, le tassergal, ne semblent pas avoir un impact significatif sur les populations de ces derniers consommant entre 4 et 14 % de la biomasse disponible entre Cape Hatteras et Georges Bank au Nord de la Californie [117].

Pour certaines espèces comme les dauphins, la probabilité d'être tuées par un requin est finalement assez faible [104]. En revanche, cela ne signifie pas que ces espèces ne sont pas influencées par les requins bien au contraire [56]: ce sont les effets de comportement d'antiprédation directs et indirects. Ainsi, à Shark Bay, il est rare de retrouver des dauphins *Tursiops aduncus* dans l'estomac des requins tigre mais l'habitat de ces dauphins est grandement influencé par leur présence.

Ainsi, Heithaus et al. en 2002 montrent que lorsque les requins sont absents les mois d'hiver, les dauphins répartissent leur temps entre des eaux peu profondes (qui sont les plus productives pour eux) jusqu'à des eaux plus profondes en fonction de l'abondance de nourriture. Lorsque les requins reviennent dans les eaux peu profondes très chargées en algues de Shark Bay les mois d'été, les dauphins sont contraints à rester dans des eaux plus profondes de moindre productivité mais aussi plus sûres. En théorie, la population obligée de trouver de la nourriture dans ces eaux de moindre productivité pourrait être ainsi régulée par effet direct de comportement d'antiprédation les mois d'été ([55],[56]).

En ce qui concerne l'effet indirect de comportement, un changement chez une espèce appelée l'initiatrice cause une réponse comportementale d'une seconde espèce appelée la transmettrice, qui implique une troisième espèce appelée réceptrice. Ainsi, en reprenant l'écosystème marin de Shark Bay, les requins tigre représentent une espèce transmettrice de premier plan entre leurs proies les plus communément attaquées que sont les dugongs et les serpents de mers et des proies plus occasionnelles comme les dauphins. Dans cette chaîne, l'absence relative de serpents de mer et de dugongs les mois d'hiver explique l'absence parallèle des requins tigre et la présence des dauphins *Tursiops aduncus*. Cette effet indirect peut d'ailleurs être élargie aux populations de poissons téléostéens vivant dans les eaux peu

profondes et chargées en algues qui profitent de la diminution de la pression de prédation par les dauphins les mois d'été.

Heithaus et al. estiment que, bien que cet effet indirect soit difficile à observer, il est très probable qu'il soit très souvent présent dans les écosystèmes marins et que les requins puissent y jouer les trois rôles d'initiateur, de transmetteur et de récepteur [55].

Les requins sont souvent cités comme des prédateurs de premier ordre jouant certainement un rôle très important dans la dynamique des communautés marines. Néanmoins, se situer à un niveau trophique élevé ne signifie pas forcément jouer un rôle critique dans un écosystème ; pour jouer ce rôle, il faut que le prédateur influe grandement sur cette communauté par des effets indirects qui sont disproportionnés par rapport au nombre d'individus présents.

En fait, il est quasiment impossible de tester les conséquences de la prédation des requins sur les communautés marines en raison de la nécessité d'expérimentations obligeant des manipulations. Des modèles d'écosystèmes ont été utilisés pour obtenir des informations concernant le rôle des requins dans les communautés marines mais les résultats obtenus sont divers et sont très dépendants de la communauté modélisée. Plusieurs biais sont imputables à ces modèles. Le premier est qu'ils considèrent le système comme complètement clos et que donc tous les transferts d'énergie se font à l'intérieur du système ; or il n'est pas rare que des espèces en sortent, même sporadiquement. Le second est que le système considère que les régimes alimentaires sont fixes, ce qui nous l'avons déjà vu est rarement le cas. Enfin les modèles d'écosystèmes ne prennent pas en compte les interactions comportementales qui pourtant conditionnent les interactions trophiques (cf comportement d'antipredation).

Kitchell et al. en 2002 montrent notamment qu'en créant un modèle d'écosystème du Pacifique Nord, les requins, dont le requin peau bleue, les requins de la famille des Lamnidés et les requins de la famille des Carcharhinidés ne sont pas des espèces « clé de voûte » [74]. En réalité, la diminution significative de la population de requins n'aboutit pas à des effets écologiques marqués en raison du faible taux de nutrition et du taux relativement lent de renouvellement. Kitchell et al. montrent même que ce sont les thons qui occupent la place de prédateur le plus important dans le Pacifique Nord.

Stevens et al. montrent en revanche plutôt le contraire [115]. S'appuyant sur Ecosim, logiciel de simulation d'écosystème marin, ils démontrent que les requins ont souvent un rôle critique dans différents endroits du globe. Les requins du premier modèle, modèle de la zone du Nord-Est du Venezuela, sont des requins de petite taille comme *Mustelus canis*. La diminution de leur population provoquerait des changements majeurs chez les autres composants de l'écosystème et pas nécessairement chez des proies de ces requins.

Le modèle océanique de l'Alaska Gyre comprend des requins *Lamna ditropis* qui semblent avoir une large influence sur cet écosystème.

Enfin, le dernier écosystème modélisé est celui des hauts-fonds de French Frigate des îles hawaïennes du Nord-Ouest. Deux types de requins sont introduits dans ce système séparément. Les requins du genre *Carcharhinus*, requins de récifs, n'ont pratiquement pas d'effet sur cet écosystème tandis que les requins tigre semblent entraîner des changements spectaculaires de la biomasse. Ces derniers résultats sont à minorer légèrement car d'une part, les requins tigre se nourrissent de proies ne faisant pas partie de l'écosystème sur ce site



et d'autre part, leur régime alimentaire est hautement adaptable en fonction de l'abondance de proies et est nettement corrélé à la présence d'oiseaux de mer comme les jeunes albatros, qu'ils vont parfois pourchasser bien au-delà de l'atoll [129].

Il paraît logique que les requins se nourrissant de proies connues pour tenir un rôle critique dans la structuration des communautés vont, parallèlement, jouer un rôle disproportionné dans l'établissement de cette structuration. Par exemple, les tortues de mer sont connues pour grandement influencer les communautés benthiques et les cycles de détritiques produits par ces espèces. Donc les requins qui se nourrissent de tortues de mer vont avoir un effet marqué sur les dynamiques de populations de ces communautés. Là encore, le modèle des hauts-fonds de French Frigate en est la parfaite représentation puisque les requins des récifs se nourrissent principalement de poissons des récifs, dont la régulation n'est pas dominée par la prédation tandis que les requins tigre qui se nourrissent de tortues de mer jouent un rôle majeur dans cette dynamique de communautés.

Enfin, il faut parler de la prédation poussée à son maximum dans ces écosystèmes modélisés où l'on retrouve du cannibalisme. Kitchell et al en 2002 montrent d'ailleurs que même si les requins ne représentent que 1 % du régime alimentaire des autres requins [74], une diminution de la population d'une espèce de requin entraînerait une redistribution des rôles de chaque population en tant que proie ainsi qu'en tant que compétiteurs d'autres espèces provoquant sûrement une augmentation du cannibalisme.

En conclusion, il faut préciser que le rôle écologique exact des requins est très nettement mal connu et est un des sujets aujourd'hui les plus étudiés. La seule évidence est que la population de requins de grande taille est en train de diminuer à travers le monde ; leur disparition complète engendrerait des dysfonctionnements importants dans les différentes populations marines qui pourraient aboutir à la disparition d'autres espèces de plus grande nécessité pour l'Homme [18].



## IV. LE REQUIN, VICTIME DE LA PREDATION

Les requins sont des prédateurs hors du commun mais ils n'en restent pas moins des poissons cartilagineux qui connaissent des dangers dans les océans [127]. D'autres prédateurs situés à l'apex de la chaîne alimentaire peuvent parfois se nourrir de requins notamment l'orque. Néanmoins, le plus grand prédateur des requins reste l'Homme qui pêche le requin de manière industrielle, que nous appellerons prédation directe, ainsi que par la pollution sans cesse grandissante dans le monde qui contamine la plupart des océans, que nous appellerons prédation indirecte.

### ***A. Le requin, grand prédateur parmi d'autres***

#### **1. Des ennemis naturels**

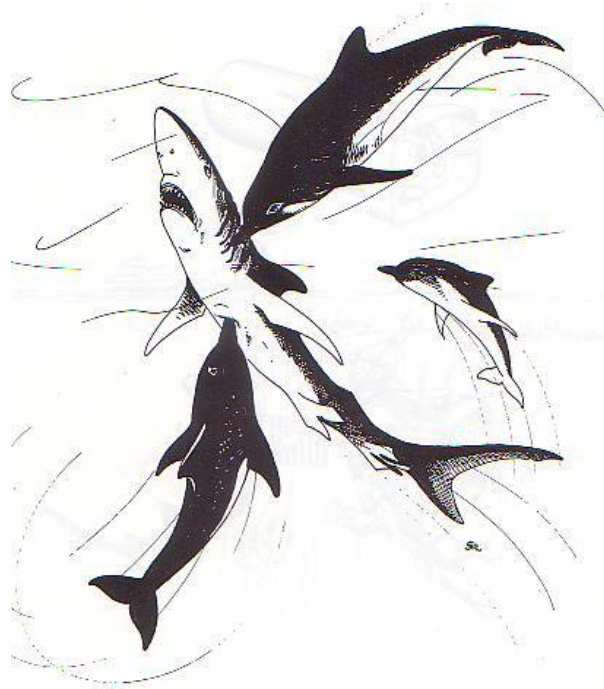
Bien que les requins ne soient pas souvent vus comme des proies potentielles, ils sont tout de même inclus assez souvent au menu d'autres espèces, pas forcément de grande taille, là encore contrairement aux idées reçues. Ainsi, des requins de petite taille ont déjà été retrouvés à deux reprises dans les estomacs de grands poissons téléostéens [68].

Cependant, les requins sont le plus souvent attaqués par des cétacés odontocètes et il n'est pas rare de retrouver des requins de petite taille dans l'estomac des dauphins ou chez des baleines à petites dents. Pourtant, le plus grand prédateur reconnu des requins, y compris les plus grands requins comme le grand requin blanc, est l'orque dont la prédation spécifique sera étudié plus spécifiquement (cf IV.A.2).

De nombreuses spéculations ont été faites sur des ennemis des requins sans que ces derniers soient nécessairement retrouvés dans leur estomac. Par exemple, les dauphins, lorsqu'ils se sentent menacés par rapport à leur habitat ou par rapport à l'abondance de proies, adoptent très souvent une attitude prédatrice envers les requins. Ainsi, ils peuvent pourchasser certains individus à plusieurs fonçant sur leur adversaire rostre en avant assénant ainsi des coups d'une rare violence dans l'abdomen (voir figure 41).

Souvent, les requins réussissent à s'enfuir mais on ne sait pas dans quelle condition ils ressortent de ce combat et on peut supposer que les coups assénés puissent être mortels à plus long terme par hémorragie interne. En effet, il ne faut pas oublier que le foie très vascularisé occupe une grande place dans la cavité abdominale et un traumatisme important sur cet organe peut facilement conduire à la mort différée de l'animal.

Figure 41 : Attaque simultanée des requins par les dauphins visant l'abdomen ou les ouies provoquant l'asphyxie [37]



Par ailleurs, un des prédateurs les plus redoutables pour l'Homme mais aussi le requin reste le crocodile qui est à l'origine de nombreuses attaques chaque année. Seules deux espèces sont considérées comme mangeuses d'hommes, le crocodile du Nil *Crocodylus niloticus* et le crocodile indo-pacifique *Crocodylus porosus*, auxquelles il faut ajouter l'alligator de Floride qui en revanche, prévient très souvent de son attaque par de nombreux avertissements. Ces prédateurs qui peuvent atteindre 7,5 mètres et plus de 1000 kilogrammes colonisent tous les milieux, allant de la pleine mer aux lacs intérieurs, et notamment les estuaires et les grands fleuves.

Le plus remarquable est que ces prédateurs occupent les mêmes aires géographiques et sont donc très souvent en conflit direct (Afrique du Sud, Floride, Australie). Par exemple, le fleuve Zambèze au Zimbabwe est réputé pour sa dangerosité entre les requins notamment le requin bouledogue (en anglais *Zambesi shark*) qui le remontent et les crocodiles du Nil qui y ont établis leurs nids. En Australie, dans les mangroves du bush ou au niveau des estuaires des grands fleuves, des affrontements violents entre ces mêmes requins bouledogue et les crocodiles indo-pacifiques éclatent très souvent au moment des marées montantes, moment d'intense activité alimentaire au sein des mangroves [86] (voir figure 42).

Figure 42 : Les plus redoutables ennemis des requins [37]

(hélice de bateau, Homme, diodon qui se gonfle et étouffe le requin, calamar géant, crocodiles, épaulard ou orque et dauphins)



## 2. Cas particulier des orques

L'orque ou épaulard est le seul mammifère marin capable de rivaliser avec les plus gros requins, en combat individuel, grâce à sa taille (plus de 9 mètres pour les mâles), son aptitude à sauter (parfois jusqu'à 5 mètres), sa rapidité (jusqu'à 15 km/h), sa mâchoire très puissante et ses dents massives et pointues [145].

La prédation des orques sur les requins a d'ailleurs été largement répertoriée et Fertl et al. en 1996 comptent au moins 6 espèces de requins retrouvées dans l'estomac de ces animaux [45]. Depuis cette période, d'autres attaques d'orques sur les requins ont été rapportées notamment en Nouvelle Zélande sur un requin renard *Alopias vulpinus* et sur un requin marteau commun *Sphyrna zygaena* [135].

L'attaque la plus incroyable a été perpétrée sur un grand requin blanc de 4 mètres au Sud-Est des Iles Farallon en Californie, pendant le mois d'Octobre [102], lieu de prédilection des grands requins blancs qui se nourrissent de lions de mer de Californie qui colonisent ces

îles. En fait, deux orques femelles de 6 mètres et 5 mètres croisaient ensemble au moment de l'attaque mais seule la plus petite femelle semble à l'origine de l'attaque.

Fonçant dans l'abdomen du requin, il semble que ce dernier soit mort sur le coup ou en tout cas plongé dans un état de catatonie totale lui permettant de le noyer car l'orque a ensuite transporté le corps de l'animal à la surface pendant environ une quinzaine de minutes sans qu'aucune goutte de sang ou de marque de morsure ne soit visible. Amenant leur proie plus au nord, les deux orques prélevèrent alors leur repas sur la carcasse environ 15 minutes après, la plus petite prélevant spécifiquement le foie qui avait été séparé du reste du corps.

Les habitudes et le régime alimentaire des orques en Californie sont peu connus. Il est courant de penser que les orques qui migrent se nourrissent plutôt de mammifères marins et d'oiseaux, les orques résidant sur place ou un peu plus au large mais toujours dans la zone plutôt de poissons et ils sont rarement présents au moment de l'automne. On sait en revanche que les grands requins blancs des Iles Farallon du Sud-Est se nourrissent de cétacés de petite voire de moyenne taille [81], ce qui pourrait expliquer cette absence malgré la présence concomitante de proies en abondance.

