



HAL
open science

Biochimie et hématologie comparées des Élasmobranches, création d'un atlas hématologique

Clément Perret-Thiry

► **To cite this version:**

Clément Perret-Thiry. Biochimie et hématologie comparées des Élasmobranches, création d'un atlas hématologique. Sciences du Vivant [q-bio]. 2023. dumas-04411758

HAL Id: dumas-04411758

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-04411758v1>

Submitted on 23 Jan 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

CAMPUS VÉTÉRINAIRE DE LYON

Année 2023 - Thèse n° 145

BIOCHIMIE ET HÉMATOLOGIE COMPAREES DES ELASMOBRANCHES, CREATION D'UN ATLAS HEMATOLOGIQUE

THESE

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

Et soutenue publiquement le 14 décembre 2023
Pour obtenir le titre de Docteur Vétérinaire

Par

PERRET-THIRY Clément

CAMPUS VÉTÉRINAIRE DE LYON

Année 2023 - Thèse n° 145

BIOCHIMIE ET HÉMATOLOGIE COMPAREES DES ELASMOBRANCHES, CREATION D'UN ATLAS HEMATOLOGIQUE

THESE

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

Et soutenue publiquement le 14 décembre 2023
Pour obtenir le titre de Docteur Vétérinaire

Par

PERRET-THIRY Clément

Liste des enseignants

20/03/23

Pr	ABITBOL	Marie	Professeur
Dr	ALVES-DE-OLIVEIRA	Laurent	Maître de conférences
Pr	ARCANGIOLI	Marie-Anne	Professeur
Dr	AYRAL	Florence	Maître de conférences
Pr	BECKER	Claire	Professeur
Dr	BELLUCO	Sara	Maître de conférences
Dr	BENAMOU-SMITH	Agnès	Maître de conférences
Pr	BENOIT	Etienne	Professeur
Pr	BERNY	Philippe	Professeur
Pr	BONNET-GARIN	Jeanne-Marie	Professeur
Dr	BOURGOIN	Gilles	Maître de conférences
Dr	BRUTO	Maxime	Maître de conférences
Dr	BRUYERE	Pierre	Maître de conférences
Pr	BUFF	Samuel	Professeur
Pr	BURONFOSSE	Thierry	Professeur
Dr	CACHON	Thibaut	Maître de conférences
Pr	CADORÉ	Jean-Luc	Professeur
Pr	CALLAIT-CARDINAL	Marie-Pierre	Professeur
Pr	CHABANNE	Luc	Professeur
Pr	CHALVET-MONFRAY	Karine	Professeur
Dr	CHANOIT	Gillaume	Professeur
Dr	CHETOT	Thomas	Maître de conférences
Pr	DE BOYER DES ROCHES	Alice	Professeur
Pr	DELIGNETTE-MULLER	Marie-Laure	Professeur
Pr	DJELOUADJI	Zorée	Professeur
Dr	ESCRIOU	Catherine	Maître de conférences
Dr	FRIKHA	Mohamed-Ridha	Maître de conférences
Dr	GALIA	Wessam	Maître de conférences
Pr	GILOT-FROMONT	Emmanuelle	Professeur
Dr	GONTHIER	Alain	Maître de conférences
Dr	GREZEL	Delphine	Maître de conférences
Dr	HUGONNARD	Marine	Maître de conférences

Dr	JOSSON-SCHRAMME	Anne	Chargé d'enseignement contractuel
Pr	JUNOT	Stéphane	Professeur
Pr	KODJO	Angeli	Professeur
Dr	KRAFFT	Emilie	Maître de conférences
Dr	LAABERKI	Maria-Halima	Maître de conférences
Dr	LAMBERT	Véronique	Maître de conférences
Pr	LE GRAND	Dominique	Professeur
Pr	LEBLOND	Agnès	Professeur
Dr	LEDOUX	Dorothee	Maître de conférences
Dr	LEFEBVRE	Sébastien	Maître de conférences
Dr	LEFRANC-POHL	Anne-Cécile	Maître de conférences
Dr	LEGROS	Vincent	Maître de conférences
Pr	LEPAGE	Olivier	Professeur
Pr	LOUZIER	Vanessa	Professeur
Dr	LURIER	Thibaut	Maître de conférences
Dr	MAGNIN	Mathieu	Maître de conférences
Pr	MARCHAL	Thierry	Professeur
Dr	MOSCA	Marion	Maître de conférences
Pr	MOUNIER	Luc	Professeur
Dr	PEROZ	Carole	Maître de conférences
Pr	PIN	Didier	Professeur
Pr	PONCE	Frédérique	Professeur
Pr	PORTIER	Karine	Professeur
Pr	POUZOT-NEVORET	Céline	Professeur
Pr	PROUILLAC	Caroline	Professeur
Pr	REMY	Denise	Professeur
Dr	RENE MARTELLET	Magalie	Maître de conférences
Pr	ROGER	Thierry	Professeur
Dr	SAWAYA	Serge	Maître de conférences
Pr	SCHRAMME	Michael	Professeur
Pr	SERGENTET	Delphine	Professeur
Dr	TORTEREAU	Antonin	Maître de conférences
Dr	VICTONI	Tatiana	Maître de conférences
Dr	VIRIEUX-WATRELOT	Dorothee	Chargé d'enseignement contractuel
Pr	ZENNER	Lionel	Professeur

Remerciements au jury

A Monsieur le professeur Alain Calender,

Pour l'honneur que vous me faites en présidant le jury de cette thèse. Merci pour votre temps et votre amabilité.

A Monsieur le docteur Thierry Buronfosse,

Un grand merci pour votre encadrement tout au long de ce projet. Ce fut une aventure passionnante. Merci pour vos conseils, vos relectures, votre temps, votre disponibilité et surtout votre bienveillance. Veuillez trouver ici l'expression de ma sincère reconnaissance.

A Madame la docteure Eve Ramery,

Je ne saurais trop vous remercier d'avoir embarqué à bord de ce projet avec moi. Ce fut un réel plaisir de travailler à vos côtés, dans une bonne humeur contagieuse. Merci de vous être rendue disponible, ainsi que pour vos conseils avisés. Veuillez croire en ma profonde gratitude.

A Monsieur le docteur Pierre-Marie Boitard et Messieurs Renaud Herbert et Denis Tirmarche de l'aquarium de Nausicaa,

Merci d'avoir été là aux prémices du projet ainsi que tout au long de sa réalisation. Ce fut un honneur de pouvoir travailler avec de tels passionnés. Merci d'avoir tant partagé avec moi, merci pour votre appui technique et scientifique, mais surtout merci pour votre amitié.

*Rien ne se fait bien sans passion.
Besançon*

Table des matières

Liste des annexes.....	13
Liste des figures.....	15
Liste des tableaux.....	21
Liste des abréviations.....	23
Introduction.....	25
Partie 1.....	27
Intérêt de la biochimie et de l'hématologie médicales dans l'évaluation de l'état de santé des Élasmobranches.....	27
I. Physiologie des Élasmobranches et identification d'outils biochimiques et hématologiques d'exploration diagnostique des défaillances systémiques.....	27
1. Système musculosquelettique.....	28
a. Anatomie.....	28
b. Physiologie.....	29
c. Exploration clinique.....	31
2. La Thyroïde.....	33
a. Anatomie.....	33
b. Physiologie.....	33
c. Exploration clinique.....	34
3. Système urinaire.....	35
a. Anatomie.....	35
b. Physiologie.....	36
c. Exploration clinique.....	38
4. Système digestif.....	39
a. Anatomie.....	39
b. Physiologie.....	40
c. Exploration clinique.....	43
5. Système respiratoire et cardiovasculaire.....	46
a. Anatomie et physiologie.....	46
b. Exploration clinique.....	48
6. Système hématopoïétique.....	49
a. Anatomie et physiologie.....	49
b. Cellules sanguines.....	50
(1) Erythrocytes.....	51
(2) Thrombocytes :.....	55
(3) Leucocytes :.....	57

c.	Exploration clinique.....	64
7.	Tableau récapitulatif des facteurs de variation documentés pour les différents paramètres biochimiques et hématologiques identifiés	65
II.	Application pratique et facteurs limitants	71
1.	Capture.....	71
2.	Contention.....	73
a.	Principes généraux d’anesthésie, spécificité des Élasmobranches.....	74
b.	Monitoring.....	76
c.	Méthodes de contention physiques : immobilité tonique.....	78
d.	Méthodes de contention chimiques	78
e.	Exemple d’anesthésie par immersion avec du MS-222	80
3.	Prise de sang.....	82
4.	Examens hématologiques et biochimiques réalisables au chevet du patient	85
a.	Hématologie	85
b.	Biochimie	86
5.	Réalisation manuelle d’une numération formule sanguine.....	88
6.	Facteurs limitants	89
a.	Impact du stress lors de la capture	89
b.	Le site de ponction sanguine	94
c.	Les paramètres environnementaux	95
d.	Température.....	97
e.	L’anesthésie.....	97
f.	Saisonnalité	99
g.	Age et sexe	99
h.	Anticoagulant	99
Partie 2	101
Partie expérimentale	101
I.	Matériel et Méthode	104
1.	Sélection des individus	104
a.	Origine des individus	104
b.	Critères d’inclusion	106
c.	Effectifs et statuts physiologiques.....	107
2.	Prélèvements sanguins.....	107
a.	Conditions de réalisation.....	107
b.	Capture et contention	108
c.	Méthode de prélèvement	109

d.	Analyse des échantillons	110
(1)	Au chevet du patient	110
(2)	En laboratoire	111
(a)	Biochimie	111
(b)	Hématologie	112
II.	Profils biochimiques de 14 espèces d'Élasmobranches maintenus en captivité	113
1.	Résultats présentés par paramètre biochimique	113
a.	Alanine aminotransférase	113
b.	Albumine	114
c.	Aspartate aminotransférase	114
d.	Bicarbonates (HCO ₃ ⁻)	115
e.	Calcium ionisé	115
f.	Calcium total	116
g.	Chlorure	116
h.	Cholestérol	117
i.	CO ₂ total (TCO ₂)	117
j.	Créatine kinase (CK)	118
k.	Créatinine	118
l.	Excès de bases	119
m.	Gamma-glutamyltranspeptidase	119
n.	Glucose	120
o.	Lactates	120
p.	pH	121
q.	Phosphatases alcalines (PAL)	121
r.	Phosphore	122
s.	Potassium	122
t.	Pression partielle en dioxygène (pO ₂)	123
u.	Pression partielle en dioxyde de carbone (pCO ₂)	124
y.	Protéines totales	124
w.	Saturation en oxygène (SpO ₂)	125
x.	Sodium	125
y.	Triglycérides	126
z.	Urée	127
2.	Discussion	128
III.	Atlas hématologique de 15 espèces d'Élasmobranches	137
1.	Résultats généraux : hématologie générale et comparée des Élasmobranches	137

a.	Considérations générales	137
b.	Erythrocytes.....	140
c.	Thrombocytes.....	140
d.	Lymphocytes.....	141
e.	Monocytes.....	141
f.	Granulocytes.....	141
2.	Hématologie des Selachii (Requins)	143
a.	Hématologie des Carcharhiniformes.....	143
(1)	Scyliorhinus canicula – Petite roussette	143
(2)	Scyliorhinus stellaris – Grande roussette	148
(3)	Carcharhinus plumbeus – Requin gris	151
(4)	Carcharhinus melanopterus – Requin à pointes noires	154
(5)	Triakis semifasciata – Requin léopard	157
(6)	Mustelus asterias – Emissole tachetée	160
b.	Hématologie des Orectolobiformes	163
(1)	Orectolobus hutchinsi – Requin tapis.....	163
c.	Hématologie des Hétérodontiformes	166
(1)	Heterodontus francisci – Requin dormeur cornu.....	166
3.	Hématologie des Batoidea (Raies)	168
a.	Hématologie des Rajiformes	168
(1)	Raja clavata – Raie bouclée	168
(2)	Raja montagui – Raie étoilée.....	172
b.	Hématologie des Myliobatiformes.....	175
(1)	Aetobatus ocellatus – Raie aigle ocellée	175
(2)	Myliobatis aquila – Raie aigle	178
(3)	Pteroplatytrygon violacea – Pastenague pelagique	181
(4)	Potamotrygon motoro – Raie ocellée d’eau douce	184
(5)	Mobula hypostoma – Mante diable	187
4.	Création d’un atlas hématologique des Élasmobranches	190
	Conclusion	191
	Bibliographie.....	193
	Annexe 1 : Statistiques biochimiques	217
	Annexe 2 : Atlas hématologique	219

Liste des annexes

Annexe 1 : Statistiques biochimiques.....	217
Annexe 2 : Atlas hématologique.....	219

Liste des figures

<u>Figure 1. Photographies de la cavité générale d'un requin-taupe (Government of Canada)</u>	40
<u>Figure 2. Eosinophile (C) de <i>R. typus</i> (Clauss, Dove et al., 2008)</u>	60
<u>Figure 3. Eosinophile de <i>D. americana</i> (flèche pleine) (Clauss, Dove et al., 2008)</u>	61
<u>Figure 4. Illustration d'un éosinophile de <i>C. plumbeus</i> (Arnold, 2005)</u>	61
<u>Figure 5. Section transversale de la queue d'un requin gris (<i>C. plumbeus</i>) présentant la voie d'accès à la vascularisation caudale lors d'une prise de sang (West et Heard, 2007)</u>	83
<u>Figure 6. Photographie d'une prise de sang au niveau du sinus dorsale chez un requin pointes noires (West et Heard, 2007)</u>	83
<u>Figure 7. Petite roussette - CC BY NC ND 2.0</u>	143
<u>Figure 8. Erythrocyte de <i>S. canicula</i></u>	143
<u>Figure 9. Lymphocyte (gauche) et plasmocyte (droite) de <i>S. canicula</i></u>	143
<u>Figure 10. Thrombocyte (gauche) et thrombocytes granulés (droite) de <i>S. canicula</i></u>	144
<u>Figure 11. Monocyte de <i>S. canicula</i></u>	145
<u>Figure 12. Eosinophile (gauche) et éosinophile dit type G3 (droite) de <i>S. canicula</i></u>	146
<u>Figure 13. Hétérophile de <i>S. canicula</i></u>	146
<u>Figure 14. Grande roussette - Begrenset gjenbruk</u>	148
<u>Figure 15. Erythrocyte de <i>S. stellaris</i></u>	148
<u>Figure 16. Lymphocyte (gauche) et plasmocyte (droite) de <i>S. stellaris</i></u>	148
<u>Figure 17. Thrombocyte intermédiaire (gauche) et granulé (droite) de <i>S. stellaris</i></u>	149
<u>Figure 18. Monocyte de <i>S. stellaris</i></u>	149
<u>Figure 19. Eosinophile de <i>S. stellaris</i></u>	143
<u>Figure 20. Hétérophile de <i>S. stellaris</i></u>	150
<u>Figure 21. Neutrophile de <i>S. stellaris</i></u>	150
<u>Figure 22. Requin gris – Photo Mallevoy</u>	151
<u>Figure 23. Erythrocyte de <i>C. plumbeus</i> avec ponctuation basophile</u>	151
<u>Figure 24. Lymphocyte de <i>C. plumbeus</i></u>	152
<u>Figure 25. Thrombocyte non granulé (gauche) et granulé (droite) de <i>C. plumbeus</i></u>	152
<u>Figure 26. Monocyte de <i>C. plumbeus</i></u>	152
<u>Figure 27. Eosinophile de <i>C. plumbeus</i></u>	153

<u>Figure 28. Hétérophile de <i>C. plumbeus</i></u>	153
<u>Figure 29. Neutrophile de <i>C. plumbeus</i></u>	153
<u>Figure 30. Requin à pointes noires – Photo S. Pannier</u>	154
<u>Figure 31. Erythrocyte de <i>C. melanopterus</i> avec ponctuation basophile</u>	154
<u>Figure 32. Monocyte de <i>C. melanopterus</i></u>	155
<u>Figure 33. Lymphocytes de <i>C. melanopterus</i></u>	155
<u>Figure 34. Thrombocyte non granulé (gauche) et granulé (droite) de <i>C. melanopterus</i></u>	155
<u>Figure 35. Eosinophile de <i>C. melanopterus</i></u>	156
<u>Figure 36. Hétérophile de <i>C. melanopterus</i></u>	156
<u>Figure 37. Neutrophile de <i>C. melanopterus</i></u>	156
<u>Figure 38. Requin léopard - Photo S. Pannier</u>	157
<u>Figure 39. Erythrocyte de <i>T. semifasciata</i></u>	157
<u>Figure 40. Monocyte de <i>T. semifasciata</i></u>	157
<u>Figure 41. Lymphocyte de <i>T. semifasciata</i></u>	158
<u>Figure 42. Thrombocyte de <i>T. semifasciata</i></u>	158
<u>Figure 43. Eosinophile de <i>T. semifasciata</i></u>	158
<u>Figure 44. Hétérophile de <i>T. semifasciata</i></u>	159
<u>Figure 45. Neutrophile de <i>T. semifasciata</i></u>	159
<u>Figure 46. Emissole tachetée – Photo T. Tranin</u>	160
<u>Figure 47. Erythrocyte de <i>M. asterias</i></u>	160
<u>Figure 48. Monocyte de <i>M. asterias</i></u>	160
<u>Figure 49. Lymphocyte de <i>M. asterias</i></u>	161
<u>Figure 50. Thrombocytes non granulés (gauche) et granulé (droite) de <i>M. asterias</i></u>	161
<u>Figure 51. Eosinophile de <i>M. asterias</i></u>	161
<u>Figure 52. Hétérophile de <i>M. asterias</i></u>	162
<u>Figure 53. Neutrophile de <i>M. asterias</i></u>	162
<u>Figure 54. Requin tapis – Photo Nausicaa</u>	163
<u>Figure 55. Erythrocyte de <i>O. hutchinsi</i></u>	163
<u>Figure 56. Monocyte de <i>O. hutchinsi</i></u>	163
<u>Figure 57. Lymphocyte de <i>O. hutchinsi</i></u>	164
<u>Figure 58. Thrombocytes de <i>O. hutchinsi</i></u>	164

<u>Figure 59. Eosinophile de <i>O. hutchinsi</i>.....</u>	164
<u>Figure 60. Hétérophile de <i>O. hutchinsi</i>.....</u>	164
<u>Figure 61. Neutrophile de <i>O. hutchinsi</i>.....</u>	165
<u>Figure 62. Requin dormeur cornu – Photo E. Ogan.....</u>	166
<u>Figure 63. Erythrocyte de <i>H. francisci</i>.....</u>	166
<u>Figure 64. Lymphocyte de <i>H. francisci</i>.....</u>	166
<u>Figure 65. Thrombocyte (gauche) et thrombocyte granulé (droite) de <i>H. francisci</i>.....</u>	167
<u>Figure 66. Eosinophile de <i>H. francisci</i>.....</u>	167
<u>Figure 67. Hétérophile de <i>H. francisci</i>.....</u>	167
<u>Figure 68. Neutrophile de <i>H. francisci</i>.....</u>	168
<u>Figure 69. Raie bouclée – Photo C. Bachimont.....</u>	168
<u>Figure 70. Erythrocyte de <i>R. clavata</i>.....</u>	168
<u>Figure 71. Lymphocyte de <i>R. clavata</i>.....</u>	169
<u>Figure 72. Monocyte de <i>R. clavata</i>.....</u>	169
<u>Figure 73. Thrombocyte (gauche), amas de thrombocytes (centre) et thrombocyte « granulé » (droite) de <i>R. clavata</i>.....</u>	170
<u>Figure 74. Eosinophile de <i>R. clavata</i>.....</u>	170
<u>Figure 75. Hétérophile de <i>R. clavata</i>.....</u>	171
<u>Figure 76. Raie étoilée – Photo E. Ich.....</u>	172
<u>Figure 77. Erythrocyte de <i>R. montaqui</i>.....</u>	172
<u>Figure 78. Monocyte de <i>R. montaqui</i>.....</u>	172
<u>Figure 79. Lymphocyte de <i>R. montaqui</i>.....</u>	173
<u>Figure 80. Thrombocytes de <i>R. montaqui</i>.....</u>	173
<u>Figure 81. Eosinophile de <i>R. montaqui</i>.....</u>	173
<u>Figure 82. Hétérophile de <i>R. montaqui</i>.....</u>	173
<u>Figure 83. Basophile de <i>R. montaqui</i>.....</u>	174
<u>Figure 84. Raie aigle ocellée – Photo Nausicaa.....</u>	175
<u>Figure 85. Erythrocyte de <i>A. ocellatus</i>.....</u>	175
<u>Figure 86. Monocyte de <i>A. ocellatus</i>.....</u>	175
<u>Figure 87. Lymphocyte (gauche) et plasmocyte (droite) de <i>A. ocellatus</i>.....</u>	175
<u>Figure 88. Thrombocyte de <i>A. ocellatus</i>.....</u>	176

<u>Figure 89. Eosinophile de <i>A. ocellatus</i>.....</u>	176
<u>Figure 90. Hétérophile de <i>A. ocellatus</i>.....</u>	177
<u>Figure 91. Neutrophile de <i>A. ocellatus</i>.....</u>	177
<u>Figure 92. Basophile de <i>A. ocellatus</i>.....</u>	178
<u>Figure 93. Raie aigle – Photo B. Gomez.....</u>	178
<u>Figure 94. Erythrocyte de <i>M. aquila</i>.....</u>	178
<u>Figure 95. Monocyte de <i>M. aquila</i>.....</u>	179
<u>Figure 96. Lymphocyte de <i>M. aquila</i>.....</u>	179
<u>Figure 97. Thrombocyte de <i>M. aquila</i>.....</u>	179
<u>Figure 98. Eosinophile de <i>M. aquila</i>.....</u>	179
<u>Figure 99. Hétérophile de <i>M. aquila</i>.....</u>	180
<u>Figure 100. Neutrophile de <i>M. aquila</i>.....</u>	180
<u>Figure 101. Basophile de <i>M. aquila</i>.....</u>	180
<u>Figure 102. Pastenague pélagique – Photo M. Nakashima.....</u>	181
<u>Figure 103. Erythrocyte de <i>P. violacea</i>.....</u>	181
<u>Figure 104. Lymphocyte de <i>P. violacea</i>.....</u>	181
<u>Figure 105. Thrombocyte de <i>P. violacea</i>.....</u>	182
<u>Figure 106. Eosinophile de <i>P. violacea</i>.....</u>	182
<u>Figure 107. Hétérophile de <i>P. violacea</i>.....</u>	183
<u>Figure 108. Basophile de <i>P. violacea</i>.....</u>	183
<u>Figure 109. Raie ocellée d’eau douce – Photo Kareljj.....</u>	184
<u>Figure 110. Erythrocyte de <i>P. motoro</i>.....</u>	184
<u>Figure 111. Monocyte de <i>P. motoro</i>.....</u>	184
<u>Figure 112. Lymphocyte de <i>P. motoro</i>.....</u>	184
<u>Figure 113. Thrombocyte (gauche) et thrombocyte « granulé » de <i>P. motoro</i>.....</u>	185
<u>Figure 114. Hétérophile de <i>P. motoro</i>.....</u>	185
<u>Figure 115. Neutrophile de <i>P. motoro</i>.....</u>	186
<u>Figure 116. Basophile de <i>P. motoro</i>.....</u>	186
<u>Figure 117. Mante diable – Photo L. Merlier.....</u>	187
<u>Figure 118. Erythrocyte de <i>P. motoro</i>.....</u>	187
<u>Figure 119. Monocyte de <i>P. motoro</i>.....</u>	187

<u>Figure 120. Lymphocyte de <i>P. motoro</i>.....</u>	<u>188</u>
<u>Figure 121. Thrombocyte (gauche) et thrombocyte « granulé » de <i>P. motoro</i>.....</u>	<u>188</u>
<u>Figure 122. Eosinophile de <i>P. motoro</i>.....</u>	<u>188</u>
<u>Figure 123. Hétérophile de <i>P. motoro</i>.....</u>	<u>189</u>
<u>Figure 124. Basophile de <i>P. motoro</i>.....</u>	<u>189</u>

Liste des tableaux

<u>Tableau I. Comparaison des différentes nomenclatures existantes concernant les granulocytes des Élasmobranches.....</u>	59
<u>Tableau II. Etiologies des variations de concentration plasmatique (ou valeurs) de différents paramètres biochimiques et hématologiques chez les Élasmobranches.....</u>	65
<u>Tableau III. Présentation des stades anesthésiques chez les Élasmobranches. Adapté de Smith, Warmolts et al., 2004.....</u>	76
<u>Tableau IV. Classification des Élasmobranches inclus dans l'étude et statut de conservation associé.....</u>	105
<u>Tableau V. Effectifs par espèce avec statut physiologique du groupe.....</u>	107
<u>Tableau VI. Doses de MS-222 utilisées par espèce.....</u>	108
<u>Tableau VII. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en ALAT obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	113
<u>Tableau VIII. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en albumine obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	114
<u>Tableau IX. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en ASAT obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	114
<u>Tableau X. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en bicarbonates obtenues par appareil i-stat pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	115
<u>Tableau XI. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en calcium ionisé obtenues selon deux méthodes pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	115
<u>Tableau XII. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en calcium total obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	116
<u>Tableau XIII. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en chlorure obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	116
<u>Tableau XIV. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en cholestérol obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	117
<u>Tableau XV. Synthèse des valeurs de TCO₂ obtenues par appareil i-stat pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	117
<u>Tableau XVI. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en CK obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	118
<u>Tableau XVII. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en créatinine obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	118
<u>Tableau XVIII. Synthèse des valeurs d'excès de base obtenues par appareil i-stat pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	119

<u>Tableau XIX. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en GGT obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	119
<u>Tableau XX. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en glucose mesurées selon deux méthodes pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	120
<u>Tableau XXI. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en lactates obtenues par appareil portatif pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	120
<u>Tableau XXII. Synthèse des valeurs de pH sanguin mesurées selon deux méthodes pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	121
<u>Tableau XXIII. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en PAL obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	121
<u>Tableau XXIV. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en urée obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	122
<u>Tableau XXV. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en potassium obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	122
<u>Tableau XXVI. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en potassium obtenues par appareil i-stat pour <i>P. motoro</i>.....</u>	123
<u>Tableau XXVII. Synthèse des valeurs de pO₂ obtenues par appareil i-stat pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	123
<u>Tableau XXVIII. Synthèse des valeurs de pCO₂ obtenues par appareil i-stat pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	124
<u>Tableau XXIX. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en protéines totales obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	124
<u>Tableau XXX. Synthèse des valeurs de SpO₂ obtenues par appareil i-stat pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	125
<u>Tableau XXXI. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en sodium obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	125
<u>Tableau XXXII. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en sodium obtenues par appareil i-stat pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	126
<u>Tableau XXXIII. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en triglycérides obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	126
<u>Tableau XXXIV. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en Urée obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.....</u>	127
<u>Tableau XXXV. Tableau récapitulatif de l'observation des différentes lignées cellulaires sanguines chez les espèces de l'étude, inspiré de Arnold et Delaune (2022).....</u>	139

Liste des abréviations

1- α -OHB = 1- α -hydroxycorticosterone

AA = acide aminé

ACTH = adrénocorticotrophine

ALAT = alanine aminotransférase

ASAT = aspartate aminotransférase

CK = créatine kinase

EDTA = éthylènediaminetétraacétique

GGT = gamma-glutamyltranspeptidase

LDH = lactate déshydrogénase

LDL = low density lipoprotein

OUC = ornithine urea cycle

PAL = phosphatase alcaline

pCO₂ = pression partielle en dioxyde de carbone

pO₂ = pression partielle en dioxygène

T3 = triiodothyronine

T4 = thyroxine

TCO₂ = CO₂ total

TMAO = oxyde de triméthylamine

TMS = MS-222 = Tricaine methane-sulfonate

INTRODUCTION

Les requins et les raies (regroupés au sein d'un même taxon, celui des Élasmobranches) font face à un effondrement de population massif à l'échelle planétaire. Selon l'IUCN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature), plus d'un tiers des espèces d'Élasmobranches serait en voie d'extinction. Les menaces qui pèsent sur celles-ci sont nombreuses : développement massif de la pêche industrielle, réchauffement climatique, destruction des habitats... Face à ce constat, de nombreuses initiatives ont vu le jour au cours des dernières décennies dans le but de sauvegarder ce pan entier de biodiversité : aires marines protégées, programmes de conservation in-situ et ex-situ, sensibilisation du public ... Un des piliers fondamentaux de la réussite de ces projets est l'amélioration des connaissances concernant la répartition, le mode de vie mais aussi la physiologie des Élasmobranches. De ceci émergent des avancées considérables dans la prise en charge médicale de ces espèces. C'est ici que se tient notamment le rôle du vétérinaire.

La biochimie et l'hématologie sont deux domaines encore peu explorés chez les Élasmobranches. Ils demeurent pourtant de précieux atouts dans le cadre d'une démarche clinique en médecine individuelle. L'objectif de cette thèse est donc de présenter de façon la plus complète possible, l'état actuel des connaissances concernant la physiologie des Élasmobranches, au travers du prisme de la biochimie sanguine et de l'hématologie. La question est la suivante : peut-on identifier des paramètres biochimiques et hématologiques, faciles d'accès et utilisables en pratique, capables de nous renseigner sur l'état physiologique et pathologique d'un Élasmobranche ? Ces paramètres peuvent-ils être le témoin de défaillance organiques ?

En outre, nous souhaitons par l'intermédiaire de ce travail apporter aux vétérinaires un ensemble de données biochimiques et hématologiques à même de les appuyer dans une démarche diagnostique. La partie expérimentale de cette thèse, réalisée en partenariat avec Nausicaa (Boulogne-sur-mer), est double : présenter d'abord et comparer, sur un large panel d'espèces, des intervalles de valeurs pour de nombreux paramètres biochimiques de routine. Dans un second temps, nous exposerons sous forme d'atlas hématologique commenté, les observations microscopiques de frottis sanguin que nous avons réalisées chez 15 espèces d'Élasmobranches.

PARTIE 1

INTERET DE LA BIOCHIMIE ET DE L'HEMATOLOGIE MEDICALES DANS L'EVALUATION DE L'ETAT DE SANTE DES ÉLASMORANCHES

I. Physiologie des Élasmobranches et identification d'outils biochimiques et hématologiques d'exploration diagnostique des défaillances systémiques

Comme pour les autres vertébrés, les différents organes des Élasmobranches peuvent être regroupés en grands systèmes : musculosquelettique, cardiovasculaire, hématopoïétique, respiratoire... Ces systèmes répondent chacun aux grandes fonctions du vivant : nutrition, reproduction et relation. Les pathologies dont sont victimes les requins et raies affectent sélectivement certains de ces systèmes. L'objectif de cette partie est de présenter la physiologie générale des Élasmobranches, expliquer le fonctionnement de chaque système et le rôle de chaque organe en son sein, afin de présenter les différents marqueurs biochimiques et hématologiques à même de guider le praticien dans sa démarche diagnostique. Dans le cas de systèmes où peu de paramètres exploitables seraient décrits chez les Élasmobranches, nous discuterons de l'utilisation de paramètres connus au sein d'autres taxons en fonction de leur conservation phylogénétique et des différences physiologiques existantes. Cette étude prendra en compte les critères pratiques de l'analyse de ces paramètres. Ainsi, les outils biochimiques décrits dans la littérature

mais pour lesquels le dosage ne serait pas réalisable en routine ne seront pas traités. La finalité de cette partie est de pouvoir fournir aux vétérinaires des outils pertinents et les plus fins possibles d'identification *ante-mortem* de dysfonctionnements organiques.

1. Système musculosquelettique

a. Anatomie

Les Élasmobranches sont des poissons au **squelette** cartilagineux. Ce cartilage présente un degré variable de calcification, plus important au niveau de la mâchoire par exemple. Il est de densité faible, ce qui leur permet notamment de se maintenir dans la colonne d'eau en absence de vessie natatoire.

Concernant le **système musculaire**, les Élasmobranches disposent de deux types de fibres musculaires : rouges et blanches. Les fibres musculaires blanches sont spécialisées dans la propulsion rapide et les fibres musculaires rouges dans la nage de « croisière ». Chez les requins, les fibres rouges sont situées dans la partie superficielle des myotomes, dans l'axe longitudinal de l'animal, permettant des mouvements de flexion simples horizontaux de la colonne vertébrale. Les fibres blanches du myotome sont, elles, organisées en cônes présentant un angle de 40° avec l'axe longitudinal. Ceci permet une contraction identique des fibres, peu importe l'état de flexion du myotome. Chez les *Batoïdae*, l'organisation des fibres est différente mais les deux types sont aussi présents (Bone, 1988).

Les fibres blanches, représentant 80% de la quantité totale de fibres musculaires, sont de large diamètre, pauvres en mitochondries et avec un soutien capillaire sanguin pauvre. A l'inverse, les fibres rouges, sont de fin diamètre avec de nombreuses mitochondries et de nombreux capillaires sanguins. Quelques exceptions sont à noter, comme dans le taxon des *Scyliorhinus* où un troisième type de fibres existe (Bone, 1988).

b. Physiologie

Plusieurs ions interviennent dans le fonctionnement normal des muscles, à commencer par le calcium. En effet, comme chez de nombreuses autres espèces, les myofibrilles présentent une activité Ca^{2+} -ATPase (Bone et Chubb, 1978) à l'origine des contractions musculaires. Plusieurs études ont aussi démontré le rôle crucial des ions K^+ , Cl^- et Na^+ dans la physiologie des myotomes (Stanfield, 1972)(Hagiwara et Takahashi 1967).

Le fonctionnement basal des muscles des Élasmobranches repose sur deux voies métaboliques distinctes :

- Les fibres blanches (propulsion rapide) ont pour source d'énergie la glycolyse anaérobie (Bone, 1988). On remarque d'ailleurs que l'activité de certaines enzymes limitantes comme la glycogène phosphorylase et la phosphofructokinase est 5 fois supérieure au sein des fibres musculaires blanches que des fibres musculaires rouges (Crabtree et Newsholme 1972). Le glycogène musculaire constitue la ressource principale en glucose pour alimenter cette voie métabolique (De Roos, De Roos et al., 1985). On retrouve aussi des taux élevés de créatine dans ce type de fibres musculaires (>60 mM) (Robertson, 1989), avec une activité soutenue de la créatine kinase permettant un fort renouvellement de l'ATP.

Chez les requins, il semblerait que la glycogène phosphorylase musculaire ne soit pas régulée par les catécholamines mais uniquement par les ions calcium, ce qui est cohérent avec la faible irrigation sanguine de ces muscles. L'activité glycolytique de ces muscles dépend donc entièrement du relargage de calcium, déclenché par les nerfs moteurs. Les muscles blancs contiennent d'ailleurs une importante concentration de parvalbumines, qui lient le calcium aux fibres musculaires (Gerday et Teuwis, 1972). On retrouve donc ici l'aspect fonctionnel crucial du calcium dans la physiologie musculaire.

Les métabolites résultant de cette glycolyse anaérobie, lactate et pyruvate, ne peuvent cependant pas être utilisés comme source d'énergie dans le muscle. Après un effort intense, leur concentration augmente donc significativement dans le plasma sanguin où ils circulent à destination des branchies, du foie ... pour être oxydés (Crabtree, Higgins, et al., 1972). On retrouve toutefois la présence d'une activité lactate déshydrogénase en petite quantité dans les muscles blancs (Ballantyne, 1997).

Du fait de l'utilisation très momentanée de ce type de fibres musculaires chez les Élasmobranches, il convient de noter que la glycolyse n'est pas un circuit métabolique privilégié, ce qui explique les relativement faibles concentrations plasmatiques de glucose présentes comparativement aux Téléostéens par exemple (Ballantyne, 1997).

- Les fibres musculaires rouges réalisent un métabolisme aérobie utilisant des réserves en glycogène mais surtout en lipides. La source principale de lipides sont les corps cétoniques, retrouvés en quantité dans le plasma des Élasmobranches (Zammit et Newsholme, 1979) et métabolisés par la β -3-hydroxybutyrate déshydrogénase. Les deux principaux sont l'acétoacétate et le β -hydroxybutyrate. Ils sont essentiellement produits par le foie (Ballantyne, 1997).

Les muscles contribuent grandement à la production d'urée et d'une façon supérieure au foie rapportée à la taille de l'organe (Kajimura, Walsh et al. 2006)(Steele, Yancey et al. 2005). De même, les cellules musculaires représentent un stock conséquent d'oxyde de triméthylamine (TMAO), relativement stable (Goldstein et Forster, 1971). Une des adaptations des Élasmobranches à la vie en milieu à l'osmolarité élevée est en effet la rétention d'urée. Concentré à un ratio de 2:1 avec l'urée, le TMAO permet la stabilisation des protéines et des acides nucléiques dans des cellules soumises à un stress hydrostatique et osmotique élevée rencontré lors de plongées profondes ou causé par la salinité élevée de l'eau de mer respectivement. Le TMAO représente donc un système de protection des

organes. On retrouve donc des quantités plus importantes de TMAO et plus faibles d'urée, dans les muscles des espèces de grande profondeur que côtières. Un autre rôle du TMAO que l'on retrouve chez les espèces d'eau froide, comme le requin du Groenland *Somniosus microcephalus*, est de diminuer le point de congélation des liquides corporels (Laxson, Condon et al., 2011)(Treberg et Driedzig, 2002).

Enfin, plusieurs vitamines sont essentielles au fonctionnement musculosquelettique et ont été liées à certaines pathologies. Il s'agit de la vitamine B1 (thiamine, importante pour le métabolisme des glucides et la croissance (NRC, 2011)), vitamine C et zinc (impliqués dans la synthèse du collagène et le développement du cartilage (NRC, 2011)) et vitamine E (fonctionnement musculaire (Hoopes 2017)).

c. Exploration clinique

Les changements dans la biochimie des muscles sont très bien reflétés dans le sang, de manière quantitative (Morgan et Davie 1986). Ainsi, de nombreuses études ont mis en avant une augmentation des teneurs plasmatiques de lactate, de glucose, et d'autres osmolytes, de l'activité CK, ainsi qu'une modification du statut acido-basique en cas d'effort ou de lésions musculaires. Les variations de statut acido-basique sont plus marquées que chez les poissons téléostéens du fait d'une plus faible capacité tampon. L'hypothèse principale retenue aujourd'hui est la quasi-absence d'histidine dans le plasma des Élasmobranches (Ballantyne, 1997). Ces modifications sont présentées en détail en sous-partie I.8. De ce fait, les Élasmobranches sont très sensibles à la myopathie de capture. Une augmentation des activités plasmatiques en CK, LDH et de la concentration en créatinine (issue de la dégradation de la créatine musculaire) a été mise en évidence dans ces captures (Smith, Warmolts et al., 2004)(Wood, Kajimura et al., 2005).

Une étude a mis en évidence une diminution progressive de la l'activité plasmatique en ASAT durant une phase de quarantaine post capture chez *Rhinoptera bonasus*. Cela suggère que, à l'instar des autres vertébrés, des dommages musculaires

infligés aux Élasmobranches (comme la capture dans cet exemple), puissent se traduire par une augmentation de la concentration plasmatique de cette enzyme, libérée par les muscles lésés (Cusack, Field et al., 2016)(Otway, Ellis et al., 2011).

Le statut nutritionnel de l'animal influence également le métabolisme musculaire. On note, en cas de jeûne, une augmentation de la concentration plasmatique en corps cétoniques, source principale d'énergie pour les muscles (Zammit et Newsholme, 1979). Les variations de concentrations plasmatiques en glucose sont, elles, espèce-dépendantes. On observe par exemple une augmentation de cette-dernière en cas de jeûne chez *S. acanthias* mais pas chez *R. erinacea* (Ballantyne, 1997). Concernant le cycle de l'urée, il y a augmentation de l'activité de l'ornithine urea cycle (OUC) et des enzymes liées (glutamine synthétase, ornithine transcarbamoylase, arginase) au sein des muscles à la suite d'une prise alimentaire,. On note alors une augmentation des concentrations plasmatiques d'urée, de TMAO, de divers acides aminés libres et notamment de l'alanine, du chlorure et de l'osmolalité (Kajimura, Walsh et al. 2006).

Concernant les vitamines, les carences en vitamine C et en zinc ont été associées à une déformation rachidienne chez le requin taureau (*Carcharias taurus*), une pathologie fréquente en captivité (Berzins, Jeselson et al. 1998). De même, il a été montré que les concentrations plasmatiques en potassium, en vitamines C et E, et en zinc étaient plus élevées chez les individus atteints de déformation rachidienne que chez les individus sains, sans pouvoir mettre en évidence un lien causal précis (Anderson, Huber et al., 2012).

Enfin, des lésions musculaires peuvent être à l'origine d'une augmentation des concentrations plasmatiques en calcium et potassium (Otway, Ellis et al., 2011).

2. La Thyroïde

a. Anatomie

La thyroïde est située, chez les Élasmobranches, entre les deux mandibules de la mâchoire inférieure, au niveau de l'aorte ventrale. Il s'agit d'une glande rouge-rosée composée de follicules, similaires à ceux retrouvés chez les vertébrés supérieurs, et encapsulée.

Les Élasmobranches ne possèdent pas de glandes parathyroïdiennes (Danks, D'Souza et al., 2011).

b. Physiologie

Le fonctionnement de la thyroïde des Élasmobranches est similaire à celle des mammifères terrestres. Sous stimulation hormonale hypophysaire, la thyroïde relargue de la thyroxine (T4). Les organes cibles de la T4 sont notamment les branchies et le foie (Thrall, Weiser et al., 2022). Ces deux hormones jouent une quantité de rôle dans la physiologie des poissons, de la reproduction à la réponse au stress en passant par la croissance. Elles restent cependant peu étudiées chez les Élasmobranches (Brito, Claudiano et al., 2015).

Les hormones thyroïdiennes interviennent aussi dans la régulation de la biosynthèse de l'urée et/ou son excrétion. Il a ainsi été montré que la thyroxine avait pour conséquence de diminuer la concentration plasmatique en urée chez *Dasyatis sabina* (Vlaming, Sage et al., 1975).

La taille et le poids de la glande thyroïdienne sont linéairement proportionnels au poids de l'animal chez les Élasmobranches. A la maturité sexuelle, la taille de la glande augmente alors de manière accélérée et ceci de façon plus marquée chez les femelles (Woodhead, 1966).

L'activité de sécrétion hormonale de la thyroïde est liée à la disponibilité en iode de l'environnement, ainsi qu'à la saisonnalité (en lien avec la reproduction, l'alimentation et la migration)(Gash, 2000).

c. Exploration clinique

L'analyse des concentrations circulantes de T3 et de T4 semble être un bon indicateur du fonctionnement thyroïdien, à l'identique de ce qui est classiquement rapporté chez les mammifères terrestres (Thrall, Weiser et al., 2022). Il a été rapporté que la diminution de la concentration plasmatique en T4 peut être due à une diminution de la production ou bien à une augmentation de la conversion de T4 en T3.

Il est pertinent de souligner certains facteurs de variation :

Une élévation en T3 et T4 est observée durant la phase de croissance de l'animal ainsi que de manière saisonnière en lien avec le cycle reproducteur des individus et leur activité migratoire. Une diminution de ces deux concentrations peut être consécutive à un stress, un jeûne ou apparaître lors de la vitellogénèse (Thrall, Weiser et al., 2022).

Les hormones thyroïdiennes étant également liées à des protéines de transport, la concentration plasmatique en protéine peut influencer leur propre concentration (Thrall, Weiser et al., 2022).

Enfin, un goître thyroïdien, pathologie fréquente en captivité, peut être associé à une hyperthyroïdie ou une hypothyroïdie. Une étiologie commune apparaît être une carence en iode d'origine environnementale ou bien une élévation de la quantité de molécules bloquant l'utilisation de l'iode dans l'environnement (nitrites notamment mais aussi ozone, calcium, bromure, cobalt, fluorure, manganèse)(Crow, Atkinson et al., 1998). Dans les deux cas l'analyse des concentrations circulantes en T3 et en T4 est d'intérêt.

3. Système urinaire

a. Anatomie

Les requins et raies possèdent deux reins, de forme allongée, accolés à la face dorsale de la cavité générale dans l'espace rétropéritonéal, fusionnant au niveau du cloaque.

Chez les rajiformes, ils sont lobulés et ne fusionnent pas.

Les reins sont vascularisés par des branches de l'artère dorsale. On retrouve au sein du taxons deux spécificités vasculaires rénales : un système porte dérivant de la veine caudale et un système bypass évitant une filtration rénale du sang (Green 1986)(Green et Brown, 1987).

Chez les mâles, le rein est divisé en trois parties. L'extrémité antérieure appelée « épидидyme » communique avec les testicules et la partie antéro-centrale du rein, la glande de Leydig, impliquée dans le transport du sperme par le liquide séminal. La partie caudale à fonction d'excrétion (Puliera et De Iuliis, 2011). Chez la femelle tout le rein à fonction d'excrétion.

La partie excrétoire des reins a la même structure que celle des mammifères, avec des néphrons formés de glomérules, de tubules et de canaux collecteurs. Chez la femelle, la grande majorité des glomérules sont situés en partie caudale du rein (Green 1986).

Les tubules sont particulièrement longs, de 3.3cm à 9cm, et constitués de plusieurs anses aux propriétés fonctionnelles différentes (Hentschel 1987)(Nash 1931).

La structure des tubules rénaux peut varier selon l'espèce, le sexe mais aussi la saison (Henderson, O'Toole et al., 1988).

Les Élasmobranches ne possèdent pas de vessie (Thrall, Weiser et al., 2022).

b. Physiologie

Les reins des Élasmobranches interviennent principalement dans le maintien de la balance homéostatique hydro-électrolytique, avec les branchies, l'intestin et la glande rectale.

La stratégie d'adaptation des Élasmobranches marins à la vie en eau salée est différente de celle des poissons téléostéens. Le plasma est maintenu hyperosmotique par rapport au milieu environnant, grâce notamment à des concentrations élevées en urée et en TMAO. La concentration plasmatique en NaCl est, quant à elle, maintenue inférieure à celle du milieu marin (Thorson, Cowan et al., 1973)(Piermarini et Evans, 1998).

Chez les Élasmobranches d'eau douce, comme *Potamotrygon magdalenae*, les concentrations plasmatiques en urée sont plus faibles en lien avec l'osmolarité différente du milieu (Ballantyne et Robinson, 2010).

L'urine des Élasmobranches est hypo-osmotique par rapport au plasma : de nombreux solutés sont réabsorbés par les reins ainsi que 75 à 85% de l'eau (Kempton 1953)(Schmidt-Nielsen et Rabinowitz 1964). La réabsorption d'eau se fait par le biais d'aquaporines dont la structure est similaire à celles des autres vertébrés (Hyodo, Kakumura et al. 2014).

Un rôle fondamental des reins est la réabsorption (à 95%) de l'urée (Marshall 1930)(Kempton 1953). Le mécanisme suspecté serait mixte, passif et actif, par l'intermédiaire de transporteurs actifs et de la création d'un gradient en urée inverse à celui du plasma par réabsorption d'eau et de NaCl. (Boylan, 1972)(Hyodo, Kakumura et al. 2014). Il a enfin été démontré que la réabsorption d'urée était liée à celle du sodium, sans pouvoir établir un lien direct (Stolte, Galaske et al, 1977).

Une augmentation de la concentration sanguine en azote, comme à la suite d'un repas par exemple, n'augmente pas le taux d'excrétion de l'urée (Kajimura, Walsh et al. 2006). Ceci met à nouveau en avant l'importance de la rétention d'urée chez les Élasmobranches.

Ainsi, l'urée est maintenue à des concentrations de l'ordre de 350-1000 mmol/L dans le plasma et les différents tissus (Fine, Ballantyne et al., 2001)(Thrall, Weiser et al., 2022).

A l'inverse, les Élasmobranches d'eau douce (Raies d'eau douce) excrètent de l'urée au niveau rénal, diminuant ainsi l'osmolarité du plasma par rapport au milieu extérieur (Thrall, Weiser et al., 2022).

Les reins réabsorbent aussi le TMAO, pour obtenir des concentrations plasmatiques de l'ordre de 60-80 mmol/L (Norris et Benoit, 1945)(Cohen, Krupp et al., 1958). L'urine est éliminée avec une concentration en TMAO de l'ordre de 10% de celle du sang. Cette fonction du rein est d'importance car la TMAO permet de maintenir une osmolarité élevée du plasma, au même titre que l'urée, tout en contrant les effets délétères de cette dernière sur les cellules (Yancey et Somero, 1979).

Les reins réabsorbent aussi activement les ions sodium et chlorure, en plus des mouvements décrits précédemment dans le cadre du transport de l'urée (Burger 1967)(Stolte et al. 1977). Une activité sécrétrice de NaCl dans les tubules a été mise en évidence dont le rôle pourrait être de stimuler le transport d'autres ions (Sawyer et Beyenbach, 1985). Cette sécrétion active d'ions chlorure est cependant modulée par les concentrations plasmatiques d'autres ions et de l'urée. Par exemple, le phosphate diminue la sécrétion de chlorure dans les tubules rénaux, à l'inverse du magnésium (Burger, 1967).