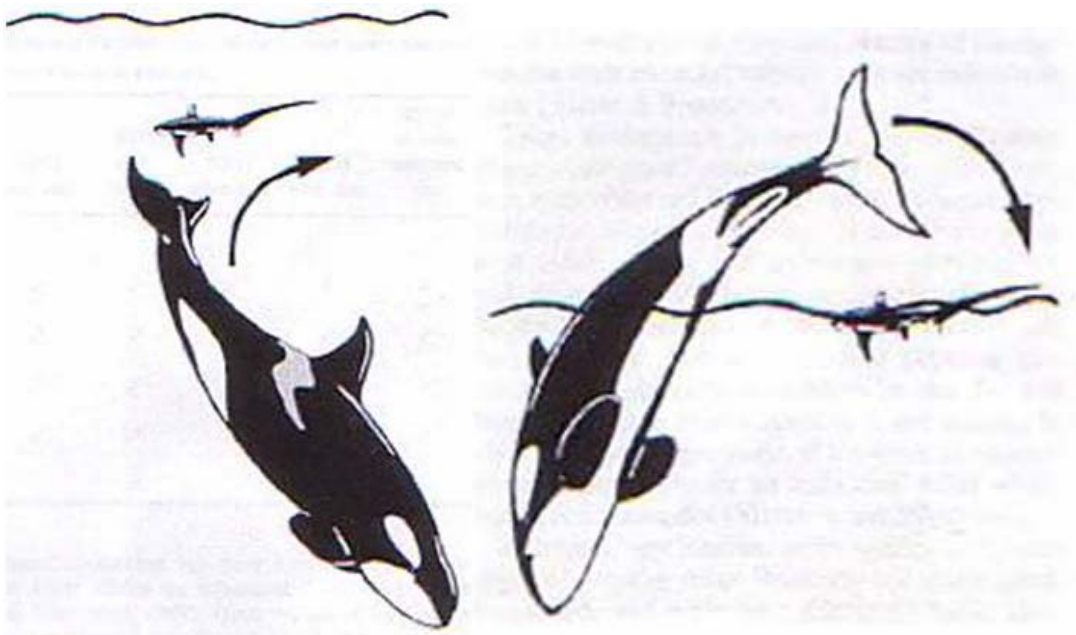
A la suite de cette attaque, la présence d'un requin blanc n'a été observée que 2 fois en 2 mois (entre le 4 Octobre et le 1<sup>er</sup> Décembre), ce qui représente une absence significative durant cette période, ne pouvant en aucun cas être mis sur le compte de la pénurie de proie. Pyle et al. spéculent sur le fait que les orques ont pu entraîner la disparition des requins blancs pendant cette période, les obligeant à vider les lieux.

Les techniques utilisées par les orques pour s'alimenter sont diverses [145] mais Visser en 2005 décrit une technique particulière utilisée par une femelle orque pour attraper un requin renard *Alopias vulpinus* à Manawaora Bay en Nouvelle Zélande [135]. L'orque n'attaque pas directement : il passe sous le corps du requin et exécute alors de nombreux mouvements rapides de queue très près du requin.

Entraîné vers la surface par la force du tourbillon d'eau ou « vortex » et complètement désorienté, le requin est alors percuté par la queue de l'orque qui a pivoté sur lui-même pour frapper violemment le corps du requin à la surface (voir figure 43). Alors complètement atone, le requin est ensuite démembré par le groupe d'orques avec lequel naviguait la femelle responsable de l'attaque.

Le requin marteau commun d'environ 1 mètre de longueur ingéré par le même groupe d'orques durant la même période a en revanche été chassé et attrapé à la course par l'un des mâles.

Figure 43 : Orque exécutant des coups de queue pour faire remonter le requin vers la surface puis l'assommer et le tuer [135]



La technique peut sembler un peu exagérée tant la différence de taille permettrait à l'orque de nager à la poursuite du requin et de le saisir dans sa bouche. Cependant, elle permet à l'orque de ne pas s'exposer à des dommages collatéraux pendant l'attaque : le requin pourrait se défendre et viser notamment les yeux des orques qui sont très vulnérables pendant des attaques de face. De plus, elle permet d'être sûr que le requin ne s'échappe pas jouant sur sa petite taille pour manoeuvrer plus rapidement un prédateur d'une telle envergure. Enfin, il peut y avoir une sorte de jeu dans la technique utilisée par l'orque bien que la courte durée entre le début de la prédation et la consommation de la proie (environ 8 minutes) soit plus en faveur d'une prédation motivée par la faim.

Ce qui est surprenant concernant la technique utilisée par l'orque avec le requin renard, c'est que c'est à peu près la même technique qui est utilisée par le requin renard pour s'alimenter de poissons, comme si l'ironie du sort voulait s'en mêler. En effet, ce dernier, grâce à sa longue queue effilée mais puissante, rassemble les poissons à la surface avant de les assommer par de violents coups de queue.

Cette technique peut d'ailleurs être rapprochée de « la technique du carrousel » utilisée dans la chasse aux saumons ou aux harengs, qui en revanche s'effectue à plusieurs. N'utilisant pas leur queue mais leur bouche pour créer des chapelets de bulles d'air, les orques forment ainsi des boules compactes de harengs qu'ils remontent progressivement jusqu'à la surface avant qu'à tour de rôle ils ne donnent des coups de queue ou *tail-slap* dans la boule, les autres orques maintenant la formation [145].

Au final, ce ne sont pas moins de 10 espèces de requins qui ont été décrites comme faisant partie du régime alimentaire des orques : *Cetorhinus maximus*, *Prionace glauca*, *Isurus oxyrinchus*, *Galeorhinus galeus*, *Alopias vulpinus* et *Sphyrna zygaena* mais aussi *Carcharodon carcharias*, *Sphyrna lewini*, *Carcharhinus amblyrhynchos* et *Notorhynchus*

*cepedianus*. Visser avançait déjà en 1999 que les orques de Nouvelle Zélande étaient spécialisés dans la recherche de proies Elasmobranches et notamment de requins [134]. En 2005, il précise, au vu des observations de terrain, que les requins de petite taille font régulièrement partie du menu des orques [135].

### **3. Cannibalisme interspécifique**

Comme déjà décrit précédemment, les plus grands requins se nourrissent d'autres requins et les requins bouledogue, les grands requins blancs, les grands requins marteaux et les platnez accrochent régulièrement d'autres requins à leur menu [18].

Mais il faut évoquer dans cette partie le cannibalisme intra spécifique qui arrive dans des situations provoquées (frénésie alimentaire) mais aussi dans des situations normales de prédation. Ainsi, dans certains endroits du monde, les adultes sont les plus grands prédateurs des petits et des jeunes requins de la même espèce. Ce comportement de prédation sur les plus vulnérables au sein de la même espèce a été montré chez *Sphyrna lewini* et chez *Carcharhinus leucas*.

Enfin, ce comportement pourrait être assez commun chez plusieurs espèces de requins comme le suspecte l'écosystème modélisé par Ecosim dans l'étude de Kitchell et al. en 2002 [74].

## ***B. L'Homme, principal danger***

S'il est un danger pour le requin, c'est bien l'Homme qui le représente [133]. En effet, cet autre géant des mers colonise toujours plus loin le milieu marin et donc entraîne des répercussions importantes pour les requins. De manière directe par la pêche qui est de plus en plus importante tant du point de vue quantitatif que qualitatif et de manière indirecte par l'industrialisation galopante dans différentes régions du monde qui provoque toujours plus de pollution pour le milieu marin.

### **1. La prédation « directe » de l'Homme ([43],[133])**

Souvent mésestimée et pourtant responsable d'un très grand nombre de morts de requins, la pêche au requin est aujourd'hui un véritable problème de société. Il en existe plusieurs types : industrielle, sportive ou encore dans un but protecteur ou expérimental. La pêche industrielle sera particulièrement développée notamment en raison du Plan d'action international pour la conservation et la gestion des requins ou PAI-requins qui date de 2001 et qui a été accepté par la plupart des pays dans le monde.

#### **a) La pêche industrielle**

##### ***(1) Généralités : espèces pêchées et pays pêcheurs***



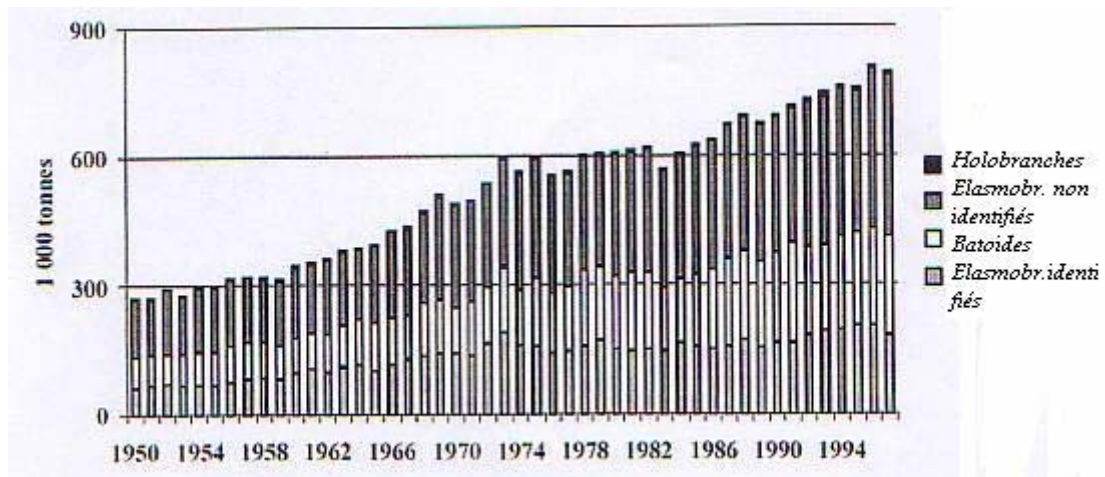
Il est très difficile d'être relativement précis en ce qui concerne le volume exact de poissons chondrichthyens pêchés à travers le monde bien que la FAO et notamment le rapport en relation avec le PAI-requins soit la source la plus exhaustive d'informations en ce qui concerne les pêcheries du monde entier [43]. Ceci est dû à plusieurs facteurs ; premièrement, seulement 100 espèces de requins sont rencontrées régulièrement dans les pêcheries de requins à travers le monde, ce qui ne représente même pas un quart des quelques 465 espèces de requins au total qui pour la plupart sont de petite taille et vivent en eaux profondes, ce qui pose un problème d'identification évident (les observations manquant).

Ensuite, les rapports nationaux avec les détails de chaque espèce de requin pêchée sont rares, les pays se contentant bien souvent de ne donner que le chiffre global de prises en mélangeant aussi les raies. Le plus souvent, on ne dispose que d'une estimation très souvent incorrecte du nombre d'animaux pêchés.

La FAO estime que les requins représentent un groupe mineur en terme de pêcheries. En 1997, ils représentaient seulement 0,65 % de la pêche commerciale et environ 0,85 % de l'ensemble des captures à travers le monde. Par contre, cette part est en constante augmentation et en 1997, ce ne sont pas moins de 181 900 tonnes de requins d'espèces identifiées qui ont été pêchées à travers le monde contre 59 700 tonnes en 1950, ce qui représente une augmentation très significative. Cependant, il faut noter qu'il y a eu une légère diminution par rapport à 1995 qui totalisait 203 100 tonnes de requins identifiés.

En effet, les chiffres les plus inquiétants concernent la catégorie « Elasmobranches non identifiés » qui a plus que doublé en moins de 50 ans avec 137 400 tonnes en 1950 contre 373 200 tonnes en 1997 (voir figure 44).

Figure 44 : Nombre de prises de Chondrichthyens dans le monde en milliers de tonnes entre 1950 et 1997 [43]



Ce sont les requins de la famille des Carcharhinidés et les chiens de mer qui sont les requins les plus pêchés, immédiatement suivis par les requins du genre *Mustelus*. En ce qui concerne les espèces identifiées, les volumes les plus importants sont rapportées pour *Squalus acanthias*, *Carcharhinus falciformius* et pour *Mustelus schmitti*. Là encore, il est délicat d'interpréter ces chiffres de manière certaine car de nombreux pays ignorent l'identification de certaines espèces pourtant sûrement pêchées par leurs bateaux [43].

Les espèces qui sont particulièrement visées par les pêcheries sont l'aiguillat commun, les émissoles, le requin soyeux, le requin océanique, le requin peau bleue, le requin sombre, le requin corail, le requin taureau, le requin renard, le requin pèlerin, le requin taupe bleu et le requin taupe commun.

L'aiguillat commun, qui est l'un des requins les plus communs de l'Atlantique, est le requin le plus pêché en raison du goût prononcé des Européens pour sa chair, notamment les Français et les Allemands. Les prises ont augmenté significativement de 22 200 tonnes en 1950 à 44 100 tonnes en 1997. Il y aurait pu avoir une stagnation de la pêche de ce requin durant les vingt dernières années car la zone Atlantique Nord-est a largement diminué la pêche de cet animal passant de 43 900 tonnes en 1987 à 13 900 tonnes en 1997. Cependant, durant la même période, la zone Atlantique Nord-ouest a multiplié par 8 le nombre de prises équilibrant la balance au niveau mondial.

Le requin taupe bleu est pêché car sa chair est considérée comme la meilleure. De plus, c'est un excellent combattant et il fait partie des requins que les pêcheurs sportifs apprécient en tant qu'adversaire.

Les requins taupe commun sont pêchés pour la qualité de leur chair depuis longtemps. Au début des années 1800, des rapports font état de pêche de ces requins par des pêcheurs scandinaves. Après avoir connu un pic de prises durant les années 1960 notamment par des pays du Nord de l'Europe (Norvège, Iles Féroé voire France), il est aujourd'hui beaucoup moins pêché et c'est le Canada qui depuis la fin des années 1990 est responsable du plus grand nombre de prises dans le monde.

Le requin pèlerin est le deuxième plus grand poisson du monde derrière le requin baleine. Remontant régulièrement à la surface, il s'expose à la pêche au harpon. Il est pêché pour son foie qui peut représenter 10 à 25 % du poids corporel, source intéressante de revenus pour les pêcheurs dans la vente pour la fabrication d'huiles. Aujourd'hui, il est en plus pêché pour la grande taille de ces nageoires.

Enfin, le requin peau bleue est malheureusement l'une des espèces les plus pêchées accidentellement notamment durant la pêche au thon ou à l'espadon à cause de ses stratégies de chasse. Il est souvent débarrassé de ses nageoires et rejeté à la mer en raison de la faible valeur de sa chair d'une part mais surtout à cause de la haute teneur en urée de son organisme qui lui donne un goût fort et une odeur d'ammoniac. Les pêcheurs qui n'ont pas toujours le temps de préparer les requins à bord risqueraient ainsi de contaminer les autres prises de la journée en les laissant côte à côte.