En outre, il y a une sécrétion, probablement active, de magnésium, phosphate, calcium et sulfates au niveau des tubules rénaux (Burger, 1967)(Stolte, Galaske et al, 1977)(Shuttleworth, 1988). Une sécrétion, notamment active, d'ions H⁺ par les reins est à l'origine d'une acidification de l'urine prévenant la formation de précipités de carbonates (Hyodo, Kakumura et al. 2014). Enfin, la créatinine est excrétée par les reins, en faible concentration (Otway, Ellis et al., 2011).

Les reins réabsorbent aussi le glucose au niveau des tubules rénaux grâce à des transporteurs Na⁺-dépendants (Hyodo, Kakumura et al. 2014).

Ces différentes fonctions de sécrétion/réabsorption des reins sont modulées selon l'osmolarité du milieu. Par exemple, en cas de dilution modérée du milieu, il y a augmentation de la clairance rénale favorisant l'élimination d'ions et d'urée (Sulikowski et Maginniss, 2001)(Goldstein et Forster 1971)(Payan, Goldstein et al. 1973).

A l'inverse, une augmentation de la salinité de l'eau est à l'origine d'une réponse rénale permettant l'augmentation de l'osmolalité du sang par le biais d'une augmentation de la concentration plasmatique en sodium, chlorure, magnésium, calcium, urée et TMAO et une diminution de la concentration plasmatique en potassium. (Tunnah, Mackellar et al. 2016)(Mandrup-Poulsen, 1981)(Pillans, Good et al. 2004).

Contrôle du métabolisme rénal :

La principale voie de contrôle rénal est l' 1α -hydroxycorticostérone (1α -OHB). La synthèse de l' 1α -OHB est régulée par l'axe hypothalamo-hypophyso-surrénalien (Hazon et Henderson, 1985)(Armour, O'Toole et al. 1993).

c. Exploration clinique

Une augmentation de la concentration plasmatique en créatinine semble être un signe d'insuffisance rénale chez les Élaémobranches (Otway, Ellis et al., 2011).

A l'inverse, une diminution de la concentration plasmatique en urée peut être le signe d'une insuffisance rénale par augmentation des pertes (Thrall, Weiser et al., 2022)(Cusack, Field et al. 2016)(Adams, Greeley et al., 2003)(Harms, Ross et al., 2002). L'augmentation de la concentration plasmatique en urée est associée chez les Élaémobranches à des lésions branchiales et non rénales.

Néanmoins plusieurs auteurs soulignent le faible rôle des reins chez les Élaémobranches dans l'excrétion des déchets nitrogenés. L'analyse des dérivés nitrogenés comme l'urée ou la créatinine se révélerait alors moins intéressante dans l'évaluation de la fonction rénale que celle des ions divalents (Thrall, Weiser et al., 2022).

Une augmentation de la concentration plasmatique en phosphore, sulfate et/ou magnésium peut ainsi être consécutive à une altération des tubules rénaux (à fonction sécrétrice)(Shuttleworth, 1988)(Otway, Ellis et al., 2011)(Thrall, Weiser et al., 2022).

L'hyperkaliémie et l'hypercalcémie peuvent également être des indicateurs d'une insuffisance rénale (Otway, Ellis et al., 2011).

4. Système digestif

a. Anatomie

Les Élasmobranches disposent d'un **tractus digestif tubulaire** classique composé d'une cavité buccale, d'un œsophage, d'un estomac, d'un court duodénum, d'un intestin valvulaire, d'un colon primitif et du cloaque (De Luliiset Pulera, 2011).

Le **foie** est constitué de trois lobes, occupant la majorité de la cavité générale. Deux lobes sont plus développés, le droit et le gauche, et un troisième lobe moins développé est placé entre eux : le lobe médian. Il contient la **vésicule biliaire** (Stedman et Garner, 2018)(De Luliis et Pulera, 2011). Les hépatocytes sont de nature similaire à celle des vertébrés supérieurs. Leur cytoplasme contient des mitochondries, du glycogène, un réseau de réticulum endoplasmique associé à des appareils de golgi et stocke des vacuoles lipidiques.

Le **pancréas** est accolé au duodénum et composé de deux lobes reliés par un isthme (De Luliis et Pulera, 2011).

Les Élasmobranches disposent d'un organe excréteur spécifique abouchant à l'extrémité distale du tube digestif, au niveau du cloaque : la **glande rectale** (De Luliis et Pulera, 2011).

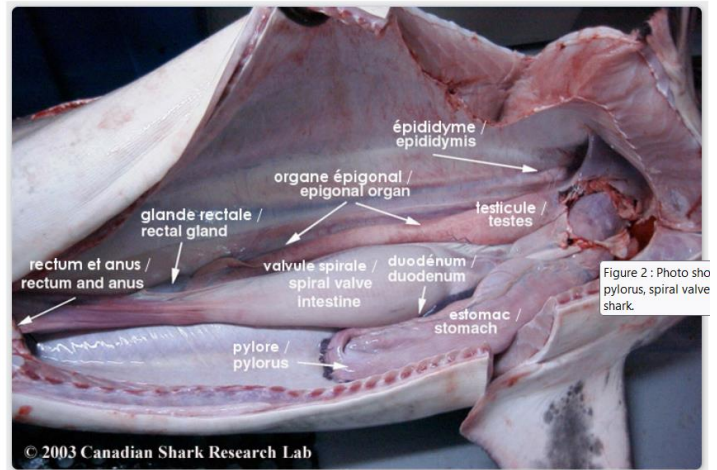
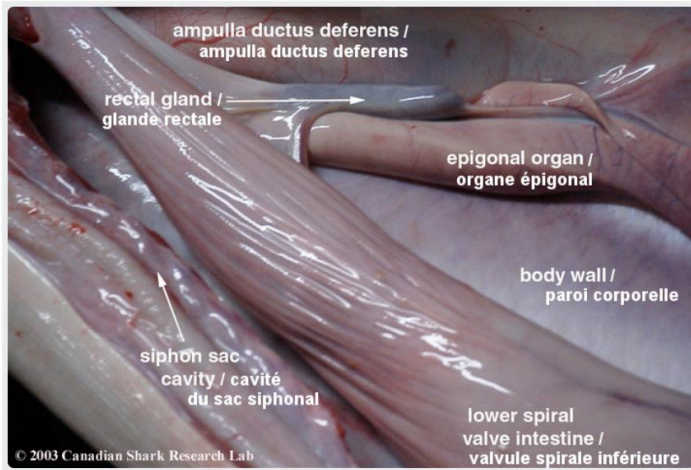


Figure 2 : Photo showing pylorus, spiral valve shark.

Figure 1. Photographies de la cavité générale d'un requin-taupe (Government of Canada).

b. Physiologie

Le foie est le seul organe de stockage de lipides de l'organisme (Stedman et Garner, 2018). Les lipides sont principalement stockés sous forme de squalène et de LDL. Le foie représente jusqu'à 23% du poids chez les requins et peut être composé jusqu'à 80% d'adipocytes (Hamlett 1988, 1999). Cette spécificité permet entre autres aux Élasmobranches d'assurer leur flottabilité en l'absence de vessie natatoire (De Lullis et Pulera, 2011). Le squalène est un hydrocarbure dérivé terpénique de densité inférieure à celle de l'eau ($d=0.855$). Il intervient dans la synthèse des hormones stéroïdiennes, du cholestérol et de la vitamine D chez les poissons téléostéens (Kim et Karadeniz, 2012). Une activité de synthèse de squalène puis de cholestérol a été mise en évidence dans le foie de *Cetorhinus maximus*, bien qu'en faible quantité. Il est probable que la majorité du cholestérol nécessaire au métabolisme des Élasmobranches soit apporté par l'alimentation (Ballantyne, 1997). Chez la femelle, une partie de ces lipides sera transférée à l'embryon sous forme de lipoprotéines (vitellogenin)(Hamlett 1988).

Le foie constitue l'élément central des différentes voies métaboliques de l'organisme. Concernant le métabolisme des lipides, première source d'énergie chez les Élasmobranches, l'oxydation des acides gras a lieu quasi exclusivement dans le foie grâce à la carnitine palmitoyl transférase (Ballantyne, 1997). L'oxydation extra-

hépatique des lipides est marginale, elle a été mise en évidence au niveau du rein et de la glande rectale (Speers-Roesh et Ballantyne, 2006). De plus, le foie est l'organe majeur de la cétonèse. Ce sont ces corps cétoniques et notamment le beta-hydroxybutyrate qui seront utilisés par les muscles comme source primaire d'énergie. On retrouve donc majoritairement dans le plasma de hautes concentrations en beta-hydroxybutyrate et de faibles concentrations en acides-gras non estérifiés (NEFA). Cette hypothèse est controversée, mais deux idées la supportent majoritairement : l'absence d'albumine, protéine de liaison des acides gras, chez la majorité des Élasmobranches, et les hautes concentrations plasmatiques en urée qui prévient les liaisons protéiques. Les corps cétoniques sont eux extrêmement solubles et n'ont pas besoin de transporteurs (Speers-Roesh et Ballantyne, 2006)(Watson et Dickson, 2001)(Ballantyne, 1997).

En outre, le foie est le site primaire de la néoglucogénèse (Singer et Ballantyne, 1989). Une activité glycolytique est présente dans le foie mais en quantité très modérée.

Les Élasmobranches sont tous urotéliques, à l'exception des *Potamotrygonidae*. Dans tous les cas, le foie est un organe majeur de production de l'urée à partir de l'azote circulant, via « l'ornithine urea cycle » (OUC). Ce cycle est catalysé par 5 enzymes : la carbamoyl phosphate synthetase III (CPSase III), l'ornithine transcarbamoylase (OTCase), l'argininosuccinate synthase (ASS), l'argininosuccinate lyase (ASL) et l'arginase (Steele, Yancey et al. 2005). Il est aussi probable que le foie soit capable de la biosynthèse de TMAO (Goldstein et Funkhouser, 1972).

Les *Potamotrygonidae* jouent le rôle d'exception en tant qu'Élasmobranches d'eau douce, avec des concentrations plasmatiques en urée plus faible que leurs équivalents marins. Ceci est probablement à mettre en lien avec le milieu de vie de l'animal. En effet compte tenu du coût énergétique de la conversion de l'ammoniaque en urée cette stratégie n'est probablement pas développée dans un environnement qui ne le nécessite pas (Ballantyne and Robinson, 2010).

La bile joue un rôle important dans l'élimination de certaines toxines (Ballantyne 1997). Les lipides sont digérés grâce aux sels biliaires, aux lipases et aux colipases pancréatiques, comme chez les autres vertébrés (Stedman et Garner, 2018). Le foie est responsable de l'élimination de l'hème, résultant en la formation de biliverdine et en bilirubine, excrétées par la vésicule biliaire (Chowdhury, Chowdhury, et al. 1980). Cette élimination est régulée par des hormones (gastrine/cholécystokinine) mais pas par le système neuronal (Andrews et Young 1988).

Intestin :

Une contribution faible à la production d'urée, non affectée par le statut nutritionnel de l'animal a été mise en évidence au niveau du tube digestif (Kajimura, Walsh et al., 2006).

Son absorption étant réalisée au niveau intestinal et étant peu influencée par d'autres paramètres, l'analyse de la concentration plasmatique en magnésium peut permettre d'évaluer l'état nutritionnel de l'animal. A l'inverse le calcium (bien régulé), le potassium (lié à l'osmolarité du milieu) et le phosphore (influencé par excès de calcium ou carence en vitamine D) sont de mauvais témoins (Crissey, Maslanka et al., 1999). En revanche, l'absorption de potassium est réalisée à 95% au niveau intestinal, et sa concentration plasmatique peut donc être reliée à des lésions digestives (Thrall, Weiser et al., 2022).

Pancréas :

La fonction du pancréas est double : endocrine (sécrétions d'enzymes sous forme inactive notamment des protéases et lipases) et exocrine (sécrétion de glucagon, insuline et somatostatine)(Jönsson, 1991).

Glande rectale :

Elle produit dans ses tubules, grâce à un complexe de transport actif secondaire, un liquide iso-osmotique riche en sodium et en chlorure, contenant marginalement de l'urée. Cette excrétion de NaCl permet de maintenir l'équilibre homéostatique en luttant contre la tendance à l'hypernatrémie (diffusion branchiale, prise alimentaire...)

des Élasmobranches (Epstein, Stoff et al., 1983). Le plasma des Élasmobranches est donc plus pauvre en NaCl que le milieu environnant. Le fonctionnement de cette glande semble modulé par le volume plasmatique plutôt que la concentration plasmatique en NaCl (Thrall, Weiser et al., 2022). Chez les raies d'eau douce cette glande est non fonctionnelle (Thrall, Weiser et al., 2022).

c. Exploration clinique

En ce qui concerne la fonction **hépatique** à proprement parler, les aminotransférases ASAT et ALAT sont deux paramètres diagnostiques couramment utilisés chez les vertébrés supérieurs ainsi que chez les poissons téléostéens (Cheng, Ye et al., 2017). Les ALAT sont un marqueur de lésions hépatiques aiguës et l'augmentation de la concentration plasmatique en ASAT (concernant le système digestif, sinon voir système musculosquelettique) est associée à des dommages hépatocellulaires, une carence en vitamine E ou au jeûne (Otway, Ellis et al., 2011). Plusieurs études soulignent leur utilisation en pratique chez les Élasmobranches (Rudneva, Dorokhova et al., 2014). En revanche, Otway (2011) suggère que les ALAT soient un marqueur moins sensible de dommages hépatocytaires chez les Élasmobranches que chez les mammifères. Le même article souligne l'augmentation des PAL en cas de dysfonctionnement hépatique. A titre d'exemple, une étude menée chez *Squalus acanthias* a mis en évidence une augmentation de la concentration plasmatique en ALAT et PAL en cas d'accumulation de métaux lourds dans le foie (Wosnick, Niella et al., 2021).

Les mécanismes de production et de régulation étant les mêmes que chez les vertébrés supérieurs, il est probable que les variations de concentration plasmatique en bilirubine soient de bons marqueurs de la perméabilité des **voies biliaires**, et des marqueurs un peu moins fiables de l'intégrité des **hépatocytes** (Thrall, Weiser et al., 2022).

En sus de ces marqueurs spécifiques d'organes, la réponse du système digestif à certaines pathologies, variations environnementales ou de statut physiologique de l'animal sera visible en biochimie sanguine par l'intermédiaire de marqueurs non spécifiques.

Par exemple, l'activité des enzymes de l'OUC du foie augmente à la suite d'un nourrissage. *A posteriori* on note une augmentation de la concentration plasmatique en urée, TMAO, acides aminés libres, alanine, chlorure et de l'osmolalité (Kajimura, Walsh et al. 2006). A l'inverse, en cas de jeûne on note une diminution de la concentration plasmatique en urée (Hartman, Lewis et al., 1941). De cette façon, les concentrations plasmatiques en urée sont globalement plus élevées chez les animaux captifs que sauvages (Thrall, Weiser et al., 2022).

En cas de dilution du milieu, la diminution de la production d'urée par le foie est la principale variable d'ajustement de l'osmolarité plasmatique (Payan, Goldstein et al., 1973).

Il est supposé qu'il existe un lien entre l'état nutritionnel de l'animal et le taux plasmatique de cholestérol (Pérez-Rojas, Mejia-Falla et al., 2022). Une étude a mis en évidence une augmentation des teneurs en cholestérol à la suite d'une phase de quarantaine en bassin chez un groupe de Mourine américaine (*Rhinoptera bonasus*) capturées en milieu naturel (Cusack, Field et al., 2016). De même, les valeurs de cholestérol pré et post-quarantaine sont plus faibles que celles décrites dans une seconde étude réalisée sur des animaux de la même espèce hébergés en aquarium (respectivement 45.54 mg/dl ; 59.64 mg/dl ; 166 mg/dl). (Ferreira, Field et al., 2010). Il est ainsi probable que ces différences puissent être mises en lien avec les rations alimentaires des animaux, nourris de façon plus riche ou abondante en captivité que dans le milieu naturel.

La concentration plasmatique en triglycérides est un paramètre lié au régime alimentaire de l'animal, son état nutritionnel, ses réserves énergétiques et leur dynamique de stockage ainsi qu'au fonctionnement pancréatique (Bacha, Karray et al., 2011)(Gallagher, Wagner et al., 2014)(Brito, Claudiano et al., 2015). Concernant l'impact du régime alimentaire, une étude a mis en évidence qu'au sein des *Potamotrigonidés* et en conditions de maintien identiques, les espèces qui avaient des sources alimentaires riches en gras présentaient des valeurs plus élevées de cholestérol et triglycérides (Pérez-Rojas, Mejia-Falla et al., 2022).

De même, l'augmentation de la concentration plasmatique en glucose peut être reliée au statut nutritionnel de l'animal, par exemple des nourrissages fréquents (Cusack, Field et al., 2016). Une hypoglycémie peut aussi être causée par un défaut de production au niveau du foie, en cas de pathologies hépatiques par exemple ou lors d'intoxication au cuivre et au zinc (Otway, Ellis et al., 2011).

Les protéines plasmatiques permettent d'identifier un défaut ou un excès d'apport dans la ration (et indirectement d'appréhender les réserves en protéines de l'animal)(Semeniuk, Bourgeon et al., 2009)(Pérez-Rojas, Mejia-Falla et al., 2021). Une insuffisance hépatique peut aussi être à l'origine d'une hypoprotéïnémie (Otway, Hellis et al., 2011). En cas de parasitisme interne sévère, une diminution de la concentration plasmatique en protéines par spoliation peut survenir (Grant et Campbell, 2020).

D'un point de vue ionique, il a été mis en évidence une diminution de la concentration plasmatique en sodium, magnésium et ions chlorure en cas de jeûne (Hartman, Lewis et al., 1941). Une hypokaliémie peut traduire une augmentation des pertes par lésions digestives ou une intoxication aux nitrites (Thrall, Weiser et al., 2022). Enfin, concernant la glande rectale, une augmentation concomitante des concentrations plasmatiques en sodium et chlorure peut être le témoin de son dysfonctionnement (Otway, Ellis et al., 2011). Une augmentation de la concentration plasmatique en potassium a été mise en évidence en cas d'accumulation de métaux lourds (mercure, cobalt, manganèse) dans la glande rectale (Wosnick, Niella et al., 2021).

5. Système respiratoire et cardiovasculaire

a. Anatomie et physiologie

Les Élasmobranches disposent d'un système circulatoire simple à circulation unidirectionnelle : le sang désoxygéné est pompé par un cœur à 4 cavités en direction des branchies où les échanges gazeux ont lieu. Le sang oxygéné circule alors à travers les organes avant de revenir au cœur. Le cœur fonctionne par un mécanisme mixte de pression/aspiration.

Il existe deux systèmes portes dans la circulation générale : un provenant de la circulation du tractus digestif, du pancréas et de la rate et allant au foie et un second émergeant de la veine caudale et à destination des reins (De iuliis et Pulera, 2011).

La circulation sanguine branchiale est composée de deux systèmes distincts : un système faisant circuler le sang dans les lamelles branchiales dans un but d'échanges gazeux, et un autre assurant l'apport nutritif et le drainage veineux des structures cellulaires impliquées (Shuttleworth, 1988). Ce second système ne constitue pas une voie de « bypass » du système branchial car il opère à pression inférieure, et ne constitue pas non plus un système de support cardiaque, le cœur disposant d'une vascularisation coronaire développée.

Les branchies sont composées de lamelles branchiales regroupées sur des structures cartilagineuses appelées arc branchiaux, parcourues par des artérioles afférentes et efférentes. La circulation du sang dans ces artérioles se fait dans le sens contraire de celui de l'eau, favorisant les échanges gazeux. L'eau est mise en circulation entre les arcs branchiaux par des mouvements des cavités orobranchiale et parabranchiale, actifs pour la majorité des espèces (Hughes, 1960). Le sang ressort des branchies par les artérioles branchiales efférentes, qui se connectent à l'aorte dorsale. La pression sanguine est réduite de 25 à 30% à travers le système branchial avec des valeurs atteignant seulement quelques kPa en post-branchial.

Chez de nombreuses espèces des sphincters musculaires lisses ont été mis en évidence dans les artérioles branchiales (Shuttleworth, 1988), permettant alors de maintenir un flux sanguin unidirectionnel, et parfois même en synergie avec les mouvements du corps fonctionner comme de petites pompes (Birch, Carré et al., 1969). Des valvules de même fonction sont présentes dans l'ensemble du système circulatoire sanguin.

Fonctions des branchies :

Les branchies sont le lieu des échanges gazeux : élimination du CO₂ et entrée d'O₂. Le CO₂ est transporté dans le sang sous forme de bicarbonates. Au niveau des branchies, HCO₃⁻ entre par antiport avec les ions chlorure, une déshydratation a alors lieu catalysée par l'anhydrase carbonique. Le CO₂ produit diffuse alors à travers l'épithélium des branchies (Randall et Daxboeck, 1984).

Les échanges gazeux au niveau des branchies se font passivement par diffusion.

Les branchies sont impliquées dans deux autres phénomènes : les flux d'urée et ioniques.

L'épithélium branchial est relativement imperméable à l'urée, permettant d'éviter sa fuite par gradient de concentration, grâce à : une membrane bilipidique modifiée contenant plus de cholestérol, et des transporteurs actifs couplés au sodium (Fines, Ballantyne et al., 2001)(Pärt, Wright et al., 1998). L'urée diffuse malgré tout légèrement au travers des branchies à cause du gradient de concentration entre le plasma et le milieu, en quantité équivalente à sa production (Wood, Pärt et al., 1992). En revanche, si l'osmolarité du milieu diminue, l'excrétion branchiale d'urée diminuera elle aussi en raison de la diminution concomitante de la concentration plasmatique en urée par augmentation de l'excrétion rénale (Payan, Goldstein et al., 1973).

Les branchies jouent un rôle primordial dans la régulation de la teneur en NaCl du plasma (Shuttleworth, 1988). Chez les poissons téléostéens, cette fonction est assurée par les cellules à chlorure, riches en transporteurs Na⁺/K⁺-ATPase, permettant l'excrétion de NaCl (Zadunaisky, 1997). Ces mêmes transporteurs ont été

identifiés chez les Élasmobranches marins (Jampol et Epstein, 1970). Il est aussi possible que ces cellules jouent un rôle dans l'ajustement de l'équilibre acido-basique (Bentley, Maetz et al., 1976). L'excrétion branchiale de sodium et chlorure représente ainsi les 2/3 de l'excrétion totale de ces ions chez les Élasmobranches (Thrall, Weiser et al., 2022).

Le contrôle de la fonction branchiale est un sujet d'étude actuel. Un probable rôle de l'angiotensine II a été mis en évidence chez *Triakis scyllia* dans la perfusion branchiale (vasopressive)(Tierney, Takei et al., 1997)(Hazon, Tierney et al., 1999). Enfin, il est probable que la 1- α -OHB influence l'excrétion de NaCl et/ou d'urée (Idler, Freeman et al., 1967)(Laurent et Perry, 1990).

b. Exploration clinique

Des **lésions branchiales** peuvent être à l'origine d'un épaissement de l'épithélium et donc d'une diminution de l'efficacité de la diffusion de molécules du plasma vers le milieu extérieur. Ainsi des désordres acido-basiques, électrolytiques et une augmentation de la concentration plasmatique en urée peuvent être reliés à ce type de lésions (Thrall, Weiser et al., 2022).

Le principal marqueur biochimique de l'intégrité branchiale utilisé en pratique aujourd'hui est l'urée. A titre d'exemple, la bioaccumulation de métaux lourds au niveau des branchies des Élasmobranches, une pathologie retrouvée fréquemment à la fois en captivité et dans les milieux naturels dégradés, est liée à une augmentation de la concentration plasmatique en urée et lactates (Wosnick, Niella et al., 2021).

Les ASAT sont un bon marqueur de **l'intégrité cardiaque** chez les Élasmobranches. Une élévation de leur concentration plasmatique est observée en cas de lésions cardiaques (dommages cellulaires, associé à une élévation des CK) ou de septicémie (Otway, Ellis et al., 2011).

6. Système hématopoïétique

a. Anatomie et physiologie

Le système hématopoïétique des Élasmobranches regroupe l'ensemble des organes producteurs de cellules sanguines ainsi que ces dernières. Chez les vertébrés supérieurs, le site primaire d'hématopoïèse est la moelle osseuse. Les sites secondaires sont la rate, le thymus et les nœuds lymphatiques. Chez les Élasmobranches en revanche, il n'y a pas de moelle osseuse ni de nœuds lymphatiques (Zapata et al., 1996). Ils possèdent donc un thymus et une rate, ainsi que deux organes spécialisés : la glande épigonale et l'organe de Leydig (Lloyd-Evans, 1993). Enfin, des tissus lymphoïdes regroupés en amas et associés aux intestins (GALT = Gut Associated Lymphoid Tissue) ont été mis en évidence (Hart et al., 1988).

Le thymus est en réalité un organe pair chez les Élasmobranches, chaque partie située bilatéralement dorso-médialement aux branchies (Luer et al., 1995). Le thymus involue avec le développement de l'animal. Il s'agit d'un organe lobulé, chaque lobule étant composé d'un cortex et d'une médulla. Ces deux parties contiennent des « thymocytes », à savoir des lymphocytes à différents stades de maturation. Le thymus relargue ces lymphocytes T dans la circulation périphérique. Le thymus est aussi un organe érythropoïétique chez les Élasmobranches (Thrall, Weiser et al., 2022).

La rate est de forme allongée, rouge foncée, accolée à l'estomac dans la cavité générale. Elle est plus compacte chez les raies. La rate des Élasmobranches ne présente pas de différences avec le reste des vertébrés (Zapata, 1980a). Elle est composée de pulpe blanche productrice de lymphocytes et plasmocytes, entourée de pulpe rouge moins dense, productrice d'érythrocytes, thrombocytes et marginalement de lymphocytes (Andrew et Hickman, 1974)(Zapata, 1980)(Arnold et Delaune, 2022).

La Glande épigonale émerge de la partie caudale des gonades. Une analogie peut être faite avec la moelle osseuse des vertébrés supérieurs, bien qu'elle ne contienne pas d'adipocytes. Elle est composée de sinus remplis de leucocytes, majoritairement des granulocytes bien qu'une petite quantité de lymphocytes soient aussi produits. Une activité érythropoïétique semble possible chez de rares espèces comme *R. rhinobatos* (Bircan-Yildirim, Cek et al., 2011).

L'organe de Leydig n'est pas présent chez toutes les espèces. Il est composé de deux parties, accolées aux faces ventrales et dorsales de l'œsophage, sous l'épithélium. Sa structure est la même que celle de la glande épigonale. C'est un site majeur de granulopoïèse mais aussi d'érythropoïèse. Il est absent chez certaines espèces, comme chez *Ginglymostoma cirratum*.

La première barrière immunitaire au niveau de la muqueuse digestive correspond au GALT. Cette structure se développe au même moment que les intestins, lors du passage à une alimentation exogène (versus poche vitelline (Hart, Wrathmell et al., 1986). Elle est composée de deux populations cellulaires différentes : granulocytes, macrophages, cellules dendritiques, lymphocytes et plasmocytes dans la lamina propria et la sous-muqueuse, et lymphocytes T (majoritairement) et B dans l'épithélium. Cet organe constitue donc une réserve de leucocytes au niveau digestif (Lauriano, Pergolizzi et al., 2019).

b. Cellules sanguines

Les organes hématopoïétiques sont donc à l'origine de l'ensemble des cellules sanguines circulantes à savoir : érythrocytes, thrombocytes et leucocytes. Les leucocytes regroupent les monocytes, lymphocytes et granulocytes.

Comme le reste des vertébrés non-mammifères, les Élasmobranches possèdent des érythrocytes et thrombocytes nucléés. Ainsi une fraction de l'érythropoïèse totale est réalisée directement dans le sang périphérique par mitose, environ 1% (Thrall, Weiser et al., 2022).

Il n'existe pas de consensus dans la littérature concernant la classification ni même la description de ces cellules. Cette divergence scientifique est particulièrement frappante concernant les granulocytes. Les différences de taille, forme, granulation et coloration sont à l'origine de nombreuses tentatives de classification de ces cellules. Certaines études regroupent même avec les granulocytes un type spécifique de thrombocyte. Une des difficultés majeures de cette classification est que certaines cellules n'ont pas d'équivalent chez les mammifères.

La description de ces cellules et leur classification est donc un sujet de recherche d'importance afin de pouvoir mieux appréhender le fonctionnement du système hématopoïétique des Élasmobranches. Dans cette optique, nous proposons ici une description succincte et simplifiée des cellules sanguines qui permettra au lecteur d'apprécier le fonctionnement général du système hématopoïétique des Élasmobranches. En deuxième partie de cette thèse, une étude expérimentale sera conduite dans le but d'appréhender plus précisément cette diversité.

(1) Erythrocytes

Les érythrocytes des Élasmobranches sont nucléés. Il s'agit de la cellule sanguine la plus abondante (de l'ordre de $0.5 \cdot 10^6$ cellule/ μL). Leur morphologie est comparable à celle des oiseaux et des poissons téléostéens mais ils sont de plus grande taille. Ce sont des cellules ellipsoïdes de 20-25 μm de long.

Le cytoplasme est uniforme pâle bleuté à rosé selon la coloration, le noyau est central rond à ovale plus profondément basophile (en coloration Romanowsky), presque violet, contenant de la chromatine sous forme condensée (Arnold et Delaune, 2022). Le cytoplasme bien qu'homogène contient parfois des zones légèrement plus pâles ou des vacuoles, associées à la dégénérescence des organelles (Thrall, Weiser et al., 2022)(Stokes et Firkin, 1971).

Chez de nombreuses espèces, on note un certain degré d'anisocytose et de polychromasie. Il n'est notamment pas rare de trouver sur un frottis des érythrocytes immatures, les Élasmobranches réalisant en faible quantité de l'érythropoïèse au niveau périphérique (1%)(Thrall, Weiser et al., 2022)(Saunders, 1966)(Stokes et Firkin, 1971)(Sherburne, 1974)(Zapata et Carrato, 1981). Ce sont des cellules plus rondes, légèrement plus petites en taille, avec un cytoplasme bleu pâle à bleu gris et un noyau plus large hétérochromatique. Le rapport nucléocytoplasmique est donc plus important que pour les érythrocytes matures. La quantité d'hémoglobine augmentant dans le cytoplasme lors de la maturation, il prend alors une teinte plus foncée en coloration standard. Des érythroblastes peuvent être aperçus : ce sont des cellules complètement rondes avec un noyau violet foncé de taille importante et une très fine bande de cytoplasme bleu intense le ceinturant. Il est aussi possible d'observer directement des cellules en phase de mitose (Arnold et Delaune, 2022)(Walsh et Luer, 2004)(Clauss, Dove et al., 2008).

Fonction :

La fonction principale des érythrocytes chez les Élasmobranches, comme au sein des autres taxons, est le transport de l'oxygène dans le sang. L'efficacité de cette fonction est modulée par la concentration en hémoglobine des cellules ainsi que l'efficacité des échanges gazeux (Thrall, Weiser et al., 2022).

Evaluation des paramètres associés et facteurs de variations :

L'extrapolation aux Élasmobranches des valeurs des différents paramètres relatifs au système hématopoïétique mesurés chez les poissons téléostéens ne semble pas appropriée du fait des grandes différences physiologiques existantes, notamment du point de vue du système de transport des gaz sanguins (Thrall, Weiser et al, 2022)(Campbell et Grant, 2022).

Du fait du caractère nucléé des érythrocytes, la numération érythrocytaire totale (NGT, numération globulaire totale) est réalisée manuellement, avec un hémocytomètre ou un compteur électronique. Trois méthodes sont utilisées en pratique : le système Erythro-pette™, la solution de Natt-Herricks et la solution de Dacie modifiée. La solution de Natt-Herricks permet de réaliser simultanément un comptage leucocytaire et thrombocytaire. Le principe est similaire pour l'ensemble des techniques : diluer le sang, colorer les cellules, et compter ces-dernières grâce à un hématocytomètre au microscope.

Les paramètres propres aux érythrocytes (VCM, CCMH et TCMH = Volume Corpusculaire Moyen, Concentration Corpusculaire Moyenne en Hémoglobine, Teneur Corpusculaire Moyenne en Hémoglobine) peuvent être calculés selon les formules standard. La mesure directe électronique du VCM s'avère cependant plus sensible que le calcul pour évaluer les variations de taille de globules rouges. Les facteurs de variation sont le degré de maturité cellulaire, l'espèce, la saison et le régime alimentaire.

Afin de déterminer la concentration en hémoglobine chez les poissons, la même méthode que pour les reptiles et oiseaux est recommandée, à savoir par cyanméthémoglobine après hémolyse. Les valeurs attendues sont de l'ordre de 5-10g/dL.

L'hématocrite est un paramètre espèce-dépendant qui semble corrélé au niveau d'activité basal (les espèces moins actives ont un hématocrite plus bas que pour les espèces fortement actives)(Clauss, Dove et al., 2008). Les Élasmobranches ont des hématocrites plus faibles que les poissons téléostéens. De même, les espèces pélagiques ont des valeurs d'hématocrite supérieures à celles des espèces de fond. Il existe des variations selon l'âge, le sexe, le statut reproducteur, la qualité de l'eau, la photopériode, le régime alimentaire, la saisonnalité, le site de ponction (plus bas au niveau du sinus dorsal), l'état de stress. Par exemple, une légère diminution de l'hématocrite (de l'ordre de quelques pourcents) est décrite en cas de jeûne chez les Élasmobranches (Hartman, Lewis et al., 1941).

En absence de références publiées, des valeurs comprises entre 20 et 45% sont considérées normales (Thrall, Weiser et al, 2022).

Un hématoците inférieur à 20% est signe d'anémie chez le poisson. Une exception notable concerne *Heterodontus portusjacksoni* dont les valeurs basales sont physiologiquement très basses (Thrall, Weiser et al, 2022).

Les causes d'anémie sont :

- Pertes sanguines (trauma, parasitisme, déficience en vitamine K, septicémie)
- Hémolyse (toxines bactériennes ou environnementales, métaux lourds, nitrites, infections virales, carences, hémoparasites)
- Défaut de production

Une augmentation de la concentration sanguine en érythrocytes immatures et polychromatiques est signe d'anémie régénérative. Du fait de la taille inférieure des cellules immatures à celle des cellules matures, une microcytose est généralement associée à des anémies hémorragiques ou hémolytiques (Thrall, Weiser et al, 2022).

Le parasitisme est une cause majeure et fréquente d'anémie chez les Élasmobranches, notamment sauvages (Grant et Campbell, 2020).

Chez le poisson une anémie normochrome microcytaire est associée au stress environnemental comme la surpopulation.

Une anémie avec présence d'érythrocytes au noyau pycnotique (condensé), d'érythrocytes anucléés et d'érythrocytes fragmentés est associée à un dysfonctionnement de la fonction de filtration des cellules en sénescence du sang par la rate. Ceci peut être observé en cas de désordres nutritionnels comme une carence en vitamine E ou en acide folique ou en cas d'intoxication.

Une intoxication aux métaux lourds est à l'origine d'une anémie macrocytaire par gonflement des érythrocytes et hémolyse (Wosnick, Niella et al., 2021).

Enfin, une carence en vitamine B12 est associée à une anémie hypochromique chez les Élasmobranches.

Une polycythémie (hématocrite > 45%) peut être la conséquence d'une déshydratation, d'hypoxie, stress, contraction splénique, gonflement érythrocytaire (rare) ou retrouvée chez des mâles actifs sexuellement. En cas de déshydratation on observera simultanément une augmentation de l'osmolalité du plasma ainsi que de la concentration en protéines totales (Thrall, Weiser et al, 2022).

(2) *Thrombocytes* :

Les thrombocytes des Élasmobranches sont nucléés. La morphologie des thrombocytes varie selon l'espèce : circulaire, allongé ou en fuseau. Les thrombocytes matures et non réactifs sont généralement ovales et allongés, tandis que les thrombocytes immatures sont plus ronds et les thrombocytes réactifs amassés et en fuseau (Thrall, Weiser et al., 2022). Leur taille varie aussi selon l'espèce. A titre d'exemple, une étude rapporte chez *Scyliorhinus canicula* la présence de thrombocytes en fuseau de 16.25*7µm (Parish, 1985).

Les thrombocytes sont plus petits que les érythrocytes, avec un rapport nucléocytoplasmique supérieur. Le cytoplasme varie de non coloré à bleu pâle, parfois légèrement rosé (Saunders, 1966)(Sherburne, 1973)(Thrall, Weiser et al., 2022). Le noyau est condensé, violet foncé, de forme suivant celle de la cellule.

D'un point de vue morphologique ils peuvent parfois être confondus avec de petits lymphocytes matures. Les lymphocytes ont généralement un cytoplasme un peu moins abondant et basophile avec un noyau de plus grande taille et moins condensé.

Un second type de thrombocyte est décrit dans la littérature et retrouvé uniquement chez certaines espèces de requins. De forme et taille généralement similaires, ces derniers présentent un nombre variable de granules cytoplasmiques rondes éosinophiliques (Walsh et Luer, 2004). La classification de ces thrombocytes de type b (Parish, 1986) ou thrombocytes granulés (GT)(Arnold, 2005) n'est pas constante dans la littérature. Il n'est donc pas établi s'ils doivent être considérés comme un type de granulocytes.

Fonction :

Leur rôle primaire est la coagulation en cas de brèche vasculaire. La coagulation chez les Élasmobranches repose cependant majoritairement sur la voie extrinsèque, favorisée par l'action de l'eau de mer, de fluides riches en calcium ainsi qu'une organisation particulière du derme (Thrall, Weiser et al., 2022).

De plus, par observation d'une activité phagocytaire, une fonction immunitaire a été mise en évidence chez certaines espèces (Smith, Sim et al., 2014). Les débris phagocytaires présents dans le cytoplasme peuvent alors être confondus avec des granules cytoplasmiques (Hine, 1992).

La fonction des thrombocytes granulés n'a pas été établie à ce jour (Arnold, 2005)(Persky, Williams et al., 2012).

Evaluation des paramètres associés et facteurs de variations :

Un comptage thrombocytaire peut être réalisé de la même façon que pour les érythrocytes grâce à la solution de Natt-Herricks. La formation d'agrégats de thrombocytes peut parfois empêcher de réaliser un comptage total. Il n'existe pas dans la littérature de valeurs de référence générale concernant la numération des thrombocytes des Élasmobranches. Une thrombopénie peut résulter de variations environnementales comme une augmentation de la température ou de la photopériode (Thrall, Weiser et al., 2022)

La coagulation prend plus de temps chez les requins et raies (de l'ordre de 20 minutes) que les poissons téléostéens (5 minutes) (Campbell et Grant, 2022). Chez les requins, l'agrégation plaquettaire est réversible sous l'effet de la température. De plus, contrairement aux mammifères, elle ne dépend pas de la présence de thrombine. Les glucocorticoïdes diminuent la concentration sanguine en thrombocytes augmentant ainsi les temps de coagulation. Une déficience en vitamine K est associée à une augmentation des temps de coagulation (Campbell et Grant, 2022).

(3) *Leucocytes* :

Lymphocytes :

Les lymphocytes sont pour la quasi-totalité des espèces d'Élasmobranches les leucocytes les plus abondants (Thrall, Weiser et al., 2022). Ils représentent 1% de l'ensemble des cellules circulantes et 50-75% des leucocytes totaux (Walsh et Luer, 2004). Ce sont des cellules plus ou moins circulaires (souvent moulées par les cellules adjacentes ou déformées à l'étalement du frottis) au large noyau circulaire basophile de chromatine grossièrement agglomérée et entouré de fines marges cytoplasmiques bleues pâles. Le rapport nucléo-cytoplasmique est élevé. De fins pseudopodes peuvent parfois émerger du cytoplasme. Ce-dernier contient de larges mitochondries et de nombreux ribosomes. En microscopie électronique on observe dans le noyau un nucléole entouré d'une marge périphérique de chromatine plus dense. Les lymphocytes ne présentent pas d'activité phagocytaire (Morrow et Pulsford, 1980).

Les lymphocytes réactifs ressemblent à ceux des oiseaux et mammifères, avec un cytoplasme abondant et basophile.

Des cellules plasmiques peuvent aussi être observées (Thrall, Weiser et al., 2022).

La taille des lymphocytes diminue avec leur degré de maturité, le noyau occupant en parallèle une proportion plus importante de la cellule (Thrall, Weiser et al., 2022). Il n'est donc pas rare d'observer de larges lymphocytes immatures au cytoplasme plus abondant (Walsh et Luer, 2004). Les lymphocytes matures mesurent 5 à 10µm de diamètre.

Monocytes :

Les monocytes des Élasmobranches ressemblent à ceux des mammifères et oiseaux. Leur taille est de l'ordre de 10-20µm de diamètre (Thrall, Weiser et al., 2022)(Parish, 1985)

Ils représentent 0 à 3% des leucocytes totaux (Walsh et Luer, 2004), jusqu'à 6% pour *Scylliorhinus canicula* (Parish, 1985). Ce sont de larges cellules rondes (rarement irrégulières) mononucléées au cytoplasme agranulaire bleu à bleu-gris. Des vacuoles cytoplasmiques, comparées à des billes de verre, peuvent être présentes dans le cytoplasme. Le noyau prend souvent une forme de rein/haricot (Saunders, 1966) bien qu'il puisse aussi être rond ou à l'inverse bilobé/indenté (Walsh et Luer, 2004). Le ratio nucléo-cytoplasmique est généralement inférieur à 1 (noyau <50% de la cellule). La chromatine est plus granuleuse et moins dense que celle des lymphocytes, avec un aspect « dentelé ». La présence de pseudopodes peut rendre légèrement indistinctes les contours de la cellule. Il est possible de différencier les monocytes des granulocytes immatures et lymphocytes par réaction positive et non-spécifique à l'estérase.

Parish (1985) a mis en évidence en microscopie électronique que ces cellules contenaient des fragments cellulaires, démontrant ainsi une activité d'endocytose. Ces cellules migrent vers les tissus où elles se différencient en macrophages. Elles ont alors une activité phagocytaire tout en libérant des cytokines régulatrices de la fonction immunitaire et impliquées dans le processus inflammatoire (Walsh et Luer, 2004).

Granulocytes :

Il existe une hétérogénéité forte inter-espèces concernant la taille, forme, granulation et coloration des granulocytes, ainsi que la présence ou non de leurs différents types, ce qui a conduit à des tentatives de classification multiples. La majorité de ces classifications sont basées sur des comparaisons aviaires plutôt qu'avec des mammifères et les études sur les Élasmobranches souvent réalisées sur le modèle *S. canicula* (Petite roussette).

Une différence majeure entre classifications dans la littérature est le comptage ou non d'un type particulier de thrombocyte granulé comme granulocytes. Nous n'avons pas choisi cette option et tous les thrombocytes ont été présentés au sein de la partie dédiée.

Les granulocytes décrits chez les Élasmobranches sont de 4 types. Selon les études, leur nom varie. Le tableau I reprend les principales nomenclatures développées historiquement.

	Mainwaring et Rowley, 1985	Parish, Wrathmell et al. 1985	Morrow et Pulsford, 1980
Eosinophile	G1	1a et 3	I
Neutrophile	G2	1b	II
Hétérophile	G3	2	III
Basophile	G4	Thrombocyte type b	IV

Tableau I. Comparaison des différentes nomenclatures existantes concernant les granulocytes des Élasmobranches.

Cependant, les tentatives de nomenclature des basophiles posent question. Il est possible que les cellules décrites comme G4/thrombocyte type b/IV correspondent à des thrombocytes granulés et non des basophiles.

Plusieurs études utilisent aussi les dénominations FEG (Fine Eosinophilic Granulocyte) et CEG (Coarse Eosinophilic Granulocyte) concernant respectivement les hétérophiles et éosinophiles, développées par Arnold (2005).

Enfin, un ouvrage de référence récent inverse les nomenclatures présentées ci-dessus concernant les hétérophiles et éosinophiles (Thrall, Weiser et al., 2022). Les hétérophiles correspondent alors à la lignée G1/type I et éosinophiles à la lignée G3/type III.

- Hétérophiles :

Il s'agit du granulocyte le plus commun, représentant 10 à 30% des leucocytes totaux. Il est considéré comme un analogue des neutrophiles des mammifères d'un point de vue fonctionnel. Son nom vient de ses propriétés tinctoriales variables.

Le cytoplasme est non coloré, contenant des granules généralement en fuseau mais parfois sphériques, légèrement éosinophiliques. La forme et coloration des granules varie fortement entre espèces et selon le degré de maturité de la cellule. Le noyau peut être partiellement recouvert par les granules. Dans certains cas la distinction

précise des granules est impossible, donnant l'impression d'un cytoplasme flou et rosé. Le noyau est excentré, multilobé (2 ou 3 lobes généralement), avec une chromatine grossière et agglomérée bleue à violette. (Walsh et Luer, 2004)(Thrall, Weiser et al., 2022).

- Eosinophiles :

Ils représentent 0 à 10% des leucocytes totaux. De même taille que les hétérophiles, les éosinophiles présentent des granules cytoplasmiques éosinophiliques généralement plus rondes, même s'il est possible d'observer des granules en fuseau chez certaines espèces.

Afin d'illustrer la diversité de forme et l'intensité de coloration des granules des éosinophiles, voici quelques exemples :

- Requin-baleine (*Rhynchodon typus*) : intensité de coloration moyenne, larges fuseaux

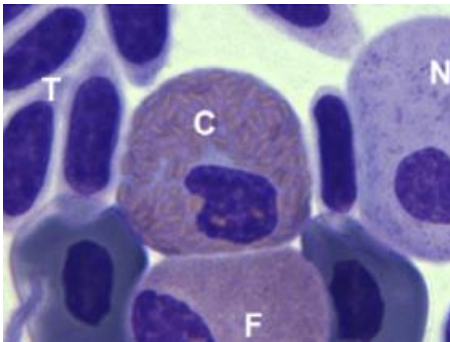


Figure 2. Eosinophile (C) de *R. typus* (Clauss, Dove et al., 2008)

- Raie pastenague américaine (*Dasyatis americana*) : coloration intense, courts cigares

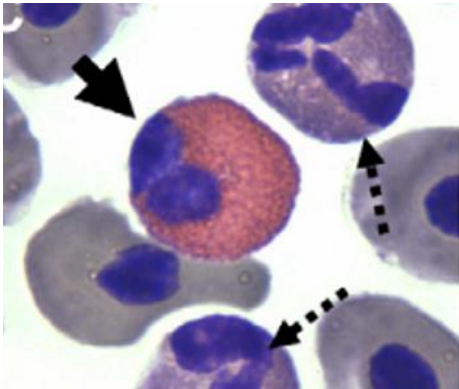


Figure 3. Eosinophile de *D. americana* (flèche pleine) (Claus, Dove et al., 2008)

- Requin gris (*Carcharhinus plumbeus*) : faible coloration, sphériques.



Figure 4. Illustration d'un éosinophile de *C. plumbeus* (Arnold, 2005)

Le noyau est lobé, avec une chromatine grossière et agglomérée bleue à violette, plus visible que celle des hétérophiles. (Walsh et Luer, 2004)(Thrall, Weiser et al., 2022).

- Neutrophiles :

Cellule à l'existence controversée, il pourrait s'agir d'un artefact de coloration des éosinophiles ou hétérophiles. Il s'agit de cellules rondes de taille légèrement supérieure aux éosinophiles et hétérophiles (Stokes, 1971), avec un cytoplasme

sans granules et non coloré. Le noyau, de coloration violette, est excentré et polymorphe. (Walsh et Luer, 2004)(Thrall, Weiser et al., 2022).

- Basophiles :

Ce sont les granulocytes les plus rares, représentant autour d'un pour cent des leucocytes totaux. Ce sont des cellules rondes, au noyau excentré et lobé d'un bleu clair. Le cytoplasme de couleur violette contient de larges granules basophiliques bleues foncées à violettes, rondes et en quantité inférieure aux éosinophiles et hétérophiles. Les granules peuvent parfois obscurcir le noyau par superposition. (Walsh et Luer, 2004)(Thrall, Weiser et al., 2022).

Fonctions, évaluation des paramètres associés et facteurs de variations :

En dehors de toute pathologie, le comptage leucocytaire total varie selon l'espèce, l'âge (leucocytes plus hauts chez les juvéniles), le sexe, la saison et les conditions de vie (nutrition, élevage, qualité de l'eau, densité : augmentation des leucocytes en cas de mauvaises conditions).

Un stress, une inflammation, une infection, des désordres nutritionnels ainsi que d'autres facteurs intrinsèques et extrinsèques sont à l'origine d'une réponse leucocytaires chez les Élasmobranches.

L'interprétation des variations des différentes populations de granulocytes est délicate car leur fonction individuelle n'est pas connue en détail.