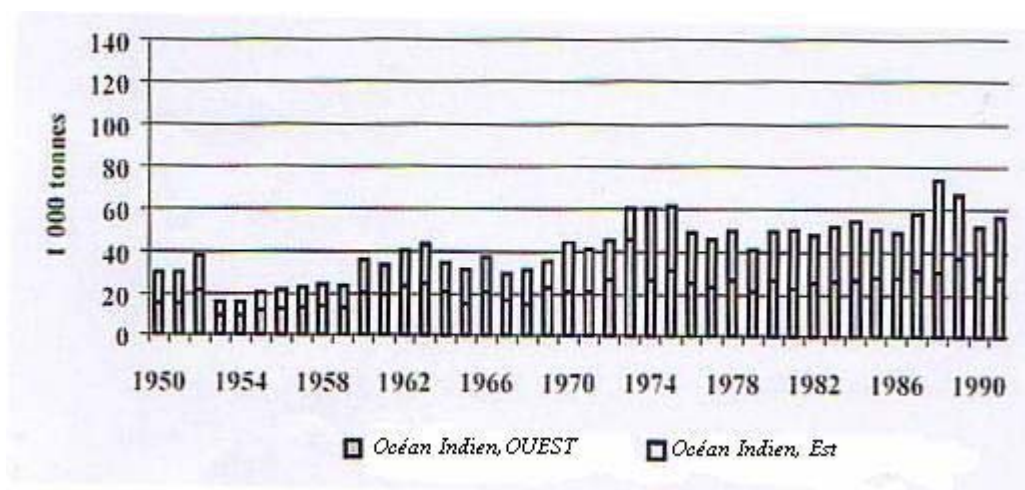
Contrairement à ce que l'on pourrait croire, ce ne sont pas les pays les plus industrialisés qui sont les plus grands pêcheurs de requins. Les résultats qui vont suivre font état de la pêche des Chondrichthyens dans le monde qui représentent un groupe plus large que le seul groupe des requins. Cependant, les requins représentant environ 60 % des pêcheries d'Elasmobranches, les résultats peuvent être confondus. En 1997, c'est l'Inde loin devant les autres nations qui est le plus grand pays pêcheur de chondrichthyens devant, dans l'ordre, l'Indonésie, le Pakistan, les Etats-Unis, Taiwan, le Mexique et le Japon.

Il faut rajouter les pays dont les pêches dépassent néanmoins les 10 000 tonnes (pêche significative) que sont l'Argentine, l'Espagne, la Malaisie, la France, le Royaume Uni, la

Nouvelle Zélande, le Sri Lanka, la République de Corée, le Brésil, la Thaïlande et les Maldives.

Pour venir souligner encore une fois les difficultés à obtenir des informations précises, le cas de l'Inde, pourtant plus grand pêcheur de requins dans le monde, sera traité dans sa globalité. L'Inde a toujours été une grande nation dans la pêche des Elasmobranches. Déjà en 1950, elle représentait 11 % de la production mondiale en termes de prises et en 1997, l'Inde a pêché 131 200 tonnes de requins, soit 16,6 % du total mondial (voir figure 45). Ce chiffre ne représente toutefois que 3,6 % du nombre total de prises de poissons en 1997, ce qui montre à quel point la pêche occupe une place primordiale dans l'économie indienne. Le problème réside dans la composition de ces prises puisqu'il n'est pas possible d'obtenir de détails ; l'Inde rapporte en effet toutes les prises dans une seule et même catégorie « Elasmobranches non identifiés ».

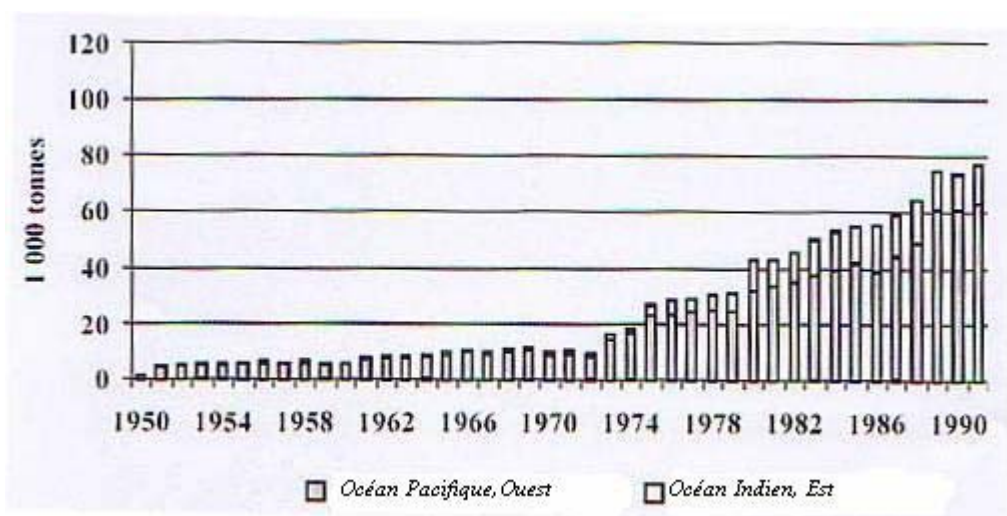
Figure 45 : Nombre de prises de Chondrichthyens en Inde en milliers de tonnes entre 1950 et 1997 [43]



Cependant, selon l'étude de Varma commandé par la FAO présente en annexe du rapport de Rome et intitulée *The Indian shark industry*, les requins occuperaient 70 % du total des Elasmobranches en Inde et plus de 20 espèces de requins seraient régulièrement pêchées notamment des requins de la famille des Carcharhinidés et des Sphyrnidés. Parmi les espèces pêchées, on trouverait entre autres le requin bordé, le requin à pointes noires, le requin tigre ou encore le requin marteau halicorne.

L'Indonésie est le pays qui a connu la plus grosse augmentation en ce qui concerne le nombre de prises passant de 1000 tonnes en 1950 à plus de 95 000 tonnes en 1997 représentant 12,1 % de la production mondiale (voir figure 46). Parallèlement, le Pakistan bien que restant à un rang élevé au niveau de la production mondiale a nettement diminué sa production depuis les années 1970 après avoir connu une pêche intensive entre 1950 et 1973.

Figure 46 : Nombre de prises de Chondrichthyens de l'Indonésie en milliers de tonnes entre 1950 et 1997 [43]



Avec l'Indonésie, ce sont les Etats-Unis qui connaissent la plus grosse augmentation passant de 2600 tonnes en 1950 à 40 400 tonnes en 1997 atteignant 5,1 % de la production mondiale cette année là. Le Mexique qui connaît une évolution similaire diffère des Etats-Unis par la conservation d'une pêche relativement artisanale dirigée vers de nombreuses espèces. Enfin, le Japon a été le plus grand producteur de pêche au requin en ce qui concerne le nombre de prises jusqu'en 1971 avec un pic dans les années 1950 à plus de 100 000 tonnes ce qui représentait 37 % des prises au niveau mondial. En 1997, elles ne représentent plus que moins de 4% de la production mondiale.

D'autre part, de nombreux pays parmi lesquels des pays en très forte voie d'industrialisation ne rapportent aucune prise de requins à la FAO. C'est le cas surprenant de la Chine. Bonfil, source principale de rapports pour la FAO, qui se base sur les exportations d'ailerons de requins depuis la zone de l'Asie du Sud-Est, estime pourtant qu'il existe une augmentation nette de la pêche au requin en Chine passant de seulement 100 tonnes en 1981 à environ 20 000 tonnes en 1991 [7]. Cependant, pour la CITES, le nombre de prises se situerait plutôt entre 4 000 et 7 000 tonnes par an. Enfin, un troisième rapport de 1996 écrit par Parry-Jones *Traffic report on shark fisheries and trade in the People's Republic of China* se rapproche plus du chiffre avancé par Bonfil avec une estimation de 22 500 tonnes de requins chinois pêchés [43].

**En conclusion**, plusieurs raisons laissent penser que les prises d'Elasmobranches à travers le monde sont largement sous-estimées. D'une part, les prises non désirées durant la pêche d'autres poissons et souvent rejetées à la mer sont rarement répertoriées ainsi que les prises à but récréatif (pêche à la ligne), alimentaire (de nombreuses populations ne vivent encore que de la pêche) ou les pêches artisanales qui ne passent par les réseaux commerciaux. Par exemple, aux USA, la pêche au requin de loisir pourrait représenter une part significative du nombre total de prises. Avec l'exemple de la Chine, on met l'accent sur la difficulté à établir un plan de gestion des stocks de requins et il est facile d'imaginer que de nombreuses espèces de requins soient en danger

## *(2) Des prises non désirées*

En plus d'être directement visés par diverse pêches commerciales ou de loisir à travers le globe, les requins sont aussi des victimes accessoires des pêcheries d'autres poissons comme le thon ou les espadons mais aussi de la pêche aux calmars ou à la crevette par exemple [143].

Ils sont souvent remis à l'eau et n'apparaissent pas dans les registres de pêche. Ce sont souvent la pêche au thon à la palangre au Japon, en Corée et à Taiwan qui sont responsables du plus grand nombre de prises accessoires bien qu'une fois encore comme les autres aspects de la pêche au requin, les documents disponibles soient peu nombreux et que de nombreux pays ne rapportent pas le nombre effarant supposé de prises accessoires ([4], [87]). Selon Bonfil [7], à la fin des années 1980, le nombre d'élastomobranches pris de manière non désirée était compris entre 260 000 et 300 000 tonnes dont la plus grande partie était composée de requins notamment le requin peau bleue (plus de 50 %) [7]. Il estime également que 80 % provenaient de pêches à la palangre.

La pêche au filet dérivant en haute mer arriverait en deuxième position dans le domaine des prises accessoires A la fin des années 1980, ce n'étaient pas moins de 20 000 requins peau bleue qui étaient pris chaque année rien qu'au niveau des pêcheries au filet dérivant de Californie et plus de 80 % des prises accessoires de cette technique de pêche à Taiwan étaient des requins.

Enfin, les chiffres les plus dramatiques sont ceux des animaux rejetés par-dessus bord durant les pêcheries. Toujours selon Bonfil, plus de 230 000 tonnes d'Elasmobranches seraient déchargées annuellement au cours de pêches en haute mer. Parmi ces déchargements, on ne sait pas combien de requins vont survivre. En effet, cela dépend de la manière dont ils ont été pêchés, des espèces en cause et si les nageoires leur ont été retirées avant de les remettre à l'eau, pratique couramment répandue. Dans la plupart des pêches aujourd'hui, les requins ne survivent pas au déchargement.

Quelques espèces peuvent survivre si elles sont attrapées à la palangre et si les pêcheurs les libèrent rapidement sans les blesser. Par le passé, l'estimation du taux de survie au déchargement était d'environ 2 requins sur 3 [5] mais l'augmentation de la demande et par la même occasion des prix pour les ailerons et les nageoires ont entraîné une augmentation du nombre de requins rejetés par-dessus bord après avoir été délesté de leurs nageoires les vouant à une mort certaine.

Cette pratique, d'abord effectuée par les pays asiatiques qui utilisent les ailerons et les nageoires dans une soupe très appréciée, a gagné progressivement d'autres pays générant des profits importants pour relativement peu d'efforts. Cette pratique que l'on pourrait juger barbare était néanmoins autorisée dans la plupart des océans du monde (sauf Canada, États-Unis, l'état d'Oman et l'Afrique du Sud).

Si l'on rapproche tous les chiffres les uns des autres et qu'on fait confiance aux estimations de Bonfil, ce ne sont pas moins de 1 350 000 tonnes de requins, batoides et chimères qui auraient été pêchés en 1991 soit environ 2 fois plus que les statistiques de la FAO pour cette année. Sachant que les informations concernant la pêche au requin ne s'est pas améliorée avec le temps, ce seraient environ 1,6 million de tonnes qui auraient été pêchées en 1997.

### *(3) Gestion et régulation des stocks*

En théorie, les états devraient conduire une évaluation des stocks et la documenter de manière exhaustive pour chaque espèce de requin importante capturée dans les pêcheries où elle est visée mais aussi réunir des informations sur les tendances manifestées par les pêcheries où les requins sont capturés accidentellement et rejetés ou non à la mer.

En fait, la dynamique des stocks halieutiques des requins ressemble plus à celle des mammifères marins qu'à celle des poissons Téléostéens en raison de caractéristiques biographiques proches de celles de ces mêmes mammifères. Lorsqu'il n'existe pas de données chronologiques sur les captures et sur les indices d'abondance des stocks, les populations de requins sont évaluées par analyse démographique ou par analyse du rendement par recrue qui ne prennent pas en compte la régulation dépendante de la densité. Cette dernière caractéristique suppose que le taux de recrutement est constant au cours du temps et donc indépendant de la taille du stock, ce qui n'est pas le cas la plupart du temps pour une population de requins.

Si ces données étaient facilement disponibles, il serait possible d'évaluer les populations de requins à l'aide de modèles de dynamique de la biomasse. Ces modèles appliqués pour les autres poissons osseux reposent sur l'hypothèse que le taux de croissance de la population réagit immédiatement à un changement de densité de la population et que le taux de croissance naturelle correspondant à une densité donnée est indépendant de la composition du stock selon l'âge. D'autres modèles appelés délai-différence paraissent plus avantageux pour les requins car ils prennent en compte quelques éléments surnuméraires de biologie.

Toutefois ni le modèle de dynamique de la biomasse, ni le modèle délai-différence ne semblent parfaitement adaptés aux requins car ils ne peuvent traiter toutes les données concernant la reproduction des requins, qui est un facteur très limitant (les espèces étant en général peu productives), et car ils s'appuient sur une « sélectivité très poussée » des bateaux de pêche qui n'est pas valable dans le cas de la pêche au filet maillant ou des chaluts.

Les modèles les plus appropriés seraient des modèles structurés en fonction des âges qui incluraient des séries d'estimation chronologique sur les captures et les indices d'abondance, des paramètres démographiques de croissance, de reproduction et de mortalité naturelle dépendants de la densité ainsi que des paramètres de déplacements de requins dans l'espace et dans le temps (espèces migratrices) et enfin des paramètres ayant trait à la sélectivité des engins de pêche. Ce modèle idéal reste aujourd'hui à l'état de projet et la complexité de la biologie des requins associée à la difficulté d'obtention d'informations auprès de certains pays expliquent pleinement l'absence d'exploitation rationnelle des stocks.

Ainsi, même s'il est loin d'être facile de déterminer quelles sont les espèces en danger, les biologistes s'accordent pour classer une vingtaine d'espèces dans un état « préoccupant » soit « sérieusement menacée », soit « en danger », soit « vulnérable ». Plusieurs espèces de requins sont particulièrement vulnérables à la surexploitation à cause de leur caractéristique biologique de faible potentiel reproducteur. Ce fut le cas en Colombie britannique pour l'aiguillat commun dans les années 1940 et en mer du Nord trente ans plus tard et pour le requin pèlerin dans les années 1950-1960 par exemple.

En fait, il n'existe pas de traité international concernant la pêche au requin en haute mer mais certains gouvernements montrent des signes de préoccupation prenant le problème

de plus en plus au sérieux. Aussi, des plans de fonctionnement se mettaient en place au Mexique et en Afrique du Sud à la fin des années 1990 et des restrictions de pêche sont couramment mises en place en Afrique du Sud, Australie, Nouvelle Zélande, Union Européenne, Canada, côte Atlantique des Etats-Unis ou au Brésil.

Castro et al. en 1999 [19] modulent la liste des espèces établies par L.J.V. Compagno [29] en 5 catégories en fonction de leur exploitation.

Ainsi, la catégorie 3 comprend les espèces qui sont directement exploitées par des pêcheries dirigées ou par des prises accessoires et qui ont un potentiel de reproduction limité et /ou qui ont une autre histoire de vie qui fait qu'elles sont vulnérables à la sur pêche et/ou qui sont pêchées dans leurs aires de nurserie. On y trouve notamment l'ange de mer du Pacifique, le requin pèlerin, le grand requin blanc, le requin cuivré, le requin soyeux, le requin bouledogue, le requin océanique, le requin peau bleue ou encore le grand requin marteau.