Une activité phagocytaire a été mise en évidence chez les **hétérophiles** et **neutrophiles** (Walsh et Luer, 1998). Une augmentation des neutrophiles ou hétérophiles est souvent associée à une inflammation notamment d'origine infectieuse (bactérienne, virale ou parasitaire). Le ratio granulocytes/lymphocytes des Élasmobranches est normalement bas, inférieur à 0.5. Une augmentation du rapport,

en cas de granulocytose (notamment hétérophiles et neutrophiles) et lymphopénie, peut être associé chez le requin à une septicémie bactérienne. En cas de pathologie systémique sévère (septicémie, mycose, nécrose tissulaire) des changements toxiques sont décrits chez les neutrophiles et hétérophiles. Ils comprennent : augmentation de la basophilie cytoplasmique, vacuolisation, granulation anormale (dégranulation, granules plus basophiles ou coalescence des granules en larges granules rondes pour les hétérophiles) et dégénérescence du noyau. La sévérité des changements toxiques est liée à la sévérité et au pronostic de la pathologie. La vacuolisation est synonyme d'un leucogramme inflammatoire, peu importe le comptage leucocytaire total (Thrall, Weiser et al., 2022).

Les facteurs de stress comme la manipulation sont à l'origine d'une réponse similaire à celle des vertébrés supérieurs à savoir une leucopénie associée à une lymphopénie et une granulocytose (neutrophilie et/ou hétérophilie). Ces changements peuvent persister plusieurs jours post stimulus (Thrall, Weiser et al., 2022).

Les **éosinophiles** participent à la réponse inflammatoire mais leur capacité phagocytaire est limitée comparée à celle des hétérophiles et neutrophiles (Walsh et Luer, 1998). Ils participent à la réponse à une stimulation antigénique et interviennent dans le contrôle des infections aux métazoaires. Les divers chercheurs ayant étudiés le mode de fonctionnement de ces cellules ont émis l'hypothèse qu'il s'agirait du même mécanisme que chez les autres vertébrés : les éosinophiles seraient impliqués dans la réponse immunitaire face aux parasites par dégranulation et relargage de facteurs cytotoxiques (Thrall, Weiser et al., 2022).

Les **monocytes** ont une activité phagocytaire importante et participent à la réponse inflammatoire aiguë chez les poissons. Une monocytose peut être liée à un état inflammatoire mais a aussi été décrite en cas d'injections ou de corps étrangers (Thrall, Weiser et al., 2022).

Les **lymphocytes** jouent un rôle majeur dans la réponse humorale et cellulaire de l'immunité, comme au sein des autres taxons. Monocytes et lymphocytes semblent être capable de cytotoxicité similaire à celle décrite pour les cellules cytotoxiques des mammifères. Chez les poissons téléostéens, les lymphocytes B produisent des IgM. Une lymphocytose est alors en faveur d'une stimulation antigénique tandis qu'une lymphopénie est synonyme d'immunosuppression comme en cas de stress. Toujours

chez les poissons téléostéens, une activité phagocytaire et microbicide des lymphocytes B a été mise en évidence. Une leucopénie et lymphopénie peuvent aussi être consécutives à une septicémie. A noter qu'une augmentation de la photopériode ou de la température peut aussi être à l'origine d'une leucopénie et lymphopénie (Thrall, Weiser et al., 2022).

Les **basophiles** seraient impliqués dans les réactions d'hypersensibilité (Walsh et Luer, 2004).

Enfin, il est à noter que des leucocytes immatures peuvent être retrouvés chez des Élasmobranches sains, mais qu'un left shift est rapporté en cas d'infection ou d'inflammation.

Le suivi dans le temps du leucogramme chez les Élasmobranche est intéressant car bien corrélé à l'évolution de la maladie et à la réponse au traitement (Thrall, Weiser et al., 2022).

c. Exploration clinique

La réponse du système hématopoïétique aux variations physiologiques et pathologiques de l'état général des Élasmobranches a été présentée dans la sous-partie précédente, ainsi que les différents paramètres cliniquement utiles dans ce cadre. En revanche d'autres paramètres, non-propres au système hématopoïétique, sont à mettre en lien avec un dysfonctionnement ou une réaction de ce-dernier.

Ainsi, une accumulation d'anticorps dans l'organisme (infection, désordre immunitaire) se traduira par une augmentation de la concentration plasmatique en protéines (il s'agit donc d'un paramètre indirect de l'état de santé de l'animal)(Semeniuk, Bourgeon et al., 2009).

Des pertes en sang totales seront, comme chez les autres vertébrés, à l'origine d'une hypoprotéinémie (Otway, Ellis et al., 2011).

7. Tableau récapitulatif des facteurs de variation documentés pour les différents paramètres biochimiques et hématologiques identifiés

L'ensemble des données présentées dans cette partie permet d'établir un tableau récapitulatif de l'ensemble des données disponibles dans la littérature concernant les facteurs de variations connus des principaux paramètres biochimiques et hématologiques. Ce tableau permet de retrouver pour chaque paramètre son utilité dans l'évaluation de l'état de santé des différents systèmes biologiques ainsi que d'autres causes décrites de variation de sa valeur comme des modifications environnementales ou des artefacts.

Paramètre	Diminution	Augmentation
1- α -OHB		Stress 28, difficile à doser
AA libres		Post-prandial 15
ACTH		Stress 27
Alanine		Post-prandial 15
ALAT		Hépatopathie 36
ASAT		Stress 9 Lésion musculaire 12 Hépatopathie 36 Carence en vitamine E 36 Jeûne 36 Lésion cardiaque 36 Septicémie 36
Basophiles	Augmentation de la température 41 Augmentation de la photopériode 41 Ponction sanguine au sinus dorsal 42	Juvéniles 41 Mauvaises conditions environnementales 41 Réactions d'hypersensibilité 41
Bicarbonates	Stress 24 Hypoxie 32	Hypoxie 34
Bilirubine		Obstruction des canaux biliaires 40,41 +/- lésions des hépatocytes 41
Calcium Ca		Période de reproduction 5,6 Stress 9 Augmentation de la salinité du milieu 16 Insuffisance rénale 36 Lésion musculaire 36
Chlorure Cl	Diminution de la salinité de l'environnement 1,17	Augmentation de la salinité de l'environnement 1,16

	Diminution des apports 1,19 Variabilité inter individus 1	Augmentation des apports 1 Variabilité inter individus 1 Post-prandial 15 (Stress 23) Si augm Na : dysfonctionnement glande rénale 36
Cholestérol	Etat nutritionnel (carence) 1,4,20 Régime alimentaire 4	Etat nutritionnel (augmentation des apports) 1,4,20 Régime alimentaire 4 Affection pancréatique 4
CK		Effort/lésion musculaire 10 Myopathie de capture 11
Corps cétoniques		Jeûne 13
Créatinine		Insuffisance rénale 36 Lésion musculaire/myopathie de capture 38
Eosinophiles	Augmentation de la température 41 Augmentation de la photopériode 41 Ponction sanguine au sinus dorsal 41	Juveniles 41 Mauvaises conditions environnementales 41 Infections notamment parasitaires 41
Glucose	Stress sévère (réponse tardive) 8 Maladie hépatique (défaut production) 36 Intoxication au cuivre et zinc 36	Etat nutritionnel (nourrissage fréquents) 1 Stress 1,4 Effort intense 10 Jeûne chez certaines espèces 14 Si suivi d'une hypoglycémie rapide : septicémie 36
Hématocrite	Juvenile 5 Pertes sanguines (parasitisme, trauma, déficience vitamine K, septicémie) 37, 41 Hémolyse (toxines, métaux lourds, nitrites, virus, carences, hémoparasites) 41 Défaut de production 41 Si cellules déformées : dysfonctionnement splénique (carence vitamine E ou acide folique, intoxication) 41 Jeûne 19	Stress 29 (Hypoxie chez <i>C punctatum</i>) 33 Erythrocytes immatures 41 HCT + osmolalité + PT : déshydratation 41 Contraction splénique 41 Mâle actif sexuellement 41
Hétérophiles	Augmentation de la température 41 Augmentation de la photopériode 41 Ponction sanguine au sinus dorsal 42	Juveniles 41 Mauvaises conditions environnementales 41 Inflammation d'origine infectieuse 41 Si lymphopénie : septicémie

		bactérienne 41
Lactate		Effort/lésion musculaire 10 Stress 25 Hypoxie 32 Accumulation de métaux lourds dans les branchies 39
LDH		Stress 9 Myopathie de capture 11 Diminution de la salinité 30 Hypoxie 31
Lymphocytes	Associé hétérophilie/neutrophilie : septicémie bactérienne 41 Associé leucopénie + neutrophilie/hétérophilie : stress 41 Augmentation de la température 41 Augmentation de la photopériode 41 Ponction sanguine au sinus dorsal 42	Juvéniles 41 Mauvaises conditions environnementales 41 Stimulation antigénique 41
Magnésium	Déficit nutritionnel 18,19	Augmentation de la salinité du milieu 16 Excès d'apport 18 Stress 24 Altération des tubules rénaux 35
Méthémoglobine		Effort/stress 23
Monocytes	Augmentation de la température 41 Augmentation de la photopériode 41 Ponction sanguine au sinus dorsal 42	Juvéniles 41 Mauvaises conditions environnementales 41 Inflammation (notamment aigue) 41 Injections, corps étrangers 41
Neutrophiles	Augmentation de la température 41 Augmentation de la photopériode 41 Ponction sanguine au sinus dorsal 42	Juvéniles 41 Mauvaises conditions environnementales 41 Inflammation d'origine infectieuse 41 Si lymphopénie : septicémie bactérienne 41
Osmolalité	Diminution de la salinité 30	Post-prandial 15 Augmentation de la salinité du milieu 16 Stress 22
PAL		Stress 9 Hépatopathie 36
pH	Stress 24 Hypoxie 32	Hypoxie 34
Phosphate		(Stress 23)

		Altération des tubules rénaux 35
Potassium K	Augmentation ou diminution de la salinité de l'environnement 1,16 Diminution des apports 1 Variabilité inter individus 1 Age-dépendant 1 Pertes digestives ou cutanées 41 Intoxication aux nitrites 41	Augmentation des apports 1 Variabilité inter individus 1 Hémolyse de l'échantillon 1 Age-dépendant 1 Stress 9 Insuffisance rénale 36 Lésions musculaires 36 Accumulation de métaux lourds dans la glande rectale 40
Protéines	Défaut d'apport 4 Parasitisme 37 Insuffisance hépatique 36 Pertes sanguines 36 Infection septicémique à <i>Aeromonas</i> 36	Etat de santé général (accumulation d'anticorps) 4 Régime alimentaire 4
Pyruvate		Effort/lésion musculaire 10
Sodium Na	Diminution de la salinité de l'environnement 1 Diminution des apports 1,19 Variabilité inter individus 1	Augmentation de la salinité de l'environnement 1,16 Augmentation des apports 1 Variabilité inter individus 1 (Stress 23) Si augm Cl : dysfonctionnement glande rénale 36
Sulfate		Altération des tubules rénaux 41
Thrombocytes	Augmentation de la température 41 Augmentation de la photopériode 41 Glucocorticoïdes 37	
TMAO	Diminution de la salinité 30	Post-prandial 15 Augmentation de la salinité du milieu 16
Triglycérides	Etat nutritionnel 21	Affection pancréatique 4 Régime alimentaire 4,20
Urée	Insuffisance hépatique (défaut production) 1,7 Insuffisance rénale (pertes) 1,3,7 Espèce d'eau douce 2 Etat homéostatique 3 Diminution de la salinité du milieu 17 Jeûne 19 Stress 26	Etat homéostatique 3 Post-prandial 15 Augmentation de la salinité du milieu 16 Lésions branchiales 41,39
VCM, CCMH et TCMH	VCM+HCT : hémorragie ou hémolyse, stress	Erythrocytes immatures 41 VCM (+ diminution HCT) :

	environnemental 41 CCMH+HCT : carence vitamine B12 41	intoxication aux métaux lourds 39
--	---	--------------------------------------

1. Cusack, Field et al. 2016
2. Ballantyne et Robinson, 2010
3. Adams, Greeley et al., 2003
4. Pérez-Rojas, Mejia-Falla et al., 2021
5. Clauss, Dove et al., 2008
6. Palmeiro, Rosenthal et al., 2007
7. Harms, Ross et al., 2002
8. Otway 2020
9. Wells, McIntyre et al., 1986
10. Crabtree, Higgins, et al., 1972
11. Smith, Warmolts et al., 2004
12. Cusack, Field et al., 2016
13. Zammit et Newsholme, 1979
14. Ballantyne, 1997
15. Kajimura, Walsh et al. 2006
16. Tunnah, Mackellar et al. 2016
17. Sulikowski et Maginniss, 2001
18. Crissey, Maslanka et al., 1999
19. Hartman, Lewis et al., 1941
20. Pérez-Rojas, Mejia-Falla et al., 2022
21. Brito, Claudiano et al., 2015
22. Hoffmayer et Parsons, 2001
23. Wells, McIntyre et al ; 1985
24. Cliff et Thurman, 1983
25. Hoffmayer et Parsons, 2001
26. Frick, Reina et al., 2010
27. Fuller, Stell et al. 2020
28. Hazon et Balment, 1998
29. Brill, Bushnell et al. 2008
30. Sulikowski, Treberg et al., 2003
31. Rasmussen et Rasmussen, 1967
32. Speers-Roesch, Richards et al., 2012
33. Chapman et Renshaw, 2009
34. Butler, Taylor et al. 1979
35. Shuttleworth, 1988
36. Otway, Ellis et al., 2011
37. Grant et Campbell, 2020
38. Wood, Kajimura et al., 2005
39. Wosnick, Niella et al., 2021
40. Sibout, 2022
41. Thrall, Weiser et al., 2022
42. Dove, Arnold et al., 2010

Tableau II. Etiologies des variations de concentration plasmatique (ou valeurs) de différents paramètres biochimiques et hématologiques chez les Élasmobranches

II. Application pratique et facteurs limitants

De nombreux paramètres hématologiques et biochimiques sont donc à notre portée afin d'améliorer la prise en charge médicales des principales pathologies des Élasmobranches. Il s'agit maintenant d'accéder à ces paramètres, en pratique. Cette partie vise donc à fournir un ensemble de protocoles et recommandations pour la réalisation de ces examens complémentaires. Seront donc couverts les sujets suivants : la capture et la contention des animaux, la réalisation d'une prise de sang sur requins et raies, les techniques de biochimie et d'hématologie, ainsi que les divers facteurs pré-analytiques pouvant impacter les résultats.

1. Capture

Que cela soit dans le cadre d'une gestion zootechnique ou médicale en captivité, ou bien en milieu naturel pour des besoins de recherche ou mis en captivité, la capture d'un Élasmobranche est une phase critique dangereuse pour l'animal comme le manipulateur. De la mortalité est en effet rapportée dans la littérature lors de captures en cas de stress trop intense. Il s'agit donc de raccourcir au mieux la durée de cette étape et de manipuler l'animal le moins possible.

Il existe quatre grands types de techniques de capture : le filet, le piégeage, l'hameçonnage et le ciblage.

La technique employée est à adapter au mode de vie de l'animal et à son milieu : animal de fond, surface, récif, pleine mer, sédentaire, actif ... « Elasmobranch husbandry » (Smith, Warmolts et al., 2004) fournit une liste très complète d'espèces d'Élasmobranches avec les méthodes spécifiques de capture, qui ont réussies, recensées pour chacune d'elles.

Le filet est une technique manquant de spécificité dans les espèces capturées, pouvant être à l'origine de lésions certaines sur les poissons capturés (abrasion de la peau, confinement important...) et prolongeant la durée de capture. Les profondeurs

de captures pouvant atteindre parfois plusieurs centaines de mètres, il est important de réduire au maximum la vitesse de remontée du filet (Smith, Warmolts et al., 2004). Bien qu'étant employée pour son aspect pratique elle n'est donc pas à privilégier.

Le piégeage est réalisé avec appât ou non. Sans appât, on utilise le comportement naturel de nage de l'animal ou l'effet de la marée pour le piéger en filet. C'est une technique minimisant le stress de l'animal, ayant toujours la possibilité de nager au sein du filet de capture. *Prionace glauca* et *Isurus oxyrinchus* sont deux espèces dont la capture n'est décrite que de cette façon (Smith, Warmolts et al., 2004).

La méthode la plus commune de capture en milieu naturel est l'hameçonnage avec appât. Les requins notamment sont des espèces au comportement alimentaire opportuniste permettant la mise en place de cette pratique. L'hameçonnage est réalisé soit avec de longues lignes avec multiples hameçons soit individuellement (la vitesse de sortie de l'eau est plus courte pour l'animal, engendrant moins de stress et dommages). La technique dite de « block-line » permet de réduire le stress de capture : l'hameçon est relié au point fixe de la ligne par un câble de grande longueur permettant à l'animal de nager correctement pendant cette phase. Le danger principal des hameçons est le risque d'ingestion et ainsi de corps étranger (Lécu, Herbert et al., 2011). Certains hameçons (par exemples le Mustad en cercle, O. Mustad & Son A. S., Gjøvik, Norway) sont conçus pour réduire les dommages physiques à l'animal (Smith, Warmolts et al., 2004). L'ajout d'éléments perpendiculaires à l'hameçon et le maintien en tension de la ligne permettent aussi d'éviter l'ingestion de l'élément.

Enfin, la méthode la moins délétère pour l'animal, et la plus couramment utilisée en captivité, est le ciblage. En milieu naturel il s'agit aussi de la technique la plus sélective. Elle peut prendre plusieurs formes : plongeurs avec filets, sacs modifiés, épuisettes (par exemple pour des requins de récifs sédentaires). Certaines espèces peuvent même être capturées à la main par un plongeur. *Poroderma africanum*, *Poroderma pantherinum*, *Haploblepharus edwardsii* et *Haploblepharus pictus* sont par exemple des espèces capturées à la main car se déplaçant très lentement. (Smith, Warmolts et al., 2004). Une équipe de chercheurs a aussi publiée récemment les résultats concluants d'un test de capture de requins zèbres

(*Stegostoma tigrinum*) à la main par immobilité tonique (voir partie ci-dessous) (Williamson et Dudgeon et al. 2018). De nombreuses espèces de raies peuvent aussi être capturées par un hameçon manuel placé sur la pointe de la nageoire pectorale (Smith, Warmolts et al., 2004).

Une particularité notable à rapporter concerne le requin taureau (*Carcharias taurus*). Cette espèce maintient une certaine quantité d'air dans son estomac pour ajuster sa flottabilité. La technique de capture doit donc permettre d'évacuer cet air avant la remontée hors de l'eau afin d'éviter les embolies gastriques (Smith, Warmolts et al., 2004). Pour cela la méthode ciblée est employée avec un hameçonnage à la main de la tête du requin la maintenant en position verticale pour favoriser le « rot ».

2. Contention

Une contention réussie vise à minimiser les risques d'une procédure tant pour l'animal que pour le manipulateur. Bien que des études aient mis en évidence que les poissons ne possèdent pas de structures neuronales identifiées comme permettant de ressentir la douleur au sens où nous l'entendons pour l'humain, ils disposent d'une réponse de type stress, inconsciente, neuroendocrine et physiologique à des stimuli de nociception (Rose, 2002). Une contention adaptée permettant de réduire au maximum ce stress pour l'animal est donc d'importance. Il existe différentes méthodes de contention des Élasmobranches, utilisables seules ou en combinaison, selon l'espèce en question, la durée de la manipulation envisagée, les ressources disponibles ...

L'anesthésie des Élasmobranches est encore un vaste sujet d'étude avec de nombreuses informations encore manquantes dans la littérature. De plus, ce taxon regroupe de nombreuses espèces phylogénétiquement plus ou moins proches, ce qui complexifie la tâche de fournir des protocoles d'anesthésie fiables et sûrs de manière générale.

a. Principes généraux d'anesthésie, spécificité des Élasmobranches

De nombreux paramètres peuvent influencer l'efficacité d'un protocole anesthésique chez les Élasmobranches et sont donc à prendre en compte dans l'élaboration de celui-ci (Smith, Warmolts et al., 2004) :

- La condition générale de l'animal (taille, poids, statut reproducteur, saisonnalité, état de santé, statut nutritionnel, stress) (Topic-Popovic, Strunjak-Perovic et al., 2012).
- Ratio surface branchiale/masse de l'espèce
- Quantité de lipides chez l'individu, notamment dans le foie. Le foie peut représenter une masse importante de l'animal et est une réserve importante de lipides chez les Élasmobranches. Cette quantité de lipide peut alors influencer sur la pharmacodynamie des différents agents anesthésiques selon leur lipophilie.
- Température de l'eau
- L'historique anesthésique de l'animal. Certains chercheurs ont mis en évidence une diminution de la réponse à certains agents anesthésiques après de multiples expositions. Cet effet est encore discuté. (Topic-Popovic, Strunjak-Perovic et al., 2012).
- Le rein des Élasmobranches est différent de celui des mammifères, avec un taux de filtration glomérulaire supérieur et une sélectivité différente, modifiant la pharmacodynamie des agents utilisés. De plus il faut faire attention à la néphrotoxicité de certains agents car le système porte rénal court-circuite une partie du système vasculaire de l'animal avec une filtration immédiate par les reins.
- Les agents utilisés peuvent interagir, comme au sein d'autres taxons, avec les protéines sanguines, ce qui modifie leur biodisponibilité.
- Les connaissances que nous avons des agents anesthésiques, et plus largement de la pharmacologie générale, sur les autres vertébrés notamment les mammifères ne sont pas forcément valides pour les Élasmobranches. Les sites de liaison des molécules diffèrent par exemple chez ces derniers, ce qui

peut aboutir à une absence de réponse de l'organisme ou à une réaction paradoxale suite à l'administration d'une molécule.

- Le choix du site d'injection d'un agent anesthésique peut être à l'origine d'une variation de son efficacité. Certaines espèces présentent par exemple ce que l'on nomme de « l'hétérothermie régionale », correspondant à une vascularisation variable des différentes régions du corps, ce qui modifie la pharmacodynamie des molécules administrées.
- Enfin, les Élasmobranches et notamment les requins ont des muscles à faible contractibilité avec un potentiel de repos positif (le muscle est contracté au repos). Lors de l'injection d'un produit anesthésiant, une partie peut donc ressortir du site d'injection après retrait de l'aiguille et modifier ainsi l'efficacité de l'anesthésie. Certains auteurs préconisent donc d'insérer les aiguilles tangentiellement à l'épiderme plutôt que verticalement (en cas d'intra-musculaire) et de les laisser en place un certain temps, par exemple jusqu'aux premiers signes d'anesthésie de l'animal. (Smith, Warmolts et al., 2004).

b. Monitoring

Comme chez d'autres espèces de vertébrés, des stades anesthésiques ont été décrits chez les Élaémobranches (Smith, Warmolts et al., 2004). Ils sont développés dans le tableau ci-dessous.

Stade	Niveau	Description	Réponse comportementale correspondante
Stade 0		Normal	Nage active. Réactif aux stimuli extérieurs. Tonus musculaire et équilibre normaux.
Stade 1			Désorientation.
	1	Sédation légère	Nage volontaire. Diminution de la réactivité aux stimuli. Equilibre, tonus musculaire et fréquence respiratoire normales
	2	Sédation profonde	Arrêt de la nage volontaire. Absence de réaction aux stimuli. Légère diminution de la fréquence respiratoire et du tonus musculaire. Equilibre normal
Stade 2	1	Narcose légère	Phase d'excitation. Perte de conscience. Excitation (mouvements non coordonnés et désinhibés, réflexes spinaux, l'animal se débat). Respiration irrégulière. Equilibre légèrement diminué.
	2	Narcose profonde	Absence d'équilibre. Diminution de la fréquence respiratoire. Diminution importante du tonus musculaire. Peut réagir à de violents stimuli.
Stade 3			Prélèvements possibles (biopsie...) Quatre niveaux décrits. Dépression respiratoire, cardiovasculaire et diminution des réflexes et du tonus musculaire progressives.
	1	Anesthésie légère	Absence de tonus musculaire.
	2-4	Anesthésie chirurgicale	Procédure chirurgicales légères Fréquence respiratoire et cardiaque fortement diminuées
Stade 4		Dépression médullaire	Arrêt respiratoire. Arrêt cardiaque consécutif sans modification tu stade anesthésique.

Tableau III. Présentation des stades anesthésiques chez les Élaémobranches. Adapté de Smith, Warmolts et al., 2004

Un des premiers signes de début de sédation est la diminution puis l'arrêt des mouvements de la nageoire caudale (Smith, Warmolts et al., 2004).

En outre, l'environnement dans lequel se déroule la manipulation doit être le plus calme possible.