La catégorie 4 représente les espèces qui montrent des signes de diminution des effectifs au cours du temps et / ou qui se sont éteints localement : on y trouve entre autres l'aiguillat commun, le requin taureau, le requin renard, le requin taupe bleu le requin taupe commun ou encore le requin sombre.

Aucune espèce n'est présente dans la catégorie 5 qui renfermerait les espèces qui sont devenues rares à des endroits où elles étaient en nombre abondant.

Pour l'Union Mondiale de la Conservation de la Nature et des Ressources naturelles qui avait établi une liste rouge d'espèces menacées en 1966, la liste actualisée d'espèces menacées pour les Elasmobranches comprend trois catégories à considérer :

\_les espèces en danger critique parmi lesquelles le requin du Gange, le poisson-scie à grande bouche dans le Sud-Est de l'Asie mais aussi *Pristis perotteti* et *Rhinobatos horkelii*,

\_les espèces en danger parmi lesquelles le requin taureau dans le Sud-Ouest de l'Atlantique et à l'Est de l'Australie ou le poisson-scie à grande bouche dans tous les autres endroits du monde

\_et enfin les espèces vulnérables parmi lesquelles le requin taureau, le grand requin blanc, le requin taupe commun dans le Nord-Est de l'Atlantique, le requin pèlerin ou le requin sombre dans le Nord-Ouest de l'Atlantique.

Enfin, les préoccupations pour les années à venir sont surtout dirigées vers 4 espèces : le grand requin blanc, le requin pèlerin, le requin baleine et l'aiguillat commun.

Le grand requin blanc se fait de plus en plus rare bien qu'il croise pratiquement dans tous les océans. Il a un faible potentiel de reproduction. La menace principale pour cette espèce est la pêche indirecte car en certains endroits du monde, sa chair peut se vendre assez cher et il est souvent englobé avec la chair d'autres Lamnidés plus communs pour la vente. De plus, en raison de sa réputation, il est souvent considéré comme un trophée de pêche. Aujourd'hui, c'est une espèce protégée dans de nombreux pays du monde et le nombre de pays concernés augmente chaque année.

Le requin pèlerin est protégé dans l'ensemble des eaux nationales du Royaume-Uni depuis 1998. Il est toujours sur la sellette car c'est l'un des requins les plus vulnérables à la

surpêche. D'ailleurs, sur la côte ouest de l'Irlande, aucun signe de récupération n'est visible depuis les années 1950, période de sur pêche.

Le requin baleine a connu sensiblement la même évolution : il est protégé dans de nombreux endroits notamment Philippines et Australie depuis 1998. D'abord pêché pour sa chair, les ailerons et l'huile de foie sont devenus des produits recherchés.

Enfin, l'aiguillat commun est sérieusement sur pêché dans l'Atlantique. La taille moyenne des femelles matures est réduite et leur statut est considéré comme hautement vulnérable. Les prises ont nettement augmenté durant la dernière décennie et le problème majeur est que cette espèce se déplace en bancs de poissons du même sexe ou de même taille, ce qui revient au même car les femelles sont souvent plus grosses que les mâles. En effet, les Européens préfèrent les gros poissons et donc ce sont les femelles matures qui sont recherchés par les pêcheurs. Ces prises affectent directement la reproduction particulièrement importante dans cette espèce car la durée de gestation dure 2 ans et car la maturité sexuelle est atteinte à 13 ans !

#### ***(4) Produits dérivés [21]***

Les requins sont une source très intéressante de bénéfices car toutes les parties du corps ou presque sont couramment utilisées dans des domaines aussi variés que l'alimentation, les cosmétiques ou la mécanique.

Longtemps ignoré par les hommes, ces derniers rechignant à manger un animal qui avait peut-être lui-même mangé un homme, la chair de requin est aujourd'hui un mets très apprécié dans certaines parties du monde et il est fort possible que la plupart d'entre nous en ait mangé sans le savoir. En effet, commercialisé parfois aux Etats-Unis sous le nom de « cod » ou « swordfish » par exemple ou encore souvent cuisiné dans les célèbres « fish and chips » anglo-saxons, la chair des requins est un aliment riche en phosphore, de haute valeur alimentaire qui contient très peu de cholestérol.

Six espèces de requins sont couramment utilisées en cuisine pour la qualité de leur chair : le requin blanc, le requin taupe bleu, le requin taupe, l'aiguillat commun et les deux sortes de requins renard. Mets très recherché en Asie, il est cuisiné de 25 façons différentes au Japon.

Les ailerons de requins sont des produits encore plus recherchés notamment en Asie. Le marché des ailerons est très fluctuant mais les bénéfices pour les pêcheurs peuvent atteindre des sommes considérables. C'est Hong Kong qui centralise la plupart des négoce de ces produits. Utilisés dans la soupe fine d'ailerons, plat très demandé par les gourmets asiatiques, les nageoires utilisées sont fixes ; ce sont la nageoire dorsale, les nageoires pectorales et uniquement le lobe supérieur de la nageoire caudale. Débarrassés de leur peau et une fois les tissus musculaires grattés, ils sont bouillis donnant une gélatine qui procure du corps et du goût au potage.

Enfin, toujours en alimentation, la farine de requin peut être utilisée comme complément alimentaire pour les porcs et les volailles. Obtenue à partir de la chair non utilisée pour le reste de l'alimentation, elle est plus riche en matière azotée et en minéraux que



la farine de poissons osseux et est acceptée sans difficulté par les animaux sans conférer à la viande une saveur de poisson.

L'huile obtenue à partir de plusieurs éléments du corps des requins présentent de nombreuses utilisations en raison de propriétés uniques. Ainsi, l'huile de foie de requin est très caractéristique avec une faible densité (entre 0,93 et 0,85) et surtout une large proportion de substances insaponifiables très recherchées comme la vitamine A et les squalènes qui sont des hydrocarbures insaturés (jusqu'à 90 %). De plus, l'huile de foie peut être obtenue en grande quantité car le foie des requins atteint aisément 1/5<sup>ème</sup> du poids corporel et peut donner jusqu'à 75 % d'huile environ.

Par rapport aux poissons Téléostéens, la saponification des lipides du foie des Elasmobranches permet d'obtenir une plus grande proportion d'acides organiques gras à longues chaînes parmi lesquels on retrouve la vitamine A (C<sub>20</sub>H<sub>29</sub>OH), dont l'importance thérapeutique et commerciale a stimulé la recherche notamment en cosmétique. En revanche le foie des Elasmobranches ne contient pas de vitamine D en raison de l'absence d'un squelette osseux.

Les squalènes sont des hydrocarbures terpéniques insaturés (C<sub>30</sub>H<sub>50</sub>) retrouvés en très grande quantité dans les résidus insaponifiables des lipides hépatiques. Leur présence dans le foie est inversement proportionnelle à la quantité de vitamine A en fonction de l'espèce de requin. Ils peuvent représenter 96 % des lipides du foie comme chez plusieurs chiens de mer d'eaux profondes. Ils sont utilisés dans des industries très différentes : dans les industries de haute technologie, en cosmétologie dans de nombreux produits de raffermissement et de rajeunissement de la peau, ou encore en pharmacie comme base non huileuse. Enfin, les premières études menées sur des animaux de laboratoire montrent que le temps de coagulation sanguine est augmenté et que les taux de cholestérol dans les tissus du cœur sont abaissés avec une alimentation à base de foie procurant ainsi des propriétés anticoagulantes.

Cependant, les coûts de production encore élevés entraînent l'utilisation privilégiée de produits de synthèse pour ces deux composés.

D'autres huiles peuvent être obtenues notamment l'huile de mâchoires, très fluide parfaite pour l'industrie de haute précision ou l'horlogerie mais il faut de nombreuses mâchoires pour finalement très peu d'huile ou encore l'huile de carcasse utilisée dans la trempe des aciers.

La peau des requins n'est pas un produit d'utilisation récente. Déjà au Moyen Age, les épées et les poignards possédaient des poignées recouvertes de cette matière. Ensuite utilisée par les européens du Nord pour les attelages de leurs traîneaux, elle fut ensuite utilisée en maroquinerie où elle prit une ampleur fantastique au début des années 1900.

La caractéristique principale de la peau de requins tient à la présence des écailles placoïdes qui lui donnent un aspect rugueux presque abrasif au toucher. D'abord séchée, elle est alors appelée « chagrin » par comparaison avec la peau tirée du dos et de la croupe du cheval.

Autrefois utilisée pour le polissage du bois ou de l'ivoire, elle est aujourd'hui plutôt utilisée dans la fabrication de tambours, tambourins ou d'autres instruments de percussions et a repris son antique fonction d'antidérapant sur les poignées des pièces d'armurerie.

La peau de certains requins marocains donne le « cuir de Boroso », très prisé en maroquinerie. Le cuir de requin est dans tous les cas plus élastique que le cuir des autres animaux car

l'entrelacement des fibres de collagène plus longues et en plus grande proportion permet une meilleure qualité de tannage.

De nombreux autres produits peuvent être obtenus à partir du corps des requins. Ainsi, le tube digestif permet d'obtenir des enzymes protéolytiques qui pourraient être utilisées dans l'industrie fromagère à la place de la présure.

Les muscles des embryons retirés des femelles gestantes capturées peuvent donner après traitements chimiques successifs une substance résistante et par ailleurs souple et soyeuse appelée « soie de muscle ».

Tous les déchets des requins (restes de toutes les autres industries) peuvent être traités dans des usines pour obtenir des engrais de sang premièrement, des engrais d'os qui mélangés à du guano sont utilisés pour leur forte teneur en matière protéique et enfin, des engrais de résidus utilisés pour leur forte teneur en azote et en acide phosphorique ou encore de la colle appelée Ichtyocolle ou « colle de poisson » autrefois utilisée pour coller les affiches dans la rue.

Ensuite, les requins sont très attractifs du point de vue touristique : directement pour les voir en pleine mer (c'est le « shark feeding » ou « shark diving ») mais aussi indirectement par le commerce des dents de requins qui se vendent parfois plusieurs centaines de dollars. Les mâchoires entières sont un produit encore plus demandé et atteignent quant à elles plusieurs milliers de dollars pour des grands requins blancs. Même les yeux de requins sont utilisés par les bijoutiers de certains pays qui récupèrent le cristallin et après l'avoir monté sur un anneau vendent ce produit sous le nom de « perle de requin » [86].

En dehors des propriétés pharmaceutiques des huiles hépatiques, les requins présentent d'autres intérêts dans le domaine médical et dans le domaine de la recherche scientifique. Le cartilage des requins contiendrait une substance appelée « squaline » qui inhiberait la croissance des tumeurs, ce qui entre autre expliquerait la rareté évidente de néoplasmes chez les Elasmobranches. Ce facteur serait nettement plus abondant que le même facteur déjà trouvé chez d'autres mammifères. Le cartilage des requins est aussi décrit comme possédant des vertus curatives dans l'arthrose, acné, l'entérite, la phlébite, les rhumatismes, les ulcères digestifs, hémorroïdes, les boutons de fièvre et plus récemment des tests ont été faits pour en tester l'efficacité sur le virus du SIDA [43].

Enfin, les yeux ont été utilisés dans des greffes hétérologues chez les humains ; ici, ce n'est pas le cristallin qui est prélevé mais la cornée et en Australie, il existe même des banques d'yeux de requins dans de nombreux états.

## **b) La pêche sportive ([21],[86])**

Relativement récente par son agrément de la part de l' « International Game Fish Association » qui reconnaît seulement six espèces de requins dont la pêche soit réellement sportive (grand requin blanc, requin tigre, requin mako, requin taupe commun, requin peau bleue et requin renard), la pêche sportive peut se faire de jour comme de nuit dans un bateau ou au bord.

En premier lieu, il faut que le bateau soit suffisamment grand au moins 5 mètres, que ces francs-bords soient assez hauts et que les baux soient assez larges pour éviter de chavirer en cas de fortes secousses. Enfin, la coque devra être solide car souvent les requins attaqués répondent par des coups de tête contre l'assaillant (ici le bateau).

Ensuite, la ligne doit être adaptée en fonction du lieu. La canne est en général plus courte et plus robuste depuis une jetée car un meilleur contrôle est nécessaire tandis qu'en mer, les lignes sont souvent plus longues et les cannes plus flexibles pour amortir les tractions brusques des animaux blessés et les bateaux démarrent parallèlement pour suivre le requin.

Depuis le bord, le moulinet sera du 124/0 à 16/0 avec une grande longueur de lignes (800 à 1000 mètres avec au moins 80 livres de lest) tandis que depuis un bateau, un moulinet 10/0 avec seulement 600 mètres de ligne sera utilisé.

Le fil le plus courant est du 80 livres (jusqu'à 130 livres pour du très gros requins) avec un bas de ligne en fil métallique tressé qui présente l'avantage de ne pas casser et de ne pas s'entortiller d'au moins 3 mètres. Enfin, l'hameçon est forgé dans un seul morceau d'acier et possède une taille honorable.

Les appâts utilisés sont toujours huileux et sanglants : des morceaux de mullet ou de bonite d'environ 1 kilogramme sont considérés comme les meilleurs appâts. Il est parfois nécessaire d'appâter avec des poissons entiers hachés par avance et déversés dans l'eau. Une corde à clip est très souvent de rigueur pour éviter de perdre le requin quand il est presque à proximité. Ensuite, le requin peut être gaffé au niveau des ouies pour le haler à bord où il est achever par le « bangstick », instrument qui tire à bout portant une cartouche de 12 mm.

Enfin, les requins citrons et les requins taureaux sont souvent pêchés près des plages, les requins nourrices près des coraux et des récifs, les requins tigres en aux plus profondes tandis que les requins marteaux se pêchent en pleine mer.

On s'aperçoit que certaines espèces citées précédemment ne font pas partie des espèces homologuées par l'Association. Elles sont pourtant régulièrement pêchées dans plusieurs pays du monde et il est donc difficile de comptabiliser toutes ces prises. Pour certains pays comme les Etats-Unis, ces prises pourraient atteindre des chiffres significatifs tant la pêche sportive ou de loisir y est répandue (en Floride par exemple).

### **c) La pêche dans un but protecteur et scientifique ([21],[86])**

Depuis les terribles attaques qui ont secoué la province du Natal à la fin des années 1950, des filets de protection ont été tendus le long des plages. En fait, c'est à Durban que les premiers filets furent posés sous la direction du Natal Shark Board de Durban. Comprenant de nombreuses stations balnéaires, ce fut le seul moyen trouvé pour ne pas perdre les bénéfices du tourisme.

Cet organisme est aujourd'hui l'un des plus importants centres de recherches sur les requins du monde tout en maintenant la sécurité sur les plages. En effet, Beulah Davis qui est à la tête du NSB depuis 1966, dirige actuellement une structure très impressionnante : pas moins de 250 employés qui protègent 45 plages sur lesquelles sont disposés 385 filets anti-requins entretenus par 45 bateaux qui permettent ainsi la collection d'une somme vertigineuse d'informations scientifiques.

Ces filets ne laissent pratiquement aucune chance au requin et uniquement au requin dans le monde des poissons en raison de son asphyxie rapide après immobilisation. C'est un pêcheur australien en 1937 qui est à l'origine de cette idée car il s'est aperçu que les filets qu'il disposait pour les thons ramenaient souvent des requins de gros calibre.

Ces filets d'abord en polyéthylène vert ont laissé leur place à des filets en polyéthylène noir plus résistant au niveau des nœuds (résistance de 375 kilogrammes) et surtout moins bien détectés par les requins, ainsi plus souvent pris au piège.

Coûtant très cher, ils ne sont bien sûr pas disposés sur les 2000 kilomètres de plages que compte l'Afrique du Sud mais ont en revanche une efficacité absolue puisqu'une seule attaque a été enregistrée à l'intérieur des zones protégées en 20 ans.

Pourtant la disposition de ces filets peut presque paraître irraisonnée au premier abord. En effet, ils ne constituent pas un barrage continu ni en hauteur ni en largeur : les filets de 107 mètres de longueur et de 6 à 7 mètres de haut disposés en quinconce sont séparés les uns des autres de quelques mètres, avec un recouvrement longitudinal de 20 mètres. De plus, le filet ne touchant pas ni la surface ni le fond, il est courant de récupérer des requins du côté plage sans qu'il y ait eu d'attaque répertoriée. Ceci s'explique par l'activité préférentiellement nocturne des requins qui peuvent venir chasser dans cette zone. Ainsi, ces filets permettent de limiter le nombre de requins dans la zone protégée, diminuant fortement les chances de rencontre avec un homme.

Les filets sont remontés tous les matins à l'aube, inspectés et entretenus au besoin. Si des requins remontés sont encore vivants, ils sont systématiquement relâchés ; s'ils sont morts, ils sont bagués et répertoriés en fonction de la date et du lieu de pêche puis ramené en chambre froide avant d'être autopsié, ce qui permet l'accumulation d'informations concernant l'anatomie et la physiologie des requins qui sont toutes informatisées. De plus, chaque semaine, trois spécimens sont autopsiés en public afin de sensibiliser ce dernier à leur conservation.

Il n'en reste pas moins que cette pêche statique provoque la mort de 1470 requins adultes de toutes espèces (y compris des espèces en danger) [24], chaque année rien qu'au niveau des filets sud-africains du Natal. L'Australie utilise aussi des filets similaires. Bien que légèrement différents au niveau de la structure, les résultats de capture sont identiques. Ainsi, à plus long terme, la question de la justification de tels filets se posera, des mesures de surveillance et d'interdiction des plages la nuit pouvant suffire...

Par ailleurs, une campagne de protection des plages dans les années 1970 utilisait le « bangstick » ou « lupara », arme utilisée aujourd'hui uniquement lors du halage qui tire une cartouche de 12 mm directement dans le cerveau du requin le tuant instantanément. Ainsi, de nombreux requins moururent de la pêche intensive autorisée à cette époque.

S'il paraît presque normal de parler de la pêche comme facteur de danger pour les requins, il existe d'autres moyens de pression mis en place de manière involontaire par l'Homme et qui pourtant joue un rôle certain dans la prédation : c'est la pollution, facteur de prédation « indirecte ».

## **2. La prédation « indirecte » de l'Homme**

## a) La pollution marine : nature des contaminants et facteurs de variation

En ce qui concerne la pollution marine, ce sont les mammifères marins qui ont été les premiers à être surveillés, depuis la fin des années 1980, période de prise en considération de la pollution d'un point de vue écologique. En effet, ces derniers accumulent des quantités impressionnantes de composés organochlorés (insecticide et PCB) par exemple qui s'avèrent être de puissants toxiques à long terme.

Mais si on s'intéresse particulièrement à la pollution aujourd'hui, c'est à cause des effets toxiques que cela peut engendrer chez l'Homme par consommation des produits de la mer.

Pourtant, en 2001, Storelli et Marcotrigiano avouent que peu d'informations sont disponibles sur la contamination des Elasmobranches par des composés tels que les organochlorés qui possèdent néanmoins une haute lipophilie et sont donc à même de s'accumuler fortement dans les organismes aquatiques surtout lorsque ce sont des prédateurs de fin de chaîne alimentaire [119].

Les principaux polluants retrouvés sont les polychlorobiphényles (PCB), le dichlorodiphényltrichloroéthane (DDT) [42], les dioxines et les furanes, les métaux lourds comme le mercure (Hg), le cadmium (Cd), le plomb (Pb) ou d'autres métaux comme le zinc (Zn), le fer (Fe), le cuivre (Cu) et le Sélénium (Se) mais aussi parfois le nickel (Ni) ou le chrome (Cr).

Les polluants ne s'accumulent pas tous de la même façon et un grand nombre de facteurs que nous allons détailler interviennent sur la concentration retrouvée dans les tissus. Tout d'abord, même si cette information peut paraître triviale, la bioaccumulation de polluants dépend de l'espèce du requin, ce qui implique son mode de vie, son régime alimentaire, la profondeur à laquelle il chasse et sa localisation géographique. Ainsi, ce sont les PCB qui seront les composés les plus préoccupants chez deux requins communs de Méditerranée comme *Centrophorus granulosus* et *Squalus blainvillei* [119] tandis que le mercure est le polluant le plus préoccupant dans la baie de San Francisco pour une espèce comme l'émissole brune (même s'ils accumulent aussi des PCB) [42]. En effet, mesurant à peu près la même taille (en moyenne aux alentours de 120 cm), les premiers se nourrissent surtout de poissons à des profondeurs de 400 mètres environ tandis que l'émissole se nourrit plus près des côtes surtout de crustacés et de bernard-l'hermite.

En 2005, Storelli et al. confirment qu'au sein d'une même zone, des polluants différents peuvent s'accumuler en fonction des espèces. Ainsi, ils étudient la bioaccumulation hépatique de plusieurs polluants dont les PCB et les DDT chez *Prionace glauca* et *Dalatias licha*. Si les concentrations de ces deux composés sont sensiblement équivalentes chez *P. glauca* (respectivement 2482 et 2392 nanogrammes par gramme soit environ 2,4 mg/kg) avec une prédominance des PCB, les DDT s'accumulent largement plus dans le foie de *D. licha* (4554 contre 1827 nanogrammes par gramme). En dehors de ces deux polluants, les pourcentages des autres polluants habituels sont aussi très différents entre les deux espèces de requins [120].

Cependant, les concentrations en polluants peuvent être approximativement les mêmes pour une même espèce bien que le site de pêche soit différent. Ainsi, les requins bleus sont de bons candidats à ce type d'étude. En 2004, Branco et al. [9] étudient la teneur en mercure total et organique dans le muscle du peau bleue dans l'Atlantique Nord-Est. La concentration de mercure total est évaluée par spectrométrie d'absorption atomique tandis que la concentration

de mercure organique est déterminée par extractions successives par divers solvants. Le pourcentage d'erreur est calculé à moins de 4 %.

Les requins sont récupérés en deux endroits de l'Atlantique Nord-est : les Açores et les Canaries distants de 1200 kilomètres environ, distance significative. Les concentrations de mercure total retrouvées sont respectivement de 0,16 à 1,20 microgramme par gramme et de 0,16 à 1,84 microgramme par gramme, ce qui établit qu'il n'y a aucune différence significative entre les deux localisations. La même remarque peut d'ailleurs être faite en ce qui concerne la concentration absolue de mercure organique (entre 0,15 et 1,02 et entre 0,10 et 1,20 microgramme par gramme respectivement).

L'information la plus significative est que des concentrations similaires ont été retrouvées chez le requin bleu dans d'autres mers du globe, en mer de Tasmanie ou dans le Sud de la mer Adriatique [9] (voir tableau 3).

Tableau 3 : Concentrations en mercure total (en µg/g de poids) chez le requin peau bleue en différents sites géographiques [9]

Espèce	Nom commun	Localisation	Taille (cm)	Teneur en mercure total (µg/g)
<i>Prionace glauca</i>	Requin peau bleue	Mer de Tasmanie	89-335	0,27-1,20
		Mer Adriatique	-	0,38
		Açores	97-210	0,16-1,20
		Canaries	126-258	0,16-1,84

La question qui vient alors à l'esprit est existe-t-il des différences significatives entre espèces pour un même toxique dans une même zone géographique ?

Si un début de réponse avait été donné par l'étude de 2005 de Storelli et al. avec les chiffres exprimés précédemment pour *Prionace glauca* et *Dalatias licha* en ce qui concerne les PCB (2482 contre 1827 nanogrammes par gramme, différence peu significative) [120], la comparaison entre deux études de Storelli et al. ([118], [120]) qui utilisent la même méthode de détermination des concentrations de PCB en 2003 et 2005 permettent d'aller plus loin dans cette étude.

En effet, en 2003, Storelli et al. relèvent des concentrations très élevées de PCB dans le foie du requin marteau *Sphyrna zygaena* de la mer Adriatique (en moyenne 4260 nanogrammes par gramme) mais surtout des variations individuelles énormes puisque l'écart-type est de 6420 nanogrammes par gramme.

Bien que les autres requins aient été pêchés en mer Ionienne (non loin de la mer Adriatique) et bien qu'il existe une grande différence de taille entre les espèces envisagées, l'expression des résultats en fonction du poids corporel de l'animal prouve que cette différence est largement significative et que certains grands prédateurs parmi les requins accumulent des concentrations de toxiques supérieures en raison de leur plus large régime alimentaire [118] (voir tableau 4).

Tableau 4 : Concentrations de PCB dans le foie (en ng/g de poids) de plusieurs espèces de requins ([118], [120])

Espèce	Concentrations hépatiques en PCB (ng/g)
<i>Prionace glauca</i>	2482 ± 1020
<i>Dalatias licha</i>	1827 ± 349
<i>Sphyrna zygaena</i>	4260 ± 6420

Une autre caractéristique de cette bioaccumulation de toxique est la linéarité retrouvée dans certaines études entre la concentration de toxique et la longueur de l'animal. Ceci est logique puisque la longueur de l'animal qui s'exprime aussi directement en fonction de l'âge qui est un facteur important dans l'accumulation mais aussi l'élimination des toxiques. Ainsi, Branco et al. montrent que la concentration de mercure total augmente linéairement avec la longueur de l'animal et que des individus matures seront par déduction plus contaminés que des individus immatures chez le requin peau bleue [9].

Le plus souvent, le site géographique va largement influencer sur les résultats de bioaccumulation de toxiques et certains toxiques seront retrouvés en plus grande quantité dans certaines mers du globe en fonction du type d'industrie qui existe le long du littoral. Pratiquement tous les articles écrits à ce sujet l'évoquent. Ainsi, la différence de concentration de DDT et notamment d'OP'DDT (ou d'O p-p' dichlorodiphényltrichloroéthane) dans le foie de *P. glauca* et *D. licha* peut s'expliquer par la différence de pollution entre la mer Ionienne (lieu de prédilection de *D. licha*) et la mer Adriatique (lieu de résidence du requin peau bleue). En fait, l'utilisation poussée des DDT dans l'agriculture explique que la mer Ionienne soit plus contaminée, les régions du bord de mer étant nettement tournées vers cette activité.

L'exemple le plus surprenant mais aussi l'un des plus préoccupants vient des requins pêchés dans la mer du Golfe Persique où l'industrie pétrolière est florissante. L'industrie pétrolière produit des hydrocarbures aliphatiques (AH) et des hydrocarbures aromatiques polycycliques (PAH) entre autres qui sont des polluants marins persistants et peu biodégradables qui s'accumulent chez de grands prédateurs comme les requins. En 2000, Al-Hassan et al. montrent que les composés les plus souvent retrouvés sont le naphtalène, le phénanthrène, le fluoranthène et le pyrène. Plusieurs espèces de requins ont été pêchées (*Rhizoprionodon acutus*, *Carcharhinus sorrah*, *Carcharhinus melanopterus*...) et examinées dans cette étude : les résultats sont exprimés par la moyenne obtenue pour le foie, le muscle et les branchies.

La concentration maximale de PAH (72,96 microgramme par gramme) a été retrouvée chez *C. sorrah* avec des taux de benzopyrène et de dibenzoanthracène élevés (carcinogènes potentiels particulièrement puissants). La contamination se fait dès le plus jeune âge puisque la concentration en PAH retrouvée chez de jeunes *Rhizoprionodon acutus* est proche de celle d'adultes d'autres espèces (jusqu'à 60,02 microgrammes par gramme).

Le résultat le plus inquiétant pour l'Homme mais surtout pour les requins reste la contamination fœtale par ces polluants. En effet, la concentration de PAH retrouvée chez des fœtus de *Carcharhinus melanopterus* est légèrement plus élevée que la concentration chez leur mère (2,19 contre 2,07 microgrammes par gramme), ce qui prouve un passage des

polluants à travers la barrière placentaire. Cette dernière information pourrait poser de sérieux problèmes de reproduction à l'avenir si la pollution marine continuait à augmenter partout dans le monde compte-tenu de l'impact de ces produits sur la fonction de reproduction[3].

Par ailleurs, il existe des différences majeures d'accumulations de toxiques entre les organes des requins ; ceci paraît assez logique au vu de la fonction de détoxification d'un organe comme le foie ou les reins par exemple et de leur teneur en lipides. Ainsi, le foie contient toujours largement plus de polluants que le reste de l'organisme. La concentration de PCB est par exemple environ 60 fois plus importante dans le foie de *Centrophorus granulosus* que dans le muscle et elle atteint même plus de 90 fois la concentration musculaire en ce qui concerne les DDT (49,3 contre 4481 en moyenne).

Une autre information est intéressante : la concentration des polluants est loin d'être négligeable en ce qui concerne les œufs de cette espèce prouvant là encore que les jeunes requins sont contaminés dès le plus jeune âge. En effet, cette concentration est située entre les deux valeurs (musculaire et hépatique) pour les PCB comme pour les DDT (respectivement 416 et 1018 microgramme par gramme) [119] (voir tableau 5).

Tableau 5 : Concentrations de PCB et DDT totaux (en ng/g de poids) dans différents tissus et organes de deux espèces de requins [119]

Espèce	Tissus	PCB (ng/g)	DDT (ng/g)
<i>C.granulosus</i>	Muscle	28,3 ± 11,3	49,3 ± 12,6
	Foie	1741,7 ± 531	4481 ± 961
	Œufs	416 ± 85,5	1018 ± 168
<i>S.blainvillei</i>	Muscle	10,8 ± 6,6	16,8 ± 9,2
	Foie	958 ± 658	1625 ± 439
	Œufs	214 ± 40,7	238 ± 53

Enfin, la bioaccumulation de polluants n'est pas la même au sein du monde marin. Ainsi, il existe d'énormes différences de concentrations entre espèces. La plupart des polluants semblent se lier aux lipides de l'organisme ce qui explique par exemple la très forte proportion dans le foie. Il en découle que les poissons téléostéens qui possèdent une forte teneur en lipides dans leur muscle sont aussi les plus contaminés à l'exception du mercure. C'est ce qui a été prouvé dans l'étude de Fairey et al. de 1997 sur des poissons téléostéens et des requins faisant partie des poissons homologués par la pêche sportive amateur dans la baie de San Francisco, baie très polluée par l'industrie. Le poisson *Genyonimus lineatus* qui a la plus forte teneur en lipides est aussi le plus contaminé en PCB, en dioxines et en pesticides ou DDT.