Les principaux paramètres d'importance à suivre lors d'une anesthésie sont les suivants :

- Fréquence respiratoire
- Fréquence cardiaque
- Réflexe de redressement pour la profondeur anesthésique
- Température

Une diminution de la fréquence cardiaque peut être à l'origine d'hypoxie par diminution du débit sanguin dans les capillaires branchiaux, et ce malgré une fréquence respiratoire correcte. (Smith, Warmolts et al., 2004). Ainsi le monitoring des gaz du sang peut s'avérer intéressant pour suivre l'efficacité de la respiration (O₂, CO₂, pH et taux d'acide lactique). Le même matériel que sur mammifères peut être utilisé, par voie artérielle (difficile d'accès chez les Élasmobranches) ou veineuse (plus facile d'accès). Par voie veineuse les valeurs enregistrées seront biaisées mais c'est l'évolution des paramètres dans le temps qui sera d'intérêt.

Un bon indicateur de la qualité des échanges gazeux est la mesure de la concentration en oxygène dissous (DO). Pour cela il convient d'utiliser deux oxymètres, un placé au niveau de l'entrée de la cavité buccale, l'autre au niveau de la sortie de la cinquième branchie. La valeur de DO doit être inférieure en ce second point. Une augmentation de cette valeur sera témoin d'une diminution des échanges gazeux, et donc d'une diminution du débit sanguin. (Smith, Warmolts et al., 2004)

Cette description du monitoring anesthésique correspond à un idéal, à adapter selon la réalité du terrain. De plus, dans le cas de manipulations consistant uniquement en la réalisation d'une prise de sang, la durée totale de cette dernière peut être inférieure à 3 minutes. Dans ces cas-là, un monitoring d'une telle qualité n'est pas nécessairement requis.

c. Méthodes de contention physiques : immobilité tonique.

Plusieurs méthodes de contention physique ont été décrites pour des procédures non-invasives (électronarcose, hypothermie...) mais seule l'immobilité tonique s'avère sans conséquences physiologiques.

Il s'agit d'un mécanisme peu compris qui consiste à placer l'animal en décubitus dorsal (Henningsen, 1994), ce qui induira un état d'immobilité transitoire de l'animal. L'immobilité n'est pas toujours totale et une contention manuelle est souvent nécessaire en plus.

Cette technique a été décrite comme efficace sur de courtes durées chez plusieurs espèces de requins (requin léopard *Triakis semifasciata*, requin pointes noires *Carcharhinus melanopterus*...) et de raies (raie guitare maculée *Rhinobatos productus*, raie pastenague américaine *Dasyatis americana*...). Cette méthode est d'intérêt chez des espèces de petite taille (Smith, Warmolts et al., 2004).

Chez certaines espèces ce phénomène semblerait ne pas être présent (*Urobatis jamaicensis* par exemple) (Henningsen 1994).

Une étude décrit une vitesse d'induction variant de 16.7 secondes à 45.7 secondes pour une durée d'efficacité variant de 34.3 à 274 secondes chez 12 espèces d'Élasmobranches (Henningsen 1994).

d. Méthodes de contention chimiques

Anesthésier un Élasmobranché pour la réalisation d'un acte technique comme une prise de sang permet de faciliter ce dernier, de minimiser le trauma physique en résultant ainsi que de diminuer le stress de l'animal et les changements métaboliques qu'il peut entraîner (Harrenstien et Tornquist, 2005).

L'anesthésie des Élasmobranches peut être réalisée par injection en voie intra-veineuse, intra-péritonéale et intra-musculaire ou par immersion.

La voie d'abord privilégiée en IV est la veine caudale. Cette veine peut aussi être cathétérisée (Stoskopf, Smith et al. 1984). Sur de plus gros individus, pour éviter de

boucher l'aiguille avec le cartilage entourant ce vaisseau, les injections IV peuvent être réalisées à l'aide d'une aiguille spinale avec mandrin ou au niveau d'un autre site comme le sinus dorsal ou le cœur (Smith, Warmolts et al., 2004).

Sur des Élasmobranches de grandes tailles, la voie intra-musculaire est privilégiée. Elle permet de garder une certaine distance avec l'animal potentiellement dangereux, et d'utiliser moins d'agent anesthésiant que pour une technique par immersion. Le site d'injection privilégié est la zone dorso-latérale située juste en arrière de la première nageoire dorsale (Smith, Warmolts et al., 2004). La seringue peut être montée sur tige pour opérer à plus grande distance de l'animal (Smith, Warmolts et al., 2004).

L'anesthésie par immersion présente des avantages comparables en médecine des mammifères à une anesthésie gazeuse, notamment l'absence de contention trop importante lors de l'induction, source de stress. L'animal est plongé dans un bain contenant la molécule anesthésique de choix. Il est aussi possible, notamment pour la phase de maintenance de l'anesthésie sur des procédures plus longues où un système de circulation de l'eau au travers des branchies est mis en place, de diluer le produit anesthésique directement dans ce circuit. Pour des Élasmobranches de grande taille il est possible de vaporiser à haute dose l'agent (par ex du MS-222 tamponné à 1g/L) directement sur les branchies de l'animal pour la phase d'induction. Attention à maintenir la tête de l'animal hors de l'eau dans ce cas jusqu'aux premiers signes de sédation (15 secondes chez le requin citron *Negaprion brevirostris*) (Gilbert et Wood, 1957).

Lors d'une anesthésie, les individus peuvent stopper le processus actif de mouvement d'eau au travers des branchies (pompe buccale). Pour de longues procédures il convient alors de recréer artificiellement ce mouvement de la bouche vers les branchies à l'aide d'une pompe pour maintenir une concentration en oxygène adéquate.

De nombreux protocoles sont décrits dans la littérature en utilisant benzocaïne, étomidate, oxygène, Tricaine Methane Sulfonate (MS-222) en immersion, ou alfaxalone, azaperone, détomidine, éthanol, kétamine, propofol ... en injectable. S'agissant d'un vaste sujet qui ne relève pas de cette thèse nous vous invitons à consulter ces ressources pour plus d'informations (Smith, Warmolts et al., 2004).

Seule l'anesthésie par immersion dans le MS-222 sera ici décrite, dans le cadre de la partie expérimentale de cette thèse.

e. Exemple d'anesthésie par immersion avec du MS-222

Le Tricaine Methane Sulfonate ou TMS ou MS-222 (Finquel®, Argent Laboratories, USA) est un narcotique soluble dans l'eau couramment utilisé pratique vétérinaire pour sa sécurité et son efficacité. A haute dose (1000mg/L), le MS-222 peut être utilisé comme euthanasiant (Perret-Thiry, Vergneau-Grosset et al., 2022) mais la marge de sécurité reste importante. Le MS-222 est utilisable aussi bien en eau douce qu'en eau de mer (Popovic, Strunjak-Perovic et al., 2012). La quasi-totalité des procédures sur poissons peuvent être conduites sous anesthésie au TMS, de la réduction du stress pour le transport à la chirurgie (Popovic, Strunjak-Perovic et al., 2012).

Le MS-222 agit au niveau des canaux sodium voltages-dépendants en les bloquant.

Le MS-222 doit être tamponné par du bicarbonate de sodium, car son pouvoir acidifiant (jusqu'à pH=2.8) peut-être dangereux pour les poissons (lésions cornéenne et épidermales) (Popovic, Strunjak-Perovic et al., 2012). Généralement le bicarbonate de sodium est dosé avec un ratio de 1 :1 ou 1:2 avec le MS-222 (Popovic, Strunjak-Perovic et al., 2012) L'objectif est d'obtenir un pH compris en 7 et 7.4 dans le bac d'immersion (Université de Montréal comm. pers.). Un second intérêt de tamponner à pH>7 est que cela réduit la durée d'induction, augmente l'efficacité de l'anesthésie et diminue le temps de réveil (Popovic, Strunjak-Perovic et al., 2012).

Le bac d'immersion doit être rempli avec de l'eau directement prélevée dans le bassin d'origine du poisson afin d'éviter tout choc osmotique, de température ... (Popovic, Strunjak-Perovic et al., 2012). De même il est important de bien oxygéner l'eau du bassin d'anesthésie (Udem comm. pers.).

Le temps requis pour avoir une relaxation musculaire suffisante est directement proportionnel à la concentration en MS-222 (Smith, Warmolts et al., 2004).

Certains vétérinaires réalisent une anesthésie par immersion en deux temps avec un premier bac de concentration moindre en MS-222 (par ex. 50 mg/L) puis des doses anesthésiques allant jusqu'à 85mg/L. A l'inverse certains préconisent de commencer par un bac d'induction plus concentré puis de diminuer les doses dans le système de maintien (Udem comm. pers.). L'intérêt de ces deux techniques est de diminuer la phase d'excitation et les doses de maintenance en MS-222 (Smith, Warmolts et al., 2004).

Durant la phase d'induction, un état d'hyperexcitation est décrit chez les Élasmobranches. Afin d'éviter que l'animal se blesse ou saute hors du bassin d'immersion il suffit de couvrir ce-dernier et de maintenir un environnement le plus calme possible (Udem comm. pers.).

Les études sur l'excrétion du MS-222 chez le requin (*Squalus acanthias*) ont démontrées une excrétion mixte branchiale et rénale, fonction du débit cardiaque (Smith, Warmolts et al., 2004). Ainsi la diminution du débit cardiaque peut-être à l'origine d'un surdosage, d'où un intérêt supplémentaire à bien monitorer les anesthésies.

Le réveil de l'animal se fait en plaçant l'animal dans un bassin sans anesthésique. Afin d'accélérer cette phase, l'animal peut être maintenu face à un courant d'eau oxygénée ou maintenu en mouvement à la main dans le bassin (Udem comm. pers.). Une surveillance rapprochée des animaux durant la première heure de réveil est recommandée (Popovic, Strunjak-Perovic et al., 2012).

3. Prise de sang

Chez les Élasmobranches le site privilégié pour réaliser une prise de sang est la veine caudale, située centralement au niveau de la queue, dans l'arc hémal, ventralement à l'artère caudale et aux vertèbres caudales (Stoskopf et al., 1984). Dans l'arc hémal, la veine passe au niveau du canal hémal. Il est ainsi nécessaire de traverser cette structure cartilagineuse pour l'atteindre. Chez certaines espèces de raies, le sang peut être prélevé au niveau de l'artère caudale. La proximité des deux structures vasculaires, notamment sur de petites espèces, résulte parfois en un prélèvement vasculaire mixte (Phillips, Christiansen et al. 2016).

L'animal est positionné en décubitus dorsal. La queue est maintenue en place d'une main tandis que l'autre main réalise le geste technique. Pour maintenir la queue de l'animal en place, il est important de porter des gants humides non poudrés ou de l'attraper avec un linge humide afin de ne pas endommager la couche du mucus recouvrant l'épiderme (Comm. pers. Pierre-Marie Boitard, DMV, CertAqV).

L'aiguille est insérée au centre de la queue, dans un angle de 30° avec la verticale en direction crâniale. Une légère secousse indique le franchissement du canal hémal. La veine se situe à environ 1cm de profondeur chez la majorité des Élasmobranches (<100kg). Une aiguille de 22 gauges convient pour la majorité des espèces de requins (Stoskopf, Smith et al., 1984). L'épiderme de nombreuses espèces, notamment de requins, étant particulièrement épais, certains auteurs préconisent cependant d'utiliser des aiguilles de diamètre plus important, jusqu'à 16 gauges (Smith, Warmolts et al., 2004). Pour les raies de petite taille, un diamètre de 23-24 gauges est recommandé (Stoskopf, Smith et al., 1984).

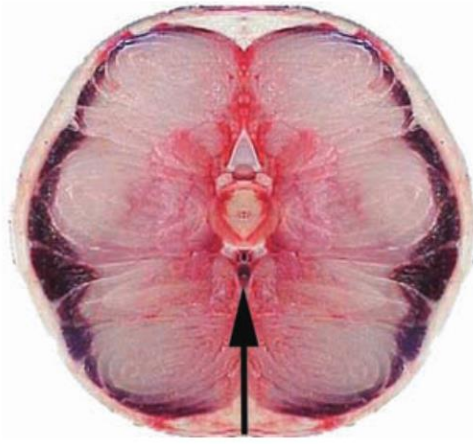


Figure 5. Section transversale de la queue d'un requin gris (*C. plumbeus*) présentant la voie d'accès à la vascularisation caudale lors d'une prise de sang (West et Heard, 2007).

La principale cause d'échec est de dévier de la ligne centrale. Abaisser la queue sous le niveau du cœur permet aussi de faciliter la prise de sang, le retour veineux chez les Élasmobranchés reposant en grande partie sur la gravité et les contractions des muscles périphériques (Stoskopf, Smith et al. 1984).

Sur de grands spécimens il est aussi possible d'obtenir du sang au niveau du sinus veineux situé juste en arrière de la nageoire dorsale. C'est une technique complexe car la localisation du sinus varie selon les espèces. Enfin, au sein de la famille des *Rajidae*, où le complexe veine/artère caudale est de taille extrêmement réduite, il est possible de réaliser directement une ponction cardiaque (Stoskopf, Smith et al., 1984).



Figure 6. Photographie d'une prise de sang au niveau du sinus dorsale chez un requin pointes noires (West et Heard, 2007).

Si le but est de récupérer du sérum, un tube sec conviendra. Dans les autres cas il sera nécessaire d'utiliser un anti-coagulant. Afin de mélanger le sang et l'anti-coagulant il est conseillé de renverser une dizaine de fois le tube sur lui-même, délicatement pour éviter toute hémolyse ou déformation des cellules (Walsh et Luer, 2004). Plusieurs anti-coagulants ont été développés spécifiquement pour les Élasmobranches, notamment un mix héparine-EDTA (Walsh et Luer, 2004), mais il est tout à fait possible d'utiliser en routine des tubes « standards » EDTA (plutôt hématologie) ou héparine (biochimie). Plusieurs études rapportent l'intérêt d'utiliser des tubes avec citrate de sodium comme anti-coagulant pour réaliser à posteriori des frottis sanguins (Dove, Arnold et al. 2010)(Hoopes, Clauss et al. 2022).

Une fois le sang conditionné, il n'y a pas de recommandations propres aux Élasmobranches quant aux techniques employées en laboratoire pour parvenir à analyser les échantillons. L'extraction du plasma est conduite de la même façon par centrifugation.

4. Examens hématologiques et biochimiques réalisables au chevet du patient

Dès le prélèvement sanguin effectué, plusieurs examens complémentaires biochimiques et hématologiques peuvent et/ou doivent être réalisés immédiatement.

a. Hématologie

Frottis sanguin :

Bien que ce geste technique puisse être réalisé à posteriori en conservant le sang dans un tube (voir partie précédente), il est intéressant de le réaliser immédiatement avec du sang total qui n'est pas rentré en contact avec un anticoagulant (Dove, Arnold et al., 2010). L'humidité ambiante élevée autour d'un bassin peut altérer la qualité d'un frottis sanguin, il est donc préférable de s'en éloigner (Tennant, 2019).

Une fois le frottis séché, il est possible de le fixer en trempant la lame pendant 5 minutes dans du méthanol 100% à 4°C (Walsh et Luer, 2004). Cette étape n'est pas obligatoire, une coloration peut être réalisée immédiatement après séchage.

Les colorations de type Romanowsky (Wright, Giemsa...) sont utilisées en pratique chez les Élasmobranches (Thrall, Weiser et al., 2022).

Afin de conserver plus longtemps les frottis et de les protéger il est possible de recouvrir les lames colorées et sèches d'une lamelle de verre fixée à l'aide d'un matériau à base de toluène (Walsh et Luer, 2004). L'observation au microscope de la lame, à tous les grossissements dont à immersion, ne sera pas impactée par cette méthode.

Hématocrite et Hémoglobine :

Les globules rouges étant métaboliquement actifs (nucléés) chez les Élasmobranches, le stockage des échantillons avant analyse peut biaiser les

résultats. Le mécanisme est le suivant : la respiration cellulaire impacte le pH sanguin (Korcock, Houston et al., 1988)(Clark, Donaldson et al., 2011), résultant en une modification morphologique des globules rouges (gonflement)(Brill, Bushnell et al., 2008)(Chapman et Renshaw, 2009) modifiant les valeurs mesurées d'hématocrite et d'hémoglobine. Une étude menée sur 3 espèces de requins tropicaux estime cependant qu'une durée de stockage au frais (glacière, température non rapportée) de 3 heures n'a pas un impact significatif sur les mesures (Schwieterman, Bouyoucos et al., 2019). Ceci n'est cependant vraisemblablement pas applicable à d'autres espèces, par exemple des espèces d'eau froide chez qui le métabolisme est adapté à des températures plus basses (Tamburrini et al., 1992). Il est donc d'importance de mesurer ces paramètres le plus rapidement possible.

Il est possible de quantifier immédiatement l'hématocrite d'un individu de la même façon que chez les mammifères. La centrifugation de tubes à micro-hématocrite remplis de sang total permet d'obtenir cette valeur. Enfin divers appareils portatifs dits « Point of Care » permettent de mesurer les valeurs d'hémoglobine au chevet du patient. Dans ce but, l'utilisation du HemoCue® (très utilisé chez les téléostéens Clark, Eliason et al., 2008)(Andrewartha, Munns et al., 2016) a été validée par une étude récente, en appliquant cependant des corrections aux résultats (tendance à la surestimation). Ces corrections ne sont pas rapportées ici car décrites comme espèces dépendantes, et beaucoup de données sont manquantes (Schwieterman, Bouyoucos et al., 2019).

b. Biochimie

Plusieurs paramètres biochimiques sanguins peuvent être testés directement au chevet de l'animal, soit par ce qu'il existe la technologie pour (appareils de mesures portatifs), soit parce que ces paramètres vont immédiatement commencer à varier une fois le sang prélevé et qu'il ne sera plus possible par la suite d'obtenir des résultats fiables (gaz du sang par exemple).

Afin de mesurer les concentrations sanguines en glucose et lactates, les mêmes appareils portatifs qu'en pratique canine peuvent être utilisés (Naples, Mylniczenko

2012). Une étude de 2011 a démontré la forte corrélation entre les valeurs de lactate sur sang total obtenues en laboratoire par spectrophotométrie et celles obtenues au chevet du patient par un kit portable (Lactate pro) (Awruch, Simpfendorfer et al., 2011). Cependant, les Élasmobranches ont des concentrations sanguines élevées en lactate (>40mmol/L), qui dépassent souvent les limites de ces appareils de terrain conçus pour mammifères. Les chercheurs ont donc validé un protocole consistant à diluer le sang total en ratio 1:1 avec de l'eau du robinet ou de l'eau distillée. Attention à la température de l'eau de dilution, la fiabilité des résultats diminuant au-delà de 20°C (Awruch, Simpfendorfer et al., 2011).

L'émergence des appareils « Point of Care » qui permettent de mesurer un certain nombre de paramètres biochimiques directement au chevet du patient a aussi impacté la médecine des Élasmobranches. L'appareil portatif le plus utilisé sur le terrain est le I-stat, avec un ensemble de cartes insérables dosant au choix gaz du sang, ionogramme et statut acido-basique, glucose, lactate... Bien que son utilisation soit courante, plusieurs études récentes questionnent sa fiabilité (Harter, Morrison et al. 2015)(Harrenstien, Tornquist et al. 2005). Dans ces différentes études menées sur Élasmobranches et poissons Teleostéens, les valeurs de gaz du sang ne sont pas significativement corrélées entre l'appareil portatif et les appareils de laboratoire. La première étude conclue cependant sur la fiabilité de l'appareil pour les mesures de pH sanguin, et la seconde pour le glucose et le potassium. Aucune piste n'a été mise en évidence pour expliquer les différences terrain/laboratoire alors que les méthodes utilisées sur les appareils sont semblables.

Les auteurs suggèrent cependant qu'en apportant des corrections aux valeurs mesurées selon la température (les appareils sont calibrés sur une température interne de mammifère autour de 37°C)(Warner, Diehl et al. 1978)(Harrenstien, Tornquist et al. 2005) celles-ci puissent tout de même être utilisées.

Plusieurs études défendent elles aussi l'utilisation des appareils portatifs i-stat pour les valeurs de pH, pO₂ et pCO₂ si des paramètres correctifs sont appliqués selon la température de l'échantillon (Gallagher, Frick et al. 2010)(Talwar, Bouyoucos et al. 2017). Attention, les équations de conversion sont établies espèce par espèce par comparaison avec les appareils de mesures de référence. Une transposition de celles-ci à l'ensemble des Élasmobranches ne semble pas envisageable. Nous

renvoyons donc le lecteur à la littérature en vigueur pour connaître les équations correctrices selon l'espèce d'intérêt.

La diversification des analytes disponibles commercialement permettrait aujourd'hui de doser l'urée de cette façon mais aucune description ni validation de cette méthode n'a été retrouvée par nos soins dans la littérature.

Pour conclure : il est possible d'établir au chevet de l'animal des valeurs de lactates, glucose, pH, statut acido-basique, gaz du sang et ionogramme. Pour le pH, la pO₂ et la pCO₂ des corrections spécifiques d'espèce doivent être apportées selon la température de l'échantillon. De nombreuses études sont à mener afin d'établir ces corrections pour l'ensemble du taxon.

Si ces paramètres ne sont pas mesurés au chevet de l'animal, la conservation en tube hépariné, la séparation du plasma de la fraction cellulaire du sang par centrifugation, ainsi que la réfrigération des tubes (0-2°C au mieux) permettent de diminuer les artefacts de transport et stockage sur les valeurs mesurées (Korcock, Houston et al. 1988).

5. Réalisation manuelle d'une numération formule sanguine

La nucléation des globules rouges chez les Élasmobranches empêche l'utilisation d'automates pour réaliser un hémogramme. En pratique, on réalise donc un comptage manuel sur sang total et frottis sanguin pour obtenir les données suivantes :

- Numération globulaire
- Leucogramme (comptage différentiel et leucocytes totaux)

Des protocoles complets sont disponibles dans la littérature, spécifiquement adaptés aux Élasmobranches (Walsh et Luer, 2004)(Thrall, Weiser et al., 2022)(Arnold et Delaune, 2022).

6. Facteurs limitants

L'ensemble des techniques décrites ci-dessus, ainsi que l'espèce d'intérêt ou les conditions environnementales peuvent avoir un impact sur les résultats des tests hématologiques et biochimiques conduits. Afin de les prendre en compte dans notre interprétation, cette partie vise à recenser les informations présentes dans la littérature concernant l'impact des facteurs suivants :

- Le stress de capture
- Le site de ponction sanguine
- La température interne de l'animal et celle de l'échantillon
- Le statut physiologique de l'animal (âge, sexe)
- Les paramètres environnementaux : salinité et osmolarité, oxygénation
- L'anesthésie

a. Impact du stress lors de la capture

La capture d'un Élasmobranche peut être à l'origine de stress, plus ou moins important selon la technique employé et la durée de « course » de l'animal. L'impact de ce stress sur la physiologie et la biochimie des poissons est bien plus important que chez les vertébrés supérieurs. Ces répercussions concernent la régulation métabolique et osmotique ainsi que le système respiratoire (Wells, McIntyre et al., 1986). Elles résultent du relargage de catécholamines par la partie crâniale des reins (Carlsten, Poupa et al. 1983)(Patent, 1970)(De Roos et De Roos, 1978).

Osmolarité :

L'osmolarité du sang augmente chez les requins à la suite d'une phase de stress jusqu'à 3h post stimulus (Cliff et Thurman, 1983)(Hoffmayer et Parsons, 2001). L'eau sort du compartiment vasculaire soit par hausse de la concentration intracellulaire en

lactate, soit passivement en suivant la sortie d'ions sodium (Piiper, Meyer et al. 1972).

Certaines études ont mis en évidence une augmentation marquée de la concentration plasmatique en potassium en cas de stress (Wells, McIntyre et al ; 1985)(Cliff et Thurman, 1983)(Mandelman et Farrington, 2007)(Moyes, Fragoso et al., 2006)(Skomal et Mandelman, 2012). Cette hyperkaliémie persiste longtemps (24h). D'autres études mettent en évidence une augmentation des concentrations plasmatiques en sodium, chlorure, phosphate (Wells, McIntyre et al ; 1985/ Contredit par Cliff et Thurman, 1983 et des études sur les téléostéens), calcium (Wells, McIntyre et al ; 1985)(Cliff et Thurman, 1983) et magnésium (Cliff et Thurman, 1983). L'origine de ces ions est musculaire (modification de l'activité cellulaire en cas d'hyperactivité et d'acidose lactique). Un doute existe quant à l'origine musculaire du potassium. Martini (1974) suggère une origine hémolytique causée par hyperlactatémie (un mécanisme décrit chez les mammifères). Il s'agit d'une boucle d'auto-entretien car l'hyperkaliémie est aussi à l'origine d'une acidose lactique par insuffisance cardiaque et passage au métabolisme anaérobique (Guyton 1971).