Cependant, le mercure s'accumule très fortement chez les requins de la baie (requin léopard et émissole brune) et ses concentrations atteignent des valeurs maximales largement supérieures à la limite supérieure établie par l'Agence de Protection de l'Environnement américaine (1,26 microgramme par gramme pour une valeur normalement inférieure ou égale à 0,14 microgramme par gramme pour éviter tout risque ou bien même 1 milligramme par gramme pour les normes européennes) [119].



Les métaux sont souvent visés par les médias pour leur pollution marine. Si il est vrai que des traces de métaux sont retrouvées chez des requins, les métaux (en dehors du mercure) ne sont pas les plus gros polluants chez ces espèces par rapport aux concentrations retrouvées chez les mammifères marins par exemple. Domi et al. en 2005 montrent que chez des espèces benthiques comme l'émissole tachetée ou les requins chat à bouche noire, la concentration du zinc, du cadmium, du fer, du cuivre ou encore du sélénium est supérieure au niveau du rein, organe de filtration et donc d'élimination qu'au niveau du muscle [39] (voir tableau 6).

Tableau 6 : Concentrations en Zn, Cd, Fe, Cu et Se (en µg/g de poids) dans le rein et dans le muscle de deux espèces de requins pêchées en mer Celtique [39]

Espèce	Organe	Zn	Cd	Fe	Cu	Se
<i>Galeus melastomus</i>	Rein	62 (64) ± 5,9	1,4 (0,9) ± 1,3	289 (226) ± 120	5,6 (5,5) ± 1	4,5 (4,5) ± 0,6
	Muscle	14,5 (15) ± 1,6	0,7 (0,6) ± 0,6	15,6 (16) ± 2,3	1,2 (1,1) ± 0,3	1,1 (1) ± 0,2
<i>Mustelus asterias</i>	Rein	52 (51) ± 2,1	0,8 (0,8) ± 0,3	302 (293) ± 57	6,3 (6,2) ± 0,7	33 (33) ± 5,7
	Muscle	13,9 (13,3) ± 1,8	< 0,17	12 (11,2) ± 4,1	0,4 (0,4) ± 0,4	3 (2,6) ± 1

Par contre, des éléments peuvent s'accumuler dans des proportions inquiétantes comme c'est le cas chez *Sphyrna zygaena* dans l'étude de Storelli et al. en 2003 [118]. En effet, les concentrations d'arsenic (As) dans le foie et dans le muscle ont largement dépassé les concentrations maximales enregistrées à la fois chez les requins (10 microgrammes par gramme dans le muscle) mais aussi chez les mammifères marins (concentration hépatique inférieure à 1 microgramme par gramme) avec des valeurs moyennes respectives de 44,22 et 18 microgrammes par gramme dans le foie et le muscle.

Ces concentrations rarissimes n'ont pas pu être expliquées de manière certaine car certains chercheurs mettent plutôt en avant la thèse de l'accumulation importante chez des espèces qui se nourrissent majoritairement de céphalopodes et de crustacés par rapport aux poissons téléostéens. D'autres préfèrent parler de prédisposition spécifique car certains poissons téléostéens ou crustacés semblent à même d'accumuler des quantités d'arsenic plus importantes par rapport à d'autres [118].

## b) Implications dans les étapes de la chaîne alimentaire

Il est certain que les requins sont des prédateurs de fin de chaîne alimentaire, autrement dits des prédateurs situés à l'apex de la pyramide. Mais ici, on ne saura que trop rappeler que le plus grand prédateur du requin est l'Homme et que ce prédateur peut ici être sa propre victime.

L'accumulation de toxiques suit la pyramide de la prédation et bien que les concentration de polluants soient exprimés en proportion relative (toujours microgramme par

gramme de poids), les requins qui sont souvent plus lourds que la plupart des poissons téléostéens, des céphalopodes ou des crustacés dont ils se nourrissent, présentent des contaminations bien supérieures si l'on prend en compte les concentrations absolues. Ainsi, certaines espèces de requins qui ont un régime alimentaire varié qui touche toutes les catégories de la faune aquatique peuvent cumuler les polluants à de multiples niveaux (foie, œufs, reins, muscle).

Par exemple, le mercure est peut-être l'un des polluants qui préoccupe le plus certaines régions côtières du monde notamment sous sa forme de méthylmercure  $\text{CH}_3\text{Hg}^+$  qui est la forme la plus toxique et qui peut atteindre près de 95 % du mercure organique chez certaines espèces de poissons (Porcella 1994, [9]).

Le potentiel toxique d'un composé chimique est exprimé en fonction de celui du plus toxique des composés qui est le 2,3,7,8-tétrachlorodibenzo-p-dioxin (2,3,7,8-TCDD) en fonction de facteurs de toxicité appelés TEF. En utilisant les TEF établis par Van Den Berg et al. en 1998 pour les poissons et les concentrations de dioxines comme les PCB [130], il devient possible de calculer les concentrations équivalentes de toxicité du 2,3,7,8-TCDD ou TEQ, outil très important dans la description du risque pour les organismes. Ainsi, on se rend compte que les requins sont exposés à des valeurs de TEQ très importantes soit directement soit indirectement par prédation.

Certains requins se nourrissent parfois de petits dauphins qui sont des mammifères marins. Or les valeurs de TEQ chez les mammifères marins peuvent être considérablement élevées et les grands requins peuvent ainsi être largement contaminés par leur ingestion. Storelli et al. rapporte ainsi des valeurs de TEQ de l'ordre de 45 596 picogrammes par gramme pour les dauphins de la mer Méditerranée, ce qui représente 10 fois la valeur déjà jugée inquiétante de 4843 picogrammes par gramme calculée pour le foie des requins marteaux de la même mer [120]!!!

Au sein des PCB, il existe des différences de toxicité entre les composés « non-ortho » et les composés « mono-ortho » qui représentent la forme spatiale de ces composés en fonction des espèces. Ainsi, Storelli et al. en 2001 montrent que les composés les plus dangereux sont les composés non-ortho pour les deux espèces de requins *C. granulosus* et *S. blainvillei* qui sont les contribuables majeurs de la valeur de TEQ. Ils provoquent en général des dommages hépatiques, des troubles de la reproduction et sont immunotoxiques. Ils pourraient être impliqués dans certains troubles physiologiques exprimés chez les deux espèces [119].

D'autre part, les concentrations d'arsenic retrouvées chez les requins marteaux laissent entrevoir de sérieux problèmes d'un point de vue toxicologique car il a été récemment montré qu'à l'instar de nombreux polluants, l'acide diméthylarsinique, composé dérivé de l'arsenic, possède un véritable potentiel carcinogène [118].

Si certaines valeurs absolues sont inquiétantes, la mise en parallèle des résultats est aujourd'hui l'aspect le plus préoccupant pour l'écologie marine. Si des grands prédateurs comme les requins venaient à disparaître complètement de certains milieux, ils entraîneraient de sérieuses modifications qui ne seraient pas toujours à l'avantage de l'Homme entre autre (cf ver marin de la morue). Ainsi, les polluants les plus souvent retrouvés agissent souvent en synergie et leur présence commune au sein d'un même organisme peut être comparée à un

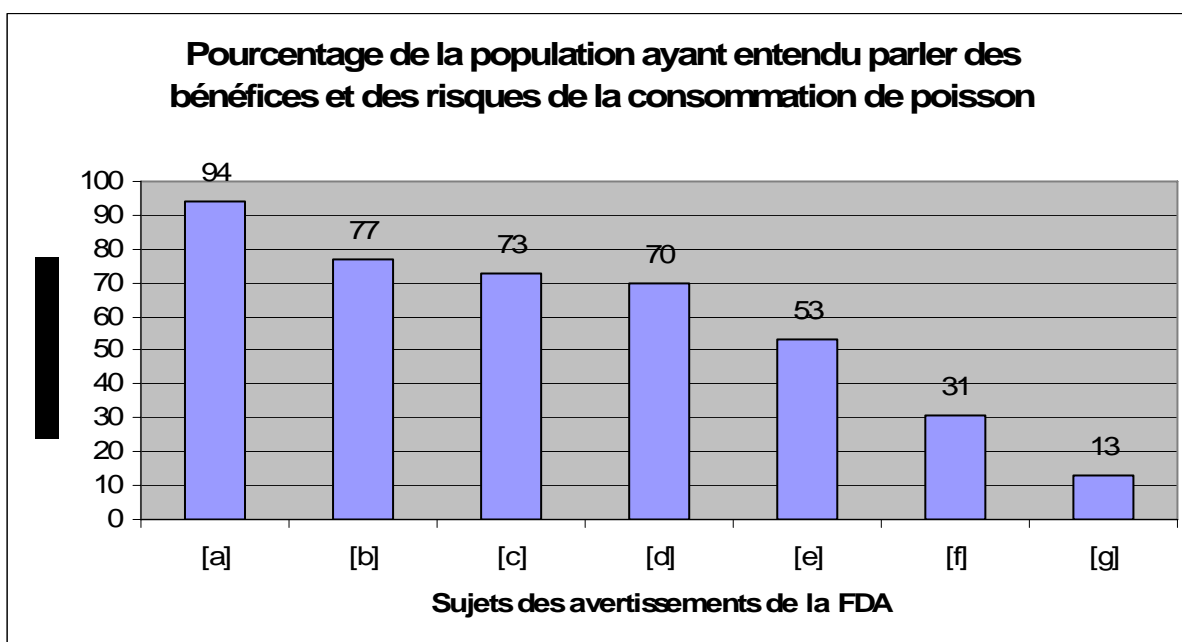
véritable cocktail Molotov à retardement. C'est le cas par exemple des requins marteaux *S. zygaena* de la mer Méditerranée qui sont largement chargées en PCB et en méthylmercure qui agissent en synergie [118] ou des requins *D. licha* de la même mer qui cumulent certes des quantités raisonnables de PCB mais aussi du DDT en très grande quantité. Les PCB augmentant les effets des DDT, des risques à long terme ont fortement envisageables (sans connaître les véritables mécanismes) [120].

Ces risques sont d'ailleurs sérieusement pris en compte par l'Homme bien que ce dernier soit à l'origine de la situation. Cependant, aucun changement n'a été réellement envisagé dans l'exploitation de l'industrie dans le monde et ce sont toujours plus de polluants qui sont rejetés dans les mers. Des conseils sur le rythme de consommation des requins ont été les seules dispositions visiblement mises en place. Ainsi, l'Agence de Protection Environnementale de Californie limite la consommation de poissons visés par la pêche sportive à 2 repas par mois dans la baie de San Francisco et à seulement 1 repas par mois pour les femmes enceintes et les enfants de moins de 6 ans et conseille à ces derniers de ne pas manger de requins dont la taille est supérieure à 60 centimètres [39]!!!

Ces prérogatives ont d'ailleurs été reprises au niveau national aux Etats-Unis quelques années plus tard par l'Administration américaine pour l'Alimentation et les Drogues (FDA). Joanna Burger en 2005 rappelle ces limites de consommation de poissons à 330 g (12 oz, unité de mesure anglo-saxonne) environ pour les femmes enceintes en précisant que ces dernières devraient éviter le requin quelle que soit son espèce ou sa taille [14]. Cependant, ces prérogatives ne sont pas forcément suivies car pour la plupart de la population américaine, manger du poisson (les requins sont compris dans cet ensemble) est ressentie comme bénéfique et présente peu de risques (voir figure 47).

Figure 47 : Pourcentage de la population ayant entendu parler des bénéfices et des risques de la consommation de poisson [14]

- [a] : Bénéfices de la consommation de poisson
- [b] : Juste de la consommation de poisson
- [c] : Des poissons d'eau douce
- [d] : Des poissons d'eau de mer
- [e] : Du thon
- [f] : Des récents avertissements de la FDA
- [g] : Des récents avertissements de la FDA à propos de la consommation de requins ou d'espadon



Joanna Burger précise d'ailleurs à cette occasion que Ginsberg et Toal en 2000 ont déjà montré que la consommation d'au moins 2 ppm de mercure en un seul repas entraînait des foetus malformés, ce qui confirme l'importance de cette pollution pour la chaîne alimentaire.

### c) Le tourisme « prédateur »

Les requins sont depuis quelques années de vrais facteurs d'attraction touristique pour certains pays du monde qui exploitent le filon. En effet, certaines entreprises proposent des activités aux touristes avec une incroyable facilité : observation de requins depuis les bateaux (de petite taille), nage au milieu des requins (ou « shark diving ») ou encore alimentation de requins de grande taille y compris des grands blancs (ou « shark feeding ») qui consiste à lancer de gros appâts de viande avec du sang pour attirer des requins de taille moyenne mais aussi de gros requins.

Ces activités peuvent paraître anodines du point de vue du danger qu'elles peuvent représenter pour les requins car il n'y a pas pêche directe ou pire de mise à mort de ces

requins. Néanmoins, la présence des bateaux augmente sérieusement la pollution d'endroits protégés comme la barrière de corail par exemple. En réalité, c'est surtout le conditionnement des requins à récupérer de la nourriture au niveau de sites bien établis et qui changent peu qui entraînent une certaine « domestication » ou du moins une reproduction de comportements naturels adaptés à l'Homme. On savait que certains grands requins blancs revenaient régulièrement sur les sites de chasse de certains pinnipèdes comme s'il existait une mémoire par rapport aux succès de prédation. Le même phénomène se reproduit sur les sites de « shark feeding » où les mêmes requins sont observés quasi-quotidiennement et certains biologistes se demandent si ces requins n'attendent pas simplement le moment de la journée où ils vont être nourris.

Ce comportement poserait nettement problème dans certaines chaînes alimentaires car il dénaturerait complètement l'équilibre écologique à terme. D'autres prédateurs prendraient sûrement la place des requins mais irrémédiablement d'autres espèces ne seraient plus régulées et se développeraient démesurément. Pour l'instant, aucune législation n'a été mise en place par rapport à ce commerce.



## CONCLUSION

Les requins sont des animaux qui de tout temps ont fasciné l'Homme sans que ce dernier s'applique à le connaître réellement. S'appuyant sur une biologie extraordinaire presque surnaturelle au vu de certaines dispositions, il reste depuis des millions d'années l'un des plus grands prédateurs du règne animal, en tout cas le plus grand prédateur du monde marin avec l'orque.

En plus d'une anatomie qui lui permet de se déplacer rapidement et sans bruit, de puissantes mâchoires et d'organes sensoriels exceptionnels en très grand nombre lui permettant de multiplier ses chances, les requins s'appuient sur des stratégies de prédation qui rivalisent d'ingéniosité. Loin d'utiliser tous les mêmes techniques, chaque espèce utilise au mieux ses propres capacités pour atteindre son but : se nourrir. Leur régime alimentaire est par la même occasion adapté à leur dentition et à la structure de leur cavité buccale.

Longtemps considéré comme un « mangeur d'hommes », il est en fait plus un « goûteur d'hommes » ou un « mordeur d'hommes » et les attaques sur l'Homme ne peuvent pas être rapportées à de la prédation. En revanche, les requins ne sont pas invulnérables et ils subissent aujourd'hui la pression de leur propre environnement (les autres prédateurs) mais aussi la pression bien plus forte et bien plus inquiétante exercée par l'Homme notamment par la pêche et les activités industrielles génératrices de pollution.

Ainsi, les requins, bien que faisant partie des prédateurs les plus puissants, sont aujourd'hui très exposés à des composés persistants mettant en péril leur potentiel reproducteur et pourraient subir de grosses pertes si l'Homme ne met pas en place rapidement des directives qui viseront à les protéger. Industrialisant toujours plus et donc polluant toujours plus, l'Homme s'expose aussi au long terme à son autodestruction en modifiant les milieux écologiques et en contaminant les hauts niveaux de la chaîne alimentaire par des polluants menaçant sa santé.

Enfin, les requins étaient présents bien avant les premiers hommes régnant sur les océans et les mers en maîtres incontestés. Cette idée n'aurait pas du être si vite modifiée et aujourd'hui, c'est bien à l'Homme de s'adapter aux requins et non pas le contraire et d'assurer le maintien de leur population.





## BIBLIOGRAPHIE

- [1] Acevedo-Gutierrez A.: Interactions between marine predators: *dolphin* food intake is related to number of sharks. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2002, **240**: 267-271.
- [2] Aidan Martin R., Hammerschlag N., Collier R.S., Fallows C.: Predatory behaviour of white sharks (*Carcharodon carcharias*) at Seal Island, South Africa. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 2005, **85**: 1121-1135.
- [3] Al-Hassan J.M., Afzal M., Rao C.V.N, Fayad S.: Petroleum hydrocarbon pollution in sharks of the Arabian Gulf. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 2000, **65**: 391-398.
- [4] Amorin A.F., Arfelli C.A., Fagunde L.: Pelagic elasmobranchs caught by longliners of Southern Brazil during 1974-97: an overview. *Mar. Freshwater Res.* 1998, **49**: 621-632.
- [5] Berkley S.A., Campos W.L.: Relative abundance and fishery potential of pelagic sharks along Florida's east coast. *Marine Fisheries Review.* 1988, **50 (1)**: 9-16.
- [6] Bleckmann H., Hofmann M.H.: Special senses in *Sharks, Skates and Rays: The Biology of Elasmobranch Fishes*. Eds John Hopkins University Press, Baltimore. 1967, 300-325.
- [7] Bonfil R.: Overview of world elasmobranch fisheries. *FAO Fisheries Technical Paper 341*, Rome. 1994.
- [8] Bowen W.D., Ellis L., Iverson S.J., Boness D.J. : Maternal and newborn life-history traits during periods of contrasting population trends: implications for explaining the decline of harbour seals, *Phoca vitulina*, on Sable Island. *J. Zool. Lond.* 2003, **261**: 155-163.
- [9] Branco V., Canario J., Vale C., Raimundo J., Reis C.: Total and organic mercury concentrations in muscle tissue of the blue shark (*Prionace glauca* L.1758) from the Northeast Atlantic. *Mar. Pollut. Bull.* 2004, **49**: 854-874.
- [10] Brodie P., Beck B.: Predation by sharks on the grey seal (*Halichoerus grypus*) in Eastern Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1983, **40**: 267-271;
- [11] Brown A., Anderson S.: White shark studies at the Farallon Islands: 2004. *Marine Ecology Division report.* 2004.
- [12] Bruce B.D.: Preliminary observations on the biology of the white shark, *Carcharodon carcharias*, in South Australian waters. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 1992, **43**: 1-11.
- [13] Brunnsweiler J.M., Andrews P.L.R, Southall E.J., Pickering M., Sims D.W.: Rapid voluntary stomach eversion in a free-living shark. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 2005, **85**: 1141-1144.
- [14] Burger J.: Fishing, fish consumption and knowledge about advisories in college students and others in central New Jersey. *Environ. Res.* 2005, **98**: 268-275.

- [15] Burger J.W.: Roles of the rectal gland and kidneys in salt and water excretion in the spiny dogfish. *Physiol.Zool.* 1967, **38**:191-196.
- [16] Bush A.C., Holland K.N.: Food limitation in a nursery area : estimates of daily ration in juvenile scalloped hammerheads, *S. Lewini* (Griffith and Smith, 1834) in Kane'ohu Bay, O'ahu, Hawai. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2002, **278**: 157-178.
- [17] Capetta H.: Types dentaires adaptatifs chez les Sélaciens actuels et post-paléozoïques. *Palaeovertebrata.* 1987, **16** : 57-76.
- [18] Carrier J.C., Musick J.A., Heithaus M.R.: Biology of sharks and their relatives. CRC Press LLC. 2004, 596 p.
- [19] Castro J.I., Woodley C.M., Brudek R.L.: A preliminary evaluation of the status of shark species. *FAO Fisheries Technical Paper 380.* 1999.
- [20] Chapman D.D., Gruber S.H.: A further observation of the prey handling behavior of the great hammerhead shark, *Sphyrna mokarran*: predation upon the spotted eagle ray, *Aetobatus Narinari*. *Bull. Mar. Sci.* 2002, **70** (3): 947-952.
- [21] Chirossel J.P. : Place des requins dans le monde animal et intérêt en zoologie appliquée. Etude bibliographique. Th. Méd. Vét. : Lyon : 1996 : n°013.
- [22] Clark E.: Instrumental conditioning of sharks. *Science.* 1959, **130**: 217-218.
- [23] Clark E.: Maintenance of sharks in captivity with a report on their instrumental conditioning in *Sharks and Survival*. Gilbert P.W. Eds. DC Heath and Coll, Boston. 1963, 115-149.
- [24] Cliff G., Dudley S.F.J: Protection against shark attack in South Africa, 1952-1990. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 1992, **43**: 263-272.
- [25] Cohen J.L.: Adaptations for scotopic vision in the lemon shark (*N. brevirostris*). *J. Exp. Zool.* 1978, **Suppl. 5**: 76-84.
- [26] Coles R.J.: Notes on the sharks and rays of Cape Lookout. *N.C. Proc. Biol. Soc.* Washington DC. 1915, 275-290.
- [27] Compagno L.J.V. : Les types de requins dans *Les requins*. J.D. Stevens. Encyclopédie visuelle Bordas. 1988, 19-36.
- [28] Compagno L.J.V., Fowler S., Dando M. : Sharks of the World. Eds Collins Field Guide S. 2005, 416 p.
- [29] Compagno L.J.V.: Sharks of the World. An Annotated and Illustrated Catalogue of Shark Species Known to Date. *FAO Species Catalogue.* Vol. 4. Part 1. Hexanchiformes to Lamniformes. U.N. Development Program. 1984, FAO, Rome.

- [30] Compagno L.J.V: Sharks of the Order Carcharhiniformes. Princeton University Press, Princeton, NJ. 1988.
- [31] Cortès E. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES J. Mar. Sci.* 1999, **56**: 707-717.
- [32] Cortès E., Gruber S.H.: Diet, feeding habits and estimates of daily ration of young lemon sharks, *N. brevirostris* (Poey). *Copeia*. 1990: 204-218.
- [33] Cortès E., Manire C.A., Hueter R.E. : Diet, feeding habits and diel feeding chronology of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, in Southwest Florida. *Bull. Mar. Sci.* 1996, **58 (2)**: 353-367.
- [34] Cortès E.: A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1997, **54**: 726-738.
- [35] Corwin J.T.: Audition in Elasmobranchs in *Hearing and Sound Communication in Fishes*. W.N. Tavolga, A.N. Popper, R.R. Fay. Eds. Springer-Verlag, New York. 1981, 81-105.
- [36] Corwin J.T.: The relation of inner ear structure to feeding behavior in sharks and rays in *Scanning Electron Microscopy*. O. Johari. Ed. S.E.M. Inc., Chicago. 1978, 1105-1112.
- [37] Cousteau J.Y. et P. : Les requins. 1970. Paris, Flammarion. 240 p.
- [38] Dingukus G. : La distribution des requins dans *Les requins*. J.D. Stevens. Encyclopédie visuelle Bordas. 1988, 37-50.
- [39] Domi N., Bouquegneau J.M., Das K. : Feeding ecology of five commercial shark species of the Celtic Sea through stable isotope and trace metal analysis. *Mar. Environ. Res.* 2005, 432-440.
- [40] Ebert D.A.: Observations on the predatory behaviour of the sevengill shark *Notorhynchus cepedianus*. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 1991, **11**: 455-465.
- [41] Edmonds M.A., Motta P.J., Hueter R.E.: Food capture kinematics of the suction feeding horn shark, *Heterodontus francisi*. *Environ. Biol. Fish.* 2001, **62**: 415-427.
- [42] Fairey R., Taberski K., Lamerdin S., Johnson E., Clark R.P., Downing J.W., Newman J., Petreas M.: Organochlorines and other environmental contaminants in muscle tissues of sportfish collected from San Francisco Bay. *Mar. Pollut. Bull.* 1997, **34 (12)**: 1058-1071.
- [43] FAO: Directives techniques pour une pêche responsable : *Aménagement des pêcheries : I ; Conservation et gestion des requins*. 2001, n°4, Suppl . 1.
- [44] Ferry-Graham L.A.: Effects of prey size and mobility on prey capture kinematics in leopard sharks *T.semifasciata*. *J. Exp. Biol.* 1998, **201**: 2433-2444.

- [45] Fertl D.A., Acevedo-Gutierrez A., Darby F.L. :A report of killer whales (*Orcinus orca*) feeding on a carcharhinid shark in Costa Rica. *Mar. Mamm. Sci.* 1996, **12**: 606-611.
- [46] Foots W.R., Nelson D.R.: Prey capture by the Pacific angel shark, *Squatina californica*: visually mediated strikes and ambush-site characteristics. *Copeia*. 1999, 304-312.
- [47] Gilbert P.W.: Biology and behaviour of sharks. *Endeavour*. 1984, **8 (4)**: 179-187.
- [48] Gilbert P.W.: The visual apparatus of sharks in *Sharks and Survival*. Gilbert P.W. Ed. D.C. Heath and Coll, Boston. 1963, 238-326.
- [49] Graham J.B., Dewar H., Lai N.C., Lowell W.R., Arce S.M.: Aspects of shark swimming performance determined using a large water tunnel. *J. Exp. Biol.* 1990, **151**: 175-192.
- [50] Gruber S.H., Cohen J.L.: Visual system of the elasmobranchs: state of the art 1960-1975 in *Sensory Biology of Sharks, Skates and Rays*. E.S. Hodgson, R.F Mathewson. Eds. US Office of Naval Research, Arlington, VA. 1978, 11-105.
- [51] Hamlett W.C., Musick J.A., Hysell C.K, Sever D.M.:Uterine epithelial sperm interaction, endometrical cycle and sperm storage in the terminal zone of the oviductal gland in the placental smoothhound, *Mustelus canis*. *J. Exp. Zool.* 2002, **292**:129-144.
- [52] Harris A.J.: Eye movements of the dogfish *Squalius acanthias*. *J. Exp. Biol.* 1965, **43**:107-130.
- [53] Heithaus M.R.: Predator-prey and competitive interactions between sharks (order Selachii) and dolphins (suborder Odontoceti): a review. *J. Zool. Lond.* 2001, **253**: 53-68.
- [54] Heithaus M.R.: The biology of tiger sharks *G. Cuvier* in Shark Bay, Western Australia: sex ratio, size distribution, diet and seasonal changes in catch rates. *Environ. Biol. Fish.* 2001, **61**: 25-36.
- [55] Heithaus M.R., Dill L.M., Marshall G.J., Buhleier B.: Habitat use and foraging behavior of tiger shaks (*G.cuvier*) in aseagrass ecosystem. *Mar. Biol.* 2002, **140**: 237-248.
- [56] Heithaus M.R., Dill L.M.: Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habitat use. *Ecol.* 2002, **83 (2)**: 480-491.
- [57] Heithaus M.R., Frid A., Dill L.M.: Shark-inflicted injury frequencies, escape ability and habitat use of green and loggerhead turtles. *Mar. Biol.* 2002, **140**: 229-236.
- [58] Heithaus M.R.: Shark attacks on bottlense dolphins (*Turciops aduncus*) in Shark Bay, Western Australia: attack rate, bite scar frequencies and attack seasonality. *Mar. Mamm. Sci.* 2001, **17**: 526-539.
- [59] Henderson A.C., Flamery K., Dunne J. Observations on the biology and ecology of the blue shark in the North East Atlantic. *J. Fish. Biol.* 2001, **58**: 1347-1358.

- [60] Heupel M.R., Bennett M.B.: Observations on the diet and feeding habits of the epaulette shark *Hemiscyllium ocellatum* (Bonnaterre), on Heron Island Reef, Great Barrier Reef, Australia. *Mar. Freshwater Res.* 1998, **49**: 753-756.
- [61] Hodgson E.S.: Organes des sens des requins dans *Les requins*. J.D. Stevens. Encyclopédie visuelle Bordas. 1988, 76-83.
- [62] Hofmann M.R.: Nervous system in Sharks, *Skates and Rays: The Biology of Elasmobranch Fishes*. Eds John Hopkins University Press, Baltimore. 1967, 273-299.
- [63] Holmgren S., Nilsson S.: Digestive system in Sharks, *Skates and Rays: The Biology of Elasmobranch Fishes*. Eds John Hopkins University Press, Baltimore. 1967, 144-173.
- [64] Hueter R.E. : Adaptations for spatial vision in sharks. *J.Exp.Zool.* 1991, **Suppl.5**: 130-141.
- [65] Hueter R.E., Murphy C.J., Howland M., Sivak J.G., Murphy J.R.P, Holland H.C.: Refractive state and accommodation in the eyes of the free-swimming versus restrained juvenile lemon sharks (*N. brevirostris*). *Vision Res.* 2001, **41**: 1881-1889.
- [66] Johnson R.H., Nelson D.R.: Copulation and possible olfaction mediated pair formation in two species of carcharhinid sharks. *Copeia*. 1978, 539-542.
- [67] Jones B.C., Geen G.H.: Food and feeding of spiny dogfish (*Squalus acanthias*) in British Columbia waters. *J. Fish. Res. Board Can.* 1977, **34**: 2067-2078.
- [68] Jones E.C.: *Isistius brasiliensis*, a squaloid shark, the probable cause of crater wounds on fishes and cetaceans. *Fish. Bull.* 1971, **69**: 791-798.
- [69] Kajiura S.M., Holland K.N.: Electroreception in juvenile scalloped hammerhead and sandbar sharks. *J. Exp. Biol.* 2002, **205**: 3609-3621.
- [70] Kajiura S.M.: Head morphology and electrosensory pore distribution of carcharhinid and sphyrid sharks. *Environ. Biol. Fish.* 2001, **61**: 125-133.
- [71] Kalmijn J.: Electric and magnetic field detection in elasmobranch fishes. *Science*. 1982, **218**: 916-918.
- [72] Kalmijn A.J.: The electric sense of sharks and rays. *J. Exp. Biol.* 1971, **55**: 371-383.
- [73] Kerstetter D.W., Polovina J.J., Graves J.E.: Evidence of shark predation and scavenging on fishes equipped with pop-up satellite archival tags. *Fish. Bull.* 2004, **102**: 750-756.
- [74] Kitchell J.F, Essington T.E., Boggs C.H., Schindler D.E., Walters C.J.: The role of sharks and longline fisheries in a pelagic ecosystem of the Central Pacific. *Ecosystems*. 2002, **5**: 202-216.
- [75] Kleerekoper H.: Chemoreception and its interaction with flow and light perception in the locomotion and orientation of some elasmobranchs in *Sensory Biology of Sharks, Skates and*

*Rays*. E.S. Hodgson, R.F. Mathewson. Eds. U.S. Office of Naval Research, Arlington, VA. 1978, 269-329.