Chez les téléostéens, l'hypercalcémie protège le cœur lors de stress des conséquences de l'acidose (Farrell 1984). Il est probable qu'un mécanisme semblable existe chez les Élasmobranches.

Glucose :

Une hyperglycémie est décrite chez les Élasmobranches en cas de stress (Mazeaud 1977)(Cliff et Thurman 1984)(Wells, McIntyre et al ; 1985)(Hoffmayer et Parsons, 2001). Cette réponse est rapide (pic atteint en 3h)(De Roos et De Roos, 1978) et durable, jusqu'à 48 heures (Patent, 1970).

Plusieurs mécanismes sont suspectés : une reconstitution grâce au stock hépatique des réserves musculaires en glycogène, première source d'énergie en cas de métabolisme anaérobique chez les vertébrés inférieurs (Wardle, 1978)(Jerome, Gallagher et al., 2018)(Lambert, Treberg et al., 2018). Ou bien, suite à la libération de corticostéroïdes dans la circulation (Hille, 1982)(Patent, 1970). Il a été mis en évidence que les Élasmobranches disposent d'une réponse adrénérgique forte au

stress, qui pourrait aussi expliquer cette hyperglycémie (Butler, Taylor et al. 1978)(De Roos et De Roos, 1978).

L'élévation de la concentration plasmatique en glucose est plus précoce que celle des lactates (Wardle 1972). Il est aussi probable qu'une hyperglycémie retard à la suite d'un stimulus de stress résulte de la conversion des lactates en glucose (Murdough, Robin et al. 1965)(Guyton 1971).

En cas de stress sévère, une hypoglycémie consécutive peut être observée (Otway 2020).

Lactates :

Une capture ou contention stressante est aussi à l'origine d'une augmentation importante de la concentration plasmatique en lactate (Wells, McIntyre et al ; 1985)(Wood, McMahon et al. 1977)(Rasmussen et Rasmussen, 1967)(Hoffmayer et Parsons, 2001). Le pic d'hyperlactatémie prend plus de temps à apparaître que pour le glucose, de l'ordre de plusieurs heures. (Piiper et Baumgarten, 1969). Ce pic peut atteindre des valeurs de l'ordre de 15mM/L (Wells, McIntyre et al ; 1985)(Cliff et Thurman 1984).

Les lactates sont d'origine glycogénique chez les vertébrés inférieurs (Cliff et Thurman 1984).

Statut acido-basique :

Une étude sur l'impact du stress sur le statut acido-basique de diverses espèces de requins a mis en évidence dans de telles conditions : une chute du pH sanguin, une augmentation de la concentration plasmatique en ions H⁺, et une diminution de la concentration en bicarbonates (Cliff et Thurman 1984). Cette chute du pH sanguin est causée d'abord par une élévation de la pCO₂, puis par une production d'acide lactique.

L'épuisement des stocks de bicarbonate dans l'optique de tamponner le pH semble rapide chez le requin.

La modification de la balance acido-basique des Élasmobranches en cas de stress est comparable avec celle décrite en cas d'hypoxie (sous partie ci-dessous), avec une difficulté d'isolement de ces deux paramètres pour l'expliquer.

Cholesterol :

Une étude (non publiée) fait état d'une hypercholestérolémie consécutive à un état de stress chez un poisson téléostéen (*Katsuwonus pelamis*)(Bourke, 1983).

Urate et urée :

Une diminution (à l'inverse des téléostéens ; Wells, McIntyre et al, 1985) des concentrations plasmatiques en urée ont été mises en évidence chez les Élasmobranches en cas de stress (Mandelman et Farrington, 2007)(Frick, Reina et al., 2010)

Une étude menée sur des *Squalus acanthias* juvéniles a mis en évidence un efflux d'urée vers le milieu extérieur en condition stressante (capture + anesthésie flash au MS-222) à travers des branchies, des reins, de la glande rectale et de la vésicule vitelline (Evans et Kormanik, 1985). Il est donc probable que cet efflux soit à l'origine de la diminution de la concentration plasmatique en urée.

CK :

Une augmentation des concentrations plasmatiques en CK a été mise en évidence chez les requins en cas de stress (Cliff et Thurman 1984)(Rasmussen et Rasmussen, 1967). Pour cause, une augmentation de la perméabilité des cellules musculaires ou bien des lésions musculosquelettiques notamment cardiaques (Wells, McIntyre et al ; 1985).

LDH :

Une augmentation des concentrations plasmatiques en LDH a été mise en évidence chez plusieurs espèces d'Élasmobranches placés en situations de stress (Rasmussen et Rasmussen, 1967)(Wells, McIntyre et al., 1986). Le mécanisme

suspecté est le même que chez les mammifères à savoir une augmentation de la demande énergétique en cas de stress entraînant la formation de lactate, réaction dans laquelle la LDH intervient.

PAL, ALAT, ASAT :

Une étude suggère que les concentrations plasmatiques en PAL, ALAT et ASAT augmentent sous l'impact du stress chez deux espèces de requins mais avec un niveau de preuve faible (Wells, McIntyre et al ; 1986). Chez les poissons téléostéens, ce mécanisme a été plusieurs fois décrit (Cvancara et Conte, 1970).

ACTH et corticostéroïdes :

La concentration plasmatique en ACTH augmente chez les Élasmobranches en cas de stress. (Fuller, Stell et al. 2020). Il semblerait que l'ACTH au sein de ce taxon (chez qui le cortisol n'est pas présent) soit à l'origine de la production d'un type de corticostéroïde associé à la réponse au stress : l'1 α -hydroxycorticosterone (Hazon et Balment, 1998).

Hémoglobine et Hématocrite :

Une concentration élevée en méthémoglobine a été décrite chez deux espèces d'Élasmobranches en situation de capture. Les auteurs estiment que la chute du pH mentionnée ci-dessus lors de stress pourrait en être à l'origine (Wells et Davie, 1985)(Wells, McIntyre et al, 1986).

Une augmentation du taux d'hématocrite est décrite chez *C. plumbeus* en cas de stress (Brill, Bushnell et al. 2008).

Leucogramme :

Les facteurs de stress provoquent chez les Élasmobranches une réponse similaire aux vertébrés supérieurs. On observe ainsi une leucopénie avec lymphopénie et granulocytose relative (hétérophilie et neutrophilie). Ces changements persistent plusieurs jours post-stimulus (Thrall, Weiser et al., 2022).

Il existe une variation inter-spécifique forte concernant l'intensité de la réponse à des stimuli de stress, sans pouvoir mettre en avant une explication phylogénétique claire à ce phénomène.

Tous ces éléments mettent en évidence la nécessité de minimiser le stress au moment de la capture de l'animal afin d'obtenir des profils hématologiques et biochimiques les plus représentatifs possibles de l'état de santé réel de l'animal.

Le stress peut aussi être la conséquence d'un ensemble de facteurs environnementaux ou pathologiques présentés au sein de cette thèse.

b. Le site de ponction sanguine

Plusieurs études ont mis en avant des variations de certains paramètres biochimiques et hématologiques selon le site de prise de sang choisi.

Une étude a comparé chez une espèce de raie (*Daysia americana*) les valeurs de plusieurs paramètres sanguins obtenus entre le site de prise de sang de référence, à savoir la veine caudale, et le sinus dorsal. Les résultats mettent en avant des différences importantes concernant la pO₂ (20% de biais), les lactates (14%), ASAT (73%), ALAT (14%) et la CK (78%) (Phillips, Christiansen et al., 2016).

Le même protocole mené sur 21 espèces de requins et de raies a mis en évidence une bonne corrélation entre les deux sites pour l'excès de base, le pH et les lactates mais mauvaise pour les différents gaz du sang et les bicarbonates (Naples, Mylniczenko et al. 2012).

Deux études ont mis en évidence un taux d'hématocrite plus bas, de 8 à 50%, au niveau du sinus dorsal que de la veine caudale chez 8 espèces de requins (Mylniczenko, Curtis et al. 2006)(Dove, Arnold et al. 2010).

Enfin la concentration en lactates, protéines totales et le taux de globules blancs semblent eux-aussi plus bas au niveau du sinus dorsal (Dove, Arnold et al. 2010).

Afin de pouvoir comparer les valeurs obtenues entre elles et avec celles de la littérature nous conseillons donc de privilégier au maximum la vascularisation caudale ou bien d'en tenir compte lors de toute interprétation.

c. Les paramètres environnementaux

Salinité du bassin :

Une diminution brutale de la salinité de l'environnement chez les Élasmobranches marins conduit à une élévation de la concentration plasmatique en LDH et une diminution de l'osmolalité, de la concentration en urée, potassium, chlorure et TMAO (Rasmussen et Rasmussen, 1967)(Dowd, Harris et al., 2010)(Sulikowski, Treberg et al., 2003). Une augmentation de la salinité de l'eau est à l'origine d'une augmentation de l'osmolalité du sang, de la concentration plasmatique en sodium, chlorure, magnésium, calcium, urée et TMAO et une diminution de la concentration plasmatique en potassium. (Tunnah, Mackellar et al. 2016)(Mandrup-Poulsen, 1981)(Pillans, Good et al. 2004). Une légère variation de l'hématocrite et de l'hémoglobine dans le même sens que la variation de salinité est aussi démontrée (hémococoncentration). L'intensité de ces variations est espèce-dépendante (Tunnah, Mackellar et al. 2016).

Afin de prévenir ceci, il est important d'utiliser l'eau du bassin d'origine de l'individu lors de toute manipulation (transfert, anesthésie...).

Oxygénation :

Un environnement anoxique est à l'origine d'une augmentation de la concentration plasmatique en LDH (Rasmussen et Rasmussen, 1967) et en lactates (Routley, Nilsson et al., 2002)(Butler, Taylor et al., 1979)(Speers-Roesch, Richards et al., 2012).

Contrairement à ce qui est décrit chez les poissons téléostéens (McDonald et Milligan, 1992), il a été montré sur plusieurs espèces de requins et de raies (incluant des espèces résistantes à l'hypoxie comme *Scyliorhinus canicula*) qu'un environnement hypoxique n'entraînait pas de modification des concentrations plasmatiques en glucose (Butler, Taylor et al. 1979)(Routley, Nilsson et al. 2002)(Speers-Roesch, Richards et al., 2012) et beta-HB (source d'énergie principale en situation aérobique seulement)(Speers-Roesch, Richards et al., 2012) ni de

l'hématocrite (Routley, Nilsson et al. 2002)(Butler, Taylor et al., 1979)(Perry et Gilmour, 1996)(Mulvey et Renshaw, 2009). Une augmentation de l'hématocrite en de telles conditions, soit par splénocontraction (controversé) soit par hémococoncentration, a tout de même été mise en évidence chez une unique espèce de requin (*Chyloscyllium punctatum*)(Chapman et Renshaw, 2009).

Une augmentation des concentrations en catécholamines circulantes a été mise en évidence chez *S. canicula* en cas d'hypoxie prolongée (dopamine, adrénaline et surtout noradrénaline)(Butler, Taylor et al. 1979).

En outre, concernant la balance acido-basique de l'animal en condition d'hypoxie, Speers-Roesch et Richards (2012) ont mis en évidence chez deux espèces de requins et de raies une acidose métabolique avec diminution du pH sanguin et de la concentration en bicarbonate. Ces mêmes observations, en plus d'une augmentation de la pCO₂ ont été faites par plusieurs autres études (Cliff et Thurman, 1984)(Hoffmayer et Parsons, 2001)(Spargo, 2001). A l'inverse, une alcalose métabolique avec augmentation du pH et des bicarbonates a été démontrée par Butler et Taylor (Butler, Taylor et al. 1979). Une étude conclue quant à elle à une absence de modification du pH sanguin (Butler, Taylor et al. 1975). Une explication pourrait être le degré d'hypoxie infligé aux individus dans les différentes études, avec une acidose métabolique présente dans le cas d'hypoxie sévère suivant une production supérieure de lactates.

Une diminution de la pO₂ a été démontrée en cas d'hypoxie chez les Élasmobranches. (Perry and Gilmour, 1996).

Ainsi, il est important lors de la contention d'un Élasmobranche, de minimiser le temps passé hors de l'eau ainsi que de bien oxygéner un potentiel bac anesthésique afin de minimiser voire prévenir les changements métaboliques, acido-basique et hématologiques décrits ci-dessus.

d. Température

Les Élasmobranches sont majoritairement poïkilothermes, c'est-à-dire que leur température varie avec celle du milieu. Certaines espèces peuvent cependant sous certaines conditions produire de la chaleur (endothermie), comme le requin blanc (*Carcharodon carcharias*) ou le requin-taupe bleu (*Isurus oxyrinchus*) par exemple. Dans les deux cas cette variation de la température corporelle est à l'origine d'une modification de l'activité de plusieurs enzymes et donc des résultats d'une analyse biochimique sanguine (Smith, Warmolts et al., 2004)(Warner, Diehl et al. 1978)(Harrenstien, Tornquist et al. 2005).

La modification de la température de l'eau (donc de l'animal) conduit par exemple à une variation de l'activité des enzymes LDH, PAL et phosphatase acide (ACP). L'optimum de fonctionnement se situe, du moins pour les 3 espèces de requins testés dans cette étude, à 37°C, l'activité enzymatique diminuant avec la température en-dessous et au-dessus de cette valeur (Rasmussen et Rasmussen, 1967).

Concernant les valeurs de gaz du sang et de pH, des équations correctrices ont été décrites pour différentes espèces et ont été développées dans la partie précédente. Pour les autres paramètres biochimiques il n'existe pas à notre connaissance de corrections décrites.

e. L'anesthésie

Le potentiel état hypoxique résultant d'une anesthésie a des conséquences sur les paramètres biochimiques et hématologiques mesurés par la suite qui sont décrits ci-dessus. Les molécules anesthésiques employées peuvent cependant être elles-mêmes à l'origine de telles modifications.

Concernant le MS-222, souvent employé en routine pour la contention chimique des Élasmobranches, des modifications des paramètres hématologiques et biochimiques sont décrites chez les poissons téléostéens mais aucune information n'est disponible dans la littérature concernant les Élasmobranches. Il semble néanmoins probable que de telles modifications puissent survenir au même titre au sein de ce taxon. En

l'absence de données précises, nous suggérons d'extrapoler paramètre par paramètre à partir des observations faites chez les téléostéens :

- Hémococoncentration (Soivio et Hughes, 1978)
- Acidose respiratoire (Sladky, 2001)
- Augmentation de la concentration plasmatique en glucose, lactate, potassium, sodium, magnésium, hémoglobine, hématocrite et protéines totales (Hattingh, 1977)(Soivio, Nyholm et al. 1977)(Cho et Heath, 2000)(Sladky, 2001)(Velisek, Stejskal et al., 2009)(Laidley et Leatherland, 1988).

Le tamponnage du MS-222 permet de minimiser ces variations, mais en ayant un impact sur le pH sanguin (diminution)(Soivio, Nyholm et al. 1977)(Harrenstien et Tornquist, 2005).

En outre, il faudrait tenir compte de la dose, du temps d'exposition et du stade anesthésique atteint dans l'analyse de l'impact du MS-222 sur les valeurs biochimiques et hématologiques obtenues. Par exemple, des chercheurs ont mis en évidence qu'en atteignant le stade anesthésique le plus profond grâce au MS-222 dans un groupe test de poissons la valeur d'hématocrite mesurée ne différait pas du groupe témoin. L'anesthésie au MS-222 permet donc même ici de contrecarrer l'élévation artéfactuelle de l'hématocrite normalement déclenchée par le stress de la capture (Brill, Bushnell et al. 2008)(Macavoy et Zaepfel, 2011).

Cependant, une étude suggère que l'anesthésie au MS-222 ne bloque pas les mécanismes de réponses physiologiques normaux des poissons. Il s'agit donc simplement de tenir compte de l'impact du MS-222 dans l'analyse de données et non de rendre celles-ci invalides (Popovic, Strunjack-perovic et al. 2012). En ce sens les ouvrages de références les plus récents recommandent d'ailleurs de recourir à une contention chimique au MS-222 (Thrall, Weiser et al., 2022).

f. Saisonnalité

Plusieurs études ont mis en évidence des variations des paramètres biochimiques et hématologiques des Élasmobranches de manière saisonnière, notamment vis-à-vis du métabolisme lipidique et du système immunitaire (Valls, Navarro et al. 2016)(Sueiro, Awruch et al. 2018). Néanmoins ces études concluent sur un mélange des différents paramètres présentés ci-dessus (température, stress, salinité...), empêchant de considérer la saison comme un facteur en soi.

g. Age et sexe

L'âge semble avoir un impact sur les concentrations plasmatiques de certains métabolites, sans tendance globale. Ainsi la concentration plasmatique en GGT semble plus élevée chez les individus adultes que subadultes et celle en cholestérol plus élevée chez les mâles que les femelles (Moron-Elorza, Rojo-Solis, 2022).

Une étude a relié les activités des ALAT et ASAT au stade de maturité chez les Élasmobranches, l'activité des ALAT étant plus faible et celle des ASAT plus importante chez les individus matures que immatures (Falco, Bono et al., 2023).

Chez les Élasmobranches, l'hématocrite semble augmenter avec l'âge (Grant et Campbell, 2020). A l'inverse les comptages leucocytaires et lymphocytaires sont plus élevés chez les individus juvéniles que chez les adultes (Thrall, Weiser et al., 2022).

La lecture d'une biochimie sanguine doit donc se faire en lien avec le statut de l'animal.

h. Anticoagulant

Une étude fait mention d'une augmentation artéfactuelle de la concentration en sodium dans le plasma en cas d'utilisation de tubes à l'héparine de sodium (Harrenstien, Tornquist et al., 2005).

PARTIE 2

PARTIE EXPERIMENTALE

Les Élasmobranches suscitent un intérêt croissant, aussi bien parce qu'ils sont de plus en plus nombreux dans les aquariums mais aussi dans un but de préservation de la biodiversité. Le suivi de leur état de santé passe par l'évaluation de paramètres hématologiques et biochimiques. Pour autant, les données disponibles dans la littérature sont rares sinon inexistantes. L'étude réalisée dans le cadre de cette thèse vise donc à présenter des données hématologiques et biochimiques pour de nombreuses espèces d'Élasmobranches.

Concernant la **biochimie sanguine**, plusieurs études présentent des intervalles de références pour des profils de base chez des espèces spécifiques (Harms, Ross et al., 2002)(Otway, Ellis et al., 2011). Cependant les résultats sont peu nombreux, varient d'une espèce à l'autre et les protocoles utilisés diffèrent entre eux avec une validité externe laissant parfois à désirer (nombre d'individus, méthode de capture en milieu sauvage...). Ainsi, l'interprétation de profils biochimiques d'Élasmobranches maintenus en captivité peut s'avérer délicate. Le but de cette étude, menée en partenariat avec l'aquarium de Boulogne-sur-mer (Nausicaa), est donc double : établir des intervalles de références pour les principaux paramètres biochimiques utilisés en médecine vétérinaire et potentiellement intéressants d'un point de vue clinique (voir partie bibliographique) chez les requins et les raies ; mais aussi permettre à l'aquarium accueillant les manipulations d'avoir des valeurs de références individuelles sur leurs animaux dans le cadre du suivi de leur état de santé.

Le deuxième point de cette étude porte sur l'**hématologie** des Élasmobranches. Contrairement aux poissons téléostéens, dont la nomenclature des différentes lignées sanguines est bien établie, il n'existe actuellement aucun consensus concernant l'identification des différentes cellules sanguines chez les Élasmobranches. Plusieurs systèmes de classification ont été développés, parfois avec des recoupements, mais utilisant des nomenclatures différentes, spécifiques à chaque espèce. Les publications scientifiques traitant de l'hématologie des Élasmobranches utilisent ainsi l'un de ces systèmes, en l'extrapolant à diverses espèces. Cependant, l'absence de consensus concernant l'identification des cellules sanguines pose deux problèmes majeurs : un problème d'ordre fondamental, lié aux

connaissances générales que nous avons de ce taxon, et un problème médical, rendant la réalisation d'une numération formule sanguine sujette à interprétation.

Le but de notre étude est donc de proposer un atlas hématologique couvrant un nombre conséquent d'Élasmobranches fréquemment rencontrés en captivité, basé sur la confrontation de nos observations aux différentes sources littéraires.

I. Matériel et Méthode

1. Sélection des individus

a. Origine des individus

Les individus inclus dans l'étude sont des Élasmobranches. Il s'agit d'une sous-classe de poissons cartilagineux regroupant les requins et les raies. Ils se positionnent ainsi dans la classification du vivant :

REGNE : Animalia



EMBRANCHEMENT : Chordata

SOUS-EMBRANCHEMENT : Vertebra

CLASSE : Chondrichthyes

SOUS-CLASSE : Elasmobranchii

Les individus sont tous issus de la collection de Nausicaa (Boulogne-sur-mer). Il s'agit donc d'animaux maintenus en captivité. Le tableau ci-dessous répertorie l'ensemble des espèces prélevées dans le cadre de l'étude.

Espèce	Nom vernaculaire	Superordre	Ordre	Famille	Genre	Classification IUCN
						
<i>Glaucostegus cemiculus</i>	Raie guitare	Batoidea	Rhinopristiformes	Glaucostegidae	Glaucostegus	CR
<i>Myliobatis aquila</i>	Raie aigle	Batoidea	Myliobatiformes	Myliobatidae	Myliobatis	CR
<i>Aetobatus ocellatus</i>	Raie aigle ocellée	Batoidea	Myliobatiformes	Myliobatidae	Aetobatus	VU
<i>Mobula hypostoma</i>	Mante diable	Batoidea	Myliobatiformes	Myliobatidae	Mobula	EN
<i>Pteroplatytrygon violacea</i>	Pastenague pelagique	Batoidea	Myliobatiformes	Dasyatidae	Pteroplatytrygon	LC
<i>Potamotrygon motoro</i>	Raie ocellée d'eau douce	Batoidea	Myliobatiformes	Potamotrygonidae	Potamotrygon	DD
<i>Raja montagui</i>	Raie étoilée	Batoidea	Rajiformes	Rajidae	Raja	LC
<i>Raja clavata</i>	Raie bouclée	Batoidea	Rajiformes	Rajidae	Raja	NT
<i>Raja undulata</i>	Raie brunette	Batoidea	Rajiformes	Rajidae	Raja	EN
						
<i>Scyliorhinus stellaris</i>	Grande roussette	Selachii	Carcharhiniformes	Scyliorhinidae	Scyliorhinus	VU
<i>Scyliorhinus canicula</i>	Petite roussette	Selachii	Carcharhiniformes	Scyliorhinidae	Scyliorhinus	LC
<i>Mustelus asterias</i>	Émissole tachetée	Selachii	Carcharhiniformes	Triakidae	Mustelus	NT
<i>Triakis semifasciata</i>	Requin léopard	Selachii	Carcharhiniformes	Triakidae	Triakis	LC
<i>Carcharhinus melanopterus</i>	Requin à pointes noires	Selachii	Carcharhiniformes	Carcharhinidae	Carcharhinus	VU
<i>Carcharhinus plumbeus</i>	Requin gris	Selachii	Carcharhiniformes	Carcharhinidae	Carcharhinus	VU
<i>Hemiscyllium ocellatum</i>	Requin-chabot ocellé	Selachii	Orectolobiformes	Hemiscylliidae	Hemiscyllium	LC
<i>Stegostoma tigrinum</i>	Requin zebre	Selachii	Orectolobiformes	Stegostomatidae	Stegostoma	EN
<i>Orectolobus hutchinsi</i>	Requin tapis	Selachii	Orectolobiformes	Orectolobidae	Orectolobus	LC
<i>Heterodontus francisci</i>	Requin dormeur cornu	Selachii	Heterodontiformes	Heterodontidae	Heterodontus	DD

DD = données manquantes, LC = préoccupation mineure, NT = quasi menacée, VU = vulnérable, EN = en danger, CR = en danger critique.

Tableau IV. Classification des Élasmobranches inclus dans l'étude et statut de conservation associé.

Pour créer le tableau ci-dessus nous avons utilisé la classification proposée par le Word Register of Marine Species (WoRMS). Celle-ci est établie par des experts en taxonomie en s'appuyant sur la base de données sourcées « Aphia » ainsi que des sources externes (par ex. Fishbase).