[76] Klimley A.P., LeBoeuf B.J., Cantara K.M., Richert J.E., Davs S.F., Van Sonneran S., Kelly J.T., The hunting strategy of white sharks (*Carcharodon carcharias*) near a seal colony. *Mar. Biol.* 2001, **138**: 617- 636.

[77] Klimley A.P.: Grouping behavior in the scalloped hammerhead shark. *Oceanus*. 1981, **24** (4), 65-71.

[78] Klimley A.P.: The predatory behavior of the white shark. *American Scientist*. 1994, **82**: 122-133.

[79] Lagrange I. : Etude bibliographique des organes sensoriels des requins et applications pratiques pour l'homme. Th. Méd. Vét. : Nantes : 1994 :n°071.

[80] Lima S.L.: Non lethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *BioScience*. 1998, **48**: 25-34.

[81] Long D.J., Jones R.E.: White shark predation and scavenging on cetaceans in the eastern north Pacific ocean in *Great White Sharks: The Biology of Carcharodon carcharias*. A.P. Klimley and D.G. Ainley. Eds. Academic Press, New York. 1996, 293-307.

[82] Longval M.J., Warner R.M., Gruber S.H.: Cyclical patterns of food intake in the lemon shark *Negaprion brevirostris* under controlled conditions. *Fla. Sci.* 1982, **45**: 25-33.

[83] Lowe C.G., Wetherbee B.M., Crow G.L., Tester A.L.: Ontogenetic dietary shifts and feeding behavior of the tiger shark, *G. cuvier* in Hawaiian waters. *Env. Biol. Fish.* 1996, **47**: 203-211.

[84] Lowe C.G.: Kinematics and critical swimming speeds of juvenile scalloped hammerhead sharks. *J. Exp. Biol.* 1996, **199**: 2605-2610.

[85] Maisey J.G. : L'évolution du requin dans *Les requins*. J.D. Stevens. Encyclopédie visuelle Bordas. 1988, 14-18.

[86] Maniguet X. : Les dents de la mort. Robert Lafont, Paris, 1991, 344 p.

[87] Marín Y.H., Brum F., Barea L.C., Chocca J.F.: Incidental catch associated with swordfish longline fisheries in the south-west Atlantic ocean. *Mar. Freshwater Res.* 1998, **49**: 633-639.

[88] Medved R.J., Stillwell C.E., Casey J.G.: Stomach contents of young sandbar sharks , *Carcharhinus plumbeus*, in Chincoteague Bay, Virginia. *Fish. Bull.* 1985, **83**: 395-402.

[89] Michael S.W.: Reef Sharks and Rays of the World: a guide to their identification, behavior and ecology. Eds Sea Challengers. 1993, 112 p.

- [90] Moss S.A.: Tooth replacement in the lemon shark, *Negaprion brevirostris* in *Sharks, Skates and Rays*. Gilbert P.W., Mathewson R.F., Rall D.P. Eds John Hopkins University Press, Baltimore. 1967, 319-329.
- [91] Motta P.J., Hueter R.E., Tricas T.C., Summers A.P.: Feeding mechanism and functional morphology of the jaws of the lemon shark, *N. brevirostris* (Chondrichtyes, Carcharhinidae). *J. Exp.Biol.* 1997, **200**: 2765-2780.
- [92] Motta P.J., Hueter R.E., Tricas T.C.: An electromyographic analysis of the biting mechanism of the lemon shark, *Negaprion brevirostris*: functional and evolutionary implications. *J. Morphol.* 1991, **201**: 55-69.
- [93] Motta P.J., Wilga C.D.: Advances in the study of feeding behaviors, mechanisms and mechanics of sharks. *Environ. Biol. Fish.* 2001, **60**: 131-156.
- [94] Myrberg A.A. Jr: The acoustical biology of Elasmobranchs. *Environ. Biol. Fishes.* 1981, **60**: 31-45.
- [95] Myrberg A.A. : Le comportement des requins dans *Les requins*. J.D.Stevens. Encyclopédie visuelle Bordas. 1988, 84-95.
- [96] Nelson D.R., Johnson R.H.: Behavior of the reef sharks of Ranginoa, French Polynesia. *National Geographic Society Research reports.* 1980, **12**: 479-499.
- [97] Nelson D.R., Johnson R.R., Mc Kibben .N., Pittenger G.G.: Agonistic attacks on divers and submersibles by gray reef sharks, *Carcharhinus amblyrhynchos*: antipredator or competitive? *Bull. Mar. Sci.* 1986, **38 (1)**: 68-88.
- [98] Nelson D.R.: Aggression in sharks : is the grey reef shark different? *Oceanus.* 1981, Vol **24 (4)**: 45-55.
- [99] Northcutt R.G. : Elasmobranch central nervous system organization and its possible evolutionary significance. *Am. Zool.* 1977, **17 (2)**: 411-429.
- [100] Papastamatiou Y.P., Lowe C.G.: Variations in gastric acid secretion during periods of fasting between two species of shark. *Comparative Biochemistry and Physiology.* 2005, Part A, **141**: 210-214.
- [101] Pasquet H. : Les relations homme/requins. Th. Méd. Vét. : Nantes : 1996 : n°020.
- [102] Pyle P., Schramm M.J., Keiper C., Anderson S.D.: Predation on a white shark (*Carcharodon carcharias*) by a killer whale (*Orcinus orca*) and a possible case of displacement. *Mar. Mamm. Sci.* 1999, **15 (2)**: 563-568.
- [103] Randall B.M., Randall R.M., Compagno L.J.V.: Injuries to jackass penguins (*Spheniscus demersus*): evidence of shark involvement. *J. Zool.* 1988, **214**: 589-600.
- [104] Randall J.E.: Review of the biology of the tiger shark *G.cuvier*. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 1992, **43**: 21-31.

- [105] Raschi W., Tabit C.: Functional aspects of placoid scales: a review and update. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 1992, **43**: 123-147.
- [106] Rasmussen L.E.L, Schmidt M.J.: Are sharks chemically aware of crocodiles? *in Chemical Signals in Vertebrates. Vol. IV.* R.L Doty, D. Müller-Schwarze. Eds Plenum Press, New York. 1992, 335-342.
- [107] Scharold J., Gruber S.H.: Telemetered heart rate as a measure of metabolic rate in the lemon shark *Negaprion brevirostris*. *Copeia*. 1991, 942-953.
- [108] Scharold J., Lai N.C., Lowell W.R., Graham J.B.: Metabolic rate, heart rate and tailbeat frequency during sustained swimming in the leopard shark *Triakis semifasciata*. *Exp.Biol.* 1989, **48**: 223-230.
- [109] Sheldon R.E.: The reactions of the dogfish to chemical stimuli. *J. Comp. Neurol.* 1909, **19**: 273-311.
- [110] Shirai S., Nakaya K. Functional morphology of feeding apparatus of the cookie-cutter shark, *Isistius brasiliensis* (Elasmobranchii, Dalatiinae). *Zool. Sci.* 1992, **9**: 811-821.
- [111] Sims D.W., Davies S.J., Bone Q.: Gastric emptying rate and return of appetite in lesser spotted dogfish, *Scyliorhinus canicula* (Chondrichthyes: Elasmobranchii). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 1996, **76**: 479-491.
- [112] Sivak J.G.: Refraction and accommodation of the elasmobranch eye *in Sensory Biology of Sharks, Skates and Rays.* E.S. Hodgson, R.F. Mathewson. Eds. US Office of Naval Research, Arlington, VA. 1978, 107-116.
- [113] Southall E.J., Sims D.W.: Shark skin: a function in feeding. *Proc. R. Soc. Lond. B. Suppl.* 2003, **270**: 47-49.
- [114] Stevens J.D.: La biologie des requins *dans Les requins.* J.D. Stevens. Encyclopédie visuelle Bordas. 1988, 51-75.
- [115] Stevens J.D., Bonfil R., Dulvy N.K., Walker P.A.: The effects of fishing on sharks, rays and chimeras (Chondrichthyan) and the implications for marine ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.* 2000, **57**: 476-494.
- [116] Stevens J.D., Mc Loughlin K.J.: Distribution, size and sex composition, reproductive biology and diet of sharks from northern Australia. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 1991, **40**: 129-146.
- [117] Stillwell C.E., Kohler N.E.: Food, feeding habits and estimates of daily ration of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) in the Northwest Atlantic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1982, **39**: 407-414.
- [118] Storelli M.M., Ceci E., Storelli A., Marcotrigiano G.O.: Polychlorinated biphenyls, heavy metal and mercury residues in hammerhead sharks: contaminant status and assessment. *Mar. Pollut. Bull.* 2003, **46**: 1035-1048.



- [119] Storelli M.M., Marcotrigiano G.O.: Persistent organochlorine residues and toxic evaluation of polychlorinated biphenyls in sharks from the Mediterranean Sea (Italy). *Mar. Pollut. Bull.* 2001, **42** (2): 1323-1329.
- [120] Storelli M.M., Storelli A., Marcotrigiano G.O.: Concentrations and hazard assessment of polychlorinated biphenyls and organochlorine pesticides in shark liver from the Mediterranean Sea. *Mar. Pollut. Bull.* 2005, **50**: 850-855.
- [121] Strong W.R. Jr: Shape discrimination and visual predatory tactics in white sharks in *Great White Sharks: The Biology of Carcharodon carcharias*. A.P. Klimley, D.G. Ainley. Eds. Academic Press, San Diego. 1996, 229-240.
- [122] Strong W.R., Murphy R.C., Bruce B.D., Nelson D.R.: Movements and associated observations of bait-attracted white sharks, *Carcharodon carcharias*: a preliminary report. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 1992, **43**: 13-20.
- [123] Strong W.R., Snelson F.F., Gruber S.H.: Hammerhead shark predation on stingrays: an observation of prey handling by *Sphyrna mokarran*. *Copeia*. 1990, **3**: 836-840.
- [124] Tester A.L., Kendall J.I., Milisen W.B.: Morphology of the ear of the shark genus *Carcharhinus* with particular reference to the macula neglecta. *Pac. Sci.* 1972, **326**: 264-274.
- [125] Tester A.L., Nelson G.J.: Free neuromasts (pit-organs) in sharks in *Sharks, Skates and Rays*. Gilbert P.W., Mathewson R.S., Rall D.P. John Hopkins University Press, Baltimore. 1967, **1**: 503-532.
- [126] Tester A.L.: Olfaction, gustation and the common chemical sense in sharks in *Sharks and Survival*. Gilbert P.W. DC Heath and Coll, Boston. 1963, 255-282;
- [127] Tricas T.C. : L'écologie des requins dans *Les requins*. J.D.Stevens. Encyclopédie visuelle Bordas. 1988, 96-107.
- [128] Tricas T.C., Mc Cosker J.E.: Predatory behavior of the white shark (*Carcharodon carcharias*) with notes on its biology. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 1984, **43**: 221-238.
- [129] Tricas T.C., Taylor L.R., Naftel G. : Diel behavior of the tiger shark , *G.cuvier*, at French Frigate Shoals, Hawaiian Islands. *Copeia*. 1981, 904-908.
- [130] Van Den Berg M., Birnbaum L., Bosveld A.T.C., Brunstrom B., Cook P., Feeley M., Giesy J.P., Hanberg A., Hasegawa R., Kennedy, Kubiak T., Larsen J.C., Van Leeuwen F.X., Liem A.K., Nolt C., Peterson R.E., Poellinger L., Safe S., Schrenk D., Tillitt D., Tyskling M., Younes M., Waern F., Zacharewski T.: Toxic equivalency factors (TEFs) for PCBs, PCDDs, PCDFs for humans and wildlife. *Environmental Health Perspectives*. 1998, **106**: 775-792.
- [131] Van Dykhuizen G., Mollet H.F.: Growth, age estimation and feeding of captive sevengill sharks , *Notorhynchus cepedianus*, at the Monterey Bay aquarium. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 1992, **43**: 297-318.
- [132] Van Grevelinghe G., Diringier A., Séret B.: Origines et évolution des Chondrichthyens: requins, raies, chimères dans *Tous les Requins du Monde*.1999, 11-13.

- [133] Vannuccini S.: Shark utilization, marketing and trade. *FAO Fisheries Technical Paper n°389*. 1999. FAO, Rome.
- [134] Visser I.: Benthic foraging on stingrays by killer whales (*Orcinus orca*) in New Zealand waters. *Mar. Mamm. Sci.* 1999, **15**: 220-227.
- [135] Visser I.N.: First observations of feeding on tresher (*Alopias vulpinus*) and hammerhead (*Sphyrna zygaena*) shark by killer whales (*Orcinus orca*), which specialise on elasmobranch as prey. *Aquat. Mamm.* 2005, **3 (1)**: 83-88.
- [136] Webb P.W., Blake R.W.: *Swimming in Functional Vertebrate Morphology*. Hildebrand M., Bramble D.M., Liem K.F., Wake D.B. Eds, Harvard University Press. Cambridge, MA. 1985, 110-128.
- [137] Wetherbee B.M., Gruber S.H, Cortès E.: Diet, feeding habits, digestion and consumption in sharks , with special reference to the lemon shark *N. brevirostris* in *Elasmobranchs as Living Resources: Advances in the Biology, Ecology, Systematics and the Status of the Fisheries*. H.L. Jr Pratt, S.H. Gruber, T. Taniuchi. Eds. NOAA Tech. Rep. NMFS 90, US Department of Commerce, Seattle, WA.1990, 29-47.
- [138] Wilga C.D., Lauder G.V.: Function of the heterocercal tail in sharks: quantitative wake dynamics during steady horizontal swimming and vertical maneuvering. *J. Exp. Biol.* 2002, **205**: 2365-2374.
- [139] Wilga C.D., Lauder G.V.: Three dimensional kinematics and wake structure of the pectorals fins during locomotion in leopard sharks *T. semifasciata*. *J. Exp.Biol.* 2000, **203**: 2261-2278.
- [140] Wilga C.D., Motta P.J.: Conservation and variation in the feeding mechanism of the spiny dogfish, *Squalus acanthias*. *J. Exp. Biol.* 1998, **201**: 1345-1358.
- [141] Wilga C.D., Motta P.J.: Durophagy in sharks: feeding mechanics of the hammerhead *Sphyrna tiburo*. *J. Exp. Biol.* 2000, **203**: 2781-2796.
- [142] Wilga C.D.: A functional analysis of jaw suspension in elasmobranchs. *Biol. J. Linn. Soc.* 2002, **75**: 483-502.
- [143] Williams H., Schaap A.H.: Preliminary results of a study into the incidental mortality of sharks in gill-nets in two Tasmanian shark nursery areas. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 1992, **43**: 237-250.
- [144] Wu E.H.: Kinematics analysis of jaw protrusion in orectolobiform sharks: a new mechanism for jaw protrusion in elasmobranchs. *J. Morphol.* **222**:175-190.
- [145] Zanin S. : La prédation chez les orques (*Orcinus orca*). Th. Méd. Vét. : 2004 : n°044.