La liste rouge de l'IUCN répertorie l'état de conservation des espèces, qui sont classées en 8 catégories allant de LC = préoccupation mineure à EX = éteinte au niveau mondial.

b. Critères d'inclusion

Le choix des espèces incluses dans l'étude a été fait selon des critères pratiques et le risque encouru par l'animal et les manipulateurs. Pour chaque espèce, tous les individus sains disponibles ont été prélevés à l'exception des espèces pour lesquelles les manipulations ont été réalisées à la faveur d'un évènement particulier (transfert) ou dont la capture est complexe et potentiellement délétère pour l'animal.

Seuls les animaux « sains » ont été inclus dans l'étude. L'évaluation de l'état de santé des individus a été réalisée par le vétérinaire de la structure, par l'intermédiaire d'un examen clinique rapproché. Les individus présentant des déformations, plaies, signes d'infection ou tout autre signe pathologique ont été écartés de l'étude.

c. Effectifs et statuts physiologiques

Les effectifs, sex ratio et classes d'âge pour chaque espèce sont renseignés dans le tableau ci-dessous.

ESPECE	NOMBRE D'INDIVIDUS	DONT JUVENILES	DONT ADULTES	SEXE RATIO M:F
<i>Raja clavata</i>	16	9	7	9:7
<i>Triakis semifasciata</i>	14	7	7	5:9
<i>Mustelus asterias</i>	3	0	3	2:1
<i>Glaucostegus cemiculus</i>	7	2	5	3:4
<i>Myliobatis aquila</i>	4	0	4	1:3
<i>Aetobatus ocellatus</i>	3	2	1	2:1
<i>Raja montagui</i>	4	0	4	4:0
<i>Scyliorhinus stellaris</i>	11	0	11	6:5
<i>Scyliorhinus canicula</i>	6	0	6	3:3
<i>Hemiscyllium ocellatum</i>	6	0	6	1:5
<i>Potamotrygon motoro</i>	6	0	6	2:4
<i>Heterodontus francisci</i>	3	0	3	2:1
<i>Raja undulata</i>	5	0	5	2:3
<i>Stegostoma tigrinum</i>	9	0	9	7:2
<i>Carcharhinus melanopterus</i>	2	0	2	1:1
<i>Mobula hypostoma</i>	4	0	4	2:2
<i>Carcharhinus plumbeus</i>	1	0	1	0:1
<i>Pleroplatytrygon violacea</i>	2	0	2	2:0
<i>Orectolobus hutchinsi</i>	2	0	2	1:1

Tableau V. Effectifs par espèce avec statut physiologique du groupe.

2. Prélèvements sanguins

a. Conditions de réalisation

Les manipulations se sont étalées sur 3 mois. Les animaux ont été mis à jeûne à minima la veille de la manipulation.

b. Capture et contention

Les animaux ont été capturés de manière ciblée grâce à des épuisettes, en plongée (*Stegostoma tigrinum*, *Carcharhinus melanopterus*, *Triakis semifasciata*, *Mustelus asterias*, *Glaucostegus cemiculus*, *Myliobatis aquila*, *Heterodontus francisci*) ou depuis l'extérieur de l'aquarium (*Raja montagui*, *Raja clavata*, *Raja undulata*, *Scyliorhinus canicula*, *Scyliorhinus stellaris*, *Hemiscyllium ocellatum*, *Potamotrygon motoro*, *Mobula hypostoma*, *Pleroplatytrygon violacea*, *Orectolobus hutchinsi*). Exception faite de *Aetobatus ocellatus*, capturé en plongée sur civière ainsi que *Carcharhinus plumbeus* capturé en plongée à la poche. Une fois sortis de l'eau, à l'exception de *Carcharias plumbeus* pour qui une contention par immobilité tonique en décubitus dorsal a été pratiquée, les individus ont immédiatement été placés dans une cuve d'anesthésie (40L à 1500L selon la taille de l'espèce) contenant la même eau que le bassin d'origine, oxygénée (bulleur relié à une bouteille d'oxygène préalablement mis en route pendant 5 minutes). Nous avons utilisé comme agent anesthésiant le MS-222 (Tricaine 1000mg/g PHARMAQ AS, Overhalla Norway). Les doses utilisées sont répertoriées dans le tableau ci-dessous. Pour *Potamotrygon motoro*, raie d'eau douce, le MS-222 a été tamponné par ajout de bicarbonate de sodium en ratio 1:1.

Espèce	Dose MS-222
<i>Glaucostegus cemiculus</i>	120 ppm
<i>Myliobatis aquila</i>	120 ppm
<i>Aetobatus ocellatus</i>	90-100 ppm
<i>Mobula hypostoma</i>	120 ppm
<i>Pleroplatytrygon violacea</i>	120 ppm
<i>Potamotrygon motoro</i>	120 ppm tamponné 1:1 bicarbonate de sodium
<i>Raja montagui</i>	120 ppm
<i>Raja clavata</i>	100-130 ppm
<i>Raja undulata</i>	100-125-130 ppm
<i>Scyliorhinus stellaris</i>	100-123-130 ppm
<i>Scyliorhinus canicula</i>	123-130-150 ppm
<i>Mustelus asterias</i>	120 ppm
<i>Triakis semifasciata</i>	100-120 ppm
<i>Carcharhinus melanopterus</i>	90 ppm
<i>Hemiscyllium ocellatum</i>	130 ppm
<i>Stegostoma tigrinum</i>	120 ppm
<i>Orectolobus hutchinsi</i>	100 ppm
<i>Heterodontus francisci</i>	100 ppm

Tableau VI. Doses de MS-222 utilisées par espèce.

Les individus étaient maintenus seuls dans le bac anesthésique, dans le calme et l'obscurité complète (bac clos). Au bout de 2-3 minutes le couvercle était retiré pour surveiller l'induction. Lorsque l'animal restait immobile et qu'un ralentissement de la fréquence d'operculation était visible, soit au bout d'environ 5 minutes, celui-ci était sorti de l'eau manuellement (protégé par un linge humide) et placé en décubitus ventral sur une surface plane. Si l'animal présentait encore des mouvements volontaires il était replacé dans la cuve d'anesthésie jusqu'à ce qu'une profondeur correcte d'anesthésie soit atteinte.

Hors de l'eau l'animal était identifié (lecture de puce pour la majorité, photographies pour les espèces non identifiées électroniquement), sexé, pesé et mesuré. Les mesures réalisées comprenaient : longueur totale (du bout du museau au bout de la queue), longueur pelvienne (du bout du museau à l'extrémité des nageoires pelviennes), longueur standard (de la pointe du museau à la base du pédoncule caudal) et envergure (d'une extrémité à l'autre des nageoires pectorales).

c. Méthode de prélèvement

L'animal était ensuite placé en décubitus dorsal sur une surface plane. La prise de sang était réalisée par un unique manipulateur, au niveau du complexe artère/veine caudale, à l'exception de *Glaucostegus cemiculus* (sinus dorsal). La queue était maintenue d'une main avec un linge humide tandis que l'autre main réalisait le geste technique. Selon les espèces (la taille de l'individu et le diamètre des vaisseaux utilisés pour la prise de sang variants) des aiguilles de 21G (BD Microlance™ 3, Becton Dickinson, Grenoble France) et 18G (Spinal Needle Quincke, Temena, France) ont été utilisées sur des seringues de 5mL (BD Discardit II, Becton Dickinson, Grenoble France).

Une fois le prélèvement réalisé, l'animal était marqué (Orahesive, Convatec, Nanterre France) puis replacé dans l'aquarium d'origine. Les individus ont été surveillés jusqu'au réveil complet, à savoir un animal retrouvant un comportement et un schéma de nage normal pour l'espèce. En cas de durée de réveil prolongée, l'individu était maintenu en mouvement dans le bassin par un plongeur afin de favoriser une meilleure ventilation des branchies.

d. Analyse des échantillons

(1) Au chevet du patient

Immédiatement après le prélèvement effectué, plusieurs frottis sanguins ont été réalisés (sans anticoagulant) ainsi qu'une mesure des lactates (The EDGE Blood Lactate Monitoring System, APEXBIO, Houston Texas USA).

Les frottis sanguins ont été réalisés comme pour les autres vertébrés, avec la méthode suivante : une petite goutte de sang (<5mm, soit environ 5µL) est déposée à l'extrémité d'une lame en verre. A l'aide d'une main, l'on maintient cette lame en place. Avec l'autre main, on applique perpendiculairement une seconde lame juste en avant de l'extrémité distale de la goutte, inclinée vers l'arrière d'environ 45° par rapport à la verticale. On recule ensuite la lame jusqu'à la goutte de sang, qui s'étalera longitudinalement. Puis dans un mouvement assuré, rapide et continu on avance la lame jusqu'à l'extrémité de la lame de frottis en maintenant une très légère pression. Le frottis sanguin a été considéré réussi lorsqu'il consistait en un fin film recouvrant les deux-tiers de la lame, et se terminant distalement en arrondi (forme de « plume »).

Le sang a alors été transféré en tube hépariné et homogénéisé avec l'anticoagulant par 10 retournements successifs du tube. Quelques minutes plus tard les paramètres sanguins suivants ont été quantifiés par analyseur portatif (Vet Scan i-Stat 1 avec i-stat CG8+ cartridge, ABAXIS, Zoetis, USA) : pH, pCO₂ (mmHg), pO₂ (mmHg), excès de bases (BE, mmol/L), bicarbonates (HCO₃⁻, mmol/L), CO₂ total (TCO₂, mmol/L), saturation en oxygène (SO₂, %), sodium (Na⁺, mmol/L), potassium (K⁺, mmol/L), calcium ionisé (iCa, mmol/L), glucose (mg/dL).

Le prélèvement sanguin a ensuite été centrifugé à 5000 rotations par minute pendant 5 minutes (iFuge D06, Neuation) et le plasma extrait congelé sur site (-20°C) pour une durée de 4 à 7 mois.

(2) En laboratoire

(a) Biochimie

Les échantillons de plasma ont été transférés en carboglace (Subligel, Saint-Angeau France) au laboratoire de biochimie de Vetagrosup pour analyse biochimique. En accord avec l'analyse bibliographique réalisée en première partie de cette thèse, les paramètres d'intérêt suivants ont été testés :

- | | | |
|-------------------|--------------|---------------------|
| - Albumine | - Chlorure | - pH |
| - ALAT | - Créatinine | - Phosphore |
| - ASAT | - GGT | - Protéines totales |
| - Calcium ionisé | - Glucose | - Triglycérides |
| - Calcium total | - Potassium | - Urée |
| - Cholestérol | - Sodium | |
| - Créatine kinase | - PAL | |

Les échantillons ont été soumis à analyse dès décongélation et après une nouvelle centrifugation. Les analyses ont été conduites sur un automate de biochimie médicale (Konelab 30i fabriqué par Thermo Fisher Scientific). Cet appareil est un automate cadencé destiné au passage des échantillons en série. Le système est équipé d'un module "ion sensitive electrode" ISE et dispose de 78 tests avec un débit maximal de 300 tests par heure. Le ionogramme a donc été mesuré en électrochimie avec une plage de mesure étendue, les paramètres biochimiques sont dosés ou mesurés selon des techniques classiquement rencontrées en biologie médicale c'est-à-dire soit par réactivité chimique (calcium total, phosphore) soit par méthode enzymatique pour l'ensemble des autres paramètres.

Le système analytique est sous assurance-qualité. Avant de commencer les analyses, des contrôles sont effectués sur chaque paramètres. Pour l'ensemble des paramètres évalués dans l'étude, les contrôles TruLab N et TruLab P (normal et pathologique) ont été utilisés. Le ionogramme est contrôlé par ce même procédé

ainsi que par des ampoules titrées sur 3 niveaux de gamme. Enfin, le laboratoire est soumis à des analyses circulaires pour l'ensemble des paramètres.

Pour chaque paramètre ci-dessus, ainsi que pour ceux mesurés au chevet du patient, une analyse statistique a été réalisée à l'aide du module complémentaire excel Reference Value advisor®. La valeur 1 a été attribuée arbitrairement à tous les résultats négatifs afin de pouvoir conduire l'analyse statistique. La statistique d'Anderson-Darling a été retenue pour notre travail. La symétrie de la distribution pour chaque paramètre a été validée avec calcul de la p-value (validation si > 0.05). Les valeurs aberrantes ont été écartées uniquement en cas d'écarts répétés sur plusieurs paramètres pour un même individu. Nous avons utilisé la méthode robuste avec transformation box-cox des valeurs afin d'obtenir médiane, écart-type, minimum et maximum pour chaque paramètre. Les intervalles de référence associés ont été calculés mais ne sont pas présentés car non fiables au vu de nos effectifs.

(b) Hématologie

Les frottis sanguins ont été colorés selon le protocole suivant (May-Grunwald-Giemsa) :

- May Grunwald bain de 3 minutes 30
- Eau du robinet bain de 3 minutes 30
- Giemsa bain de 7 minutes
- Rincage à l'eau du robinet et séchage à l'air libre sur portoirs

Une fois la coloration réalisée les frottis ont été conservés au sec à l'abri de la lumière. La lecture des frottis a été réalisée au microscope optique (Olympus BX43, Evident Corporation, Tokyo Japan). Les photographies (Olympus UC 90, Evident Corporation, Tokyo Japan) ont été réalisées en zone monocouche du frottis, en grossissement X1000. Les lames ont été parcourues entièrement afin d'identifier la totalité des différentes lignées cellulaires sanguines présentes chez une espèce. Les clichés obtenus ont été traités avec le logiciel Cellsens V3.1 (Olympus, Evident Corporation, Tokyo Japan).

II. Profils biochimiques de 14 espèces d'Élasmobranches maintenus en captivité

Nous avons choisi de présenter les résultats de profils biochimiques paramètre par paramètre afin de permettre une analyse inter-espèces. Les analyses statistiques associées sont regroupées en annexe 1 de cette thèse. Au vu des effectifs nous avons choisis de présenter la médiane ainsi que les valeurs extrêmes de chaque paramètre.

1. Résultats présentés par paramètre biochimique

a. Alanine aminotransférase

ESPECE	G. cemiculus	M. aquila	M. hypostoma	P. motoro	R. montagui	R. clavata	R. undulata
EFFECTIF	7	4	4	6	4	16	3
MEDIANE	1	0.69	0.9	2	1.1	1	1
MIN	0.153	0.599	0.421	0.594	0.101	1	0.02
MAX	2.205	1	1	3.677	3.704	1	1.047

ESPECE	S. stellaris	S. canicula	M. asterias	T. semifasciata	H. ocellatum	S. tigrinum	H. francisci
EFFECTIF	10	6	11	14	5	8	3
MEDIANE	0.9	0.4	0.4	2.5	1	0.2	0.5
MIN	0.016	0.095	0.063	1	0.868	0.07	0.45
MAX	1.513	1	1.195	3.822	1	1	1.134

Valeurs en UI/L.

Tableau VII. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en ALAT obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.

b. Albumine

ESPECE	G. cemiculus	M. aquila	M. hypostoma	P. motoro	R. montagui	R. clavata	R. undulata
EFFECTIF	7	4	4	6	4	15	3
MEDIANE	4.3	5.8	7	4.2	5.3	4.2	3.2
MIN	3.193	2.842	6.287	1.732	4.428	3.173	2.951
MAX	5.32	7.559	7.783	4.907	6.318	4.804	6.165

ESPECE	S. stellaris	S. canicula	M. asterias	T. semifasciata	H. ocellatum	S. tigrinum	H. francisci
EFFECTIF	11	6	11	14	5	8	3
MEDIANE	3.8	2.1	8.8	5.6	7.5	5.5	6.9
MIN	1.85	1.521	7.115	4.317	6.587	4.852	5.668
MAX	8.08	7.939	9.837	8.517	8.449	6.152	7.534

Valeurs en g/L.

Tableau VIII. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en albumine obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.

c. Aspartate aminotransférase

ESPECE	G. cemiculus	M. aquila	M. hypostoma	P. motoro	R. montagui	R. clavata	R. undulata
EFFECTIF	7	4	4	6	4	16	3
MEDIANE	1.1	1	1.3	5.5	2.6	1	1
MIN	0.591	0.602	0.588	2.451	2.203	1	0.488
MAX	4.253	5.103	2.205	11.458	5.841	1	1

ESPECE	S. stellaris	S. canicula	M. asterias	T. semifasciata	H. ocellatum	S. tigrinum	H. francisci
EFFECTIF	10	6	10	14	5	8	3
MEDIANE	0.7	0.3	3.9	2	2.1	0.8	2.3
MIN	0.109	0.028	1.713	0.847	1.223	0.022	1.245
MAX	1.602	1	14.73	4.352	11.828	2.069	2.738

Valeurs en UI/L.

Tableau IX. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en ASAT obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.

d. Bicarbonates (HCO₃⁻)

ESPECE	G. cemiculus	M. aquila	M. hypostoma	P. motoro	R. montagui	R. clavata	R. undulata
EFFECTIF	7	4		6	4	16	5
MEDIANE	7	8.2		7	4.9	5.8	6.6
MIN	4.8	7		6.2	3.3	4.9	5.5
MAX	7.9	8.6		7.6	6.5	8.1	6.9

ESPECE	S. stellaris	S. canicula	M. asterias	T. semifasciata	H. ocellatum	S. tigrinum	H. francisci
EFFECTIF	11	6	11	14	5	8	3
MEDIANE	6.8	5.7	12.3	8.2	4.6	6.1	8.5
MIN	5.9	4.9	7	6.8	4.1	5.7	7.3
MAX	8	6.6	15.1	10.8	5	8.1	8.6

Valeurs en mmol/L.

Tableau X. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en bicarbonates obtenues par appareil i-stat pour 14 espèces d'Élasmobranches.

e. Calcium ionisé

ESPECE	G. cemiculus		M. aquila		M. hypostoma		P. motoro		R. montagui		R. clavata		R. undulata	
	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo
EFFECTIF	7	7	4	4		3	6	6	4	4	16	16	5	3
MEDIANE	>2.5	1.1	>2.5	1.2		1.2	23,1	1	>2.5	1.1	>2.5	1.1	>2.5	1.1
MIN	>2.5	1.124	>2.5	1.201		1.173	21	1.017	>2.5	1.107	>2.5	1.083	>2.5	1.069
MAX	>2.5	1.151	>2.5	1.232		1.204	27	1.039	>2.5	1.164	>2.5	1.126	>2.5	1.108

ESPECE	S. stellaris		S. canicula		M. asterias		T. semifasciata		H. ocellatum		S. tigrinum		H. francisci	
	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo
EFFECTIF	11	11	6	6	11	11	14	14	4	5	8	8	3	3
MEDIANE	>2.5	1.2	>2.5	1.2	>2.5	1.2	>2.5	1.4	>2.5	1.1	>2.5	1.3	>2.5	1.1
MIN	>2.5	1.124	>2.5	1.172	>2.5	1.184	>2.5	1.189	>2.5	1.127	>2.5	1.259	>2.5	1.102
MAX	>2.5	1.202	>2.5	1.266	>2.5	1.315	>2.5	1.485	>2.5	1.14	>2.5	1.32	>2.5	1.128

Valeurs en mmol/L.

Tableau XI. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en calcium ionisé obtenues selon deux méthodes pour 14 espèces d'Élasmobranches.

f. Calcium total

ESPECE	G. cemiculus	M. aquila	M. hypostoma	P. motoro	R. montagui	R. clavata	R. undulata
EFFECTIF	7	4	4	6	4	16	3
MEDIANE	4	3.5	3.2	2.5	3.7	3.5	2.5
MIN	3.769	2.839	3.061	2.364	3.597	3.294	2.367
MAX	4.255	3.924	3.538	2.581	3.837	3.65	3.201

ESPECE	S. stellaris	S. canicula	M. asterias	T. semifasciata	H. ocellatum	S. tigrinum	H. francisci
EFFECTIF	11	6	11	14	5	8	3
MEDIANE	3.3	3.2	3.8	3.2	3.7	3.9	3.4
MIN	2.91	2.934	3.672	2.516	3.506	3.788	3.085
MAX	3.794	3.836	4.295	3.442	3.687	3.963	3.673

Valeurs en mmol/L.

Tableau XII. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en calcium total obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.

g. Chlorure

ESPECE	G. cemiculus	M. aquila	M. hypostoma	P. motoro	R. montagui	R. clavata	R. undulata
EFFECTIF	7	4	3	6	4	16	3
MEDIANE	209.1	221.7	206.7	151.6	205.9	210	197.8
MIN	203.354	219.361	206.091	149.117	204.766	202.51	197.141
MAX	212.803	222.805	210.218	154.052	216.007	220.173	205.637

ESPECE	S. stellaris	S. canicula	M. asterias	T. semifasciata	H. ocellatum	S. tigrinum	H. francisci
EFFECTIF	11	6	11	14	5	8	3
MEDIANE	209.5	209.9	208.2	217.5	216.4	210.4	238
MIN	189.052	197.543	203.951	204.376	208.636	201.156	229.632
MAX	219.408	226.534	227.131	224.029	218.859	212.263	238.505

Valeurs en mmol/L.

Tableau XIII. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en chlorure obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.

h. Cholestérol

ESPECE	G. cemiculus	M. aquila	M. hypostoma	P. motoro	R. montagui	R. clavata	R. undulata
EFFECTIF	7	4	4	6	4	16	3
MEDIANE	3	1.8	1.7	2	2.4	1.2	1.1
MIN	1.175	0.57	1.175	1.245	1.202	0.008	0.612
MAX	5.145	1.971	2.441	3.121	3.012	2.281	1.874

ESPECE	S. stellaris	S. canicula	M. asterias	T. semifasciata	H. ocellatum	S. tigrinum	H. francisci
EFFECTIF	11	6	11	14	5	8	3
MEDIANE	1.2	1.4	2.6	1.5	5.3	1.8	2.1
MIN	0.134	0.625	1.444	0.824	2.292	1.429	0.699
MAX	2.591	2.098	3.583	2.201	7.338	2.144	3.057

Valeurs en mmol/L.

Tableau XIV. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en cholestérol obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.

i. CO2 total (TCO2)

ESPECE	G. cemiculus	M. aquila	M. hypostoma	P. motoro	R. montagui	R. clavata	R. undulata
EFFECTIF	7	4		6	3	16	5
MEDIANE	7.6	9		8	6.3	6.4	7
MIN	6	7		7	5	5	6
MAX	9	9		8	8	9	7

ESPECE	S. stellaris	S. canicula	M. asterias	T. semifasciata	H. ocellatum	S. tigrinum	H. francisci
EFFECTIF	11	5	11	14	5	8	3
MEDIANE	7	6	13.1	8.3	<5	7	9
MIN	7	5	7	7	<5	6	8
MAX	9	7	16	12	5	9	10

Valeurs en mmol/L.

Tableau XV. Synthèse des valeurs de TCO2 obtenues par appareil i-stat pour 14 espèces d'Élasmobranches.

j. Créatine kinase (CK)

ESPECE	G. cemiculus	M. aquila	M. hypostoma	P. motoro	R. montagui	R. clavata	R. undulata
EFFECTIF	7	4	4	6	4	16	3
MEDIANE	2.8	1	1	1.5	1	33.5	0.9
MIN	1	1	1	0.604	1	2.007	0.663
MAX	15.841	2.07	1	6.858	1	111.328	1

ESPECE	S. stellaris	S. canicula	M. asterias	T. semifasciata	H. ocellatum	S. tigrinum	H. francisci
EFFECTIF	11	6	11	10	5	8	3
MEDIANE	1	1	1.2	1	12.5	22.9	1
MIN	0.047	0.266	0.173	0.639	0.929	14.365	1
MAX	1	1	2.289	11.98	37.81	37.311	1

Valeurs en UI/L.

Tableau XVI. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en CK obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.

k. Créatinine

ESPECE	G. cemiculus	M. aquila	M. hypostoma	P. motoro	R. montagui	R. clavata	R. undulata
EFFECTIF	7	4	4	6	4	16	3
MEDIANE	11.4	4.3	10.3	10	5.1	5.2	14
MIN	8	1.558	8.714	6.649	3.894	4.166	9.977
MAX	21.677	5.527	38.476	40.543	6.009	19.105	18.043

ESPECE	S. stellaris	S. canicula	M. asterias	T. semifasciata	H. ocellatum	S. tigrinum	H. francisci
EFFECTIF	11	6	11		5	8	3
MEDIANE	3.1	3.1	2.7		6	102.8	3.9
MIN	2.188	2.503	1.844		4.391	62.291	3.663
MAX	5.584	4.162	4.038		13.22	261.815	3.949

Valeurs en $\mu\text{mol/L}$.

Tableau XVII. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en créatinine obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.

l. Excès de bases

ESPECE	G. cemiculus	M. aquila	M. hypostoma	P. motoro	R. montagui	R. clavata	R. undulata
EFFECTIF	7	4		6	3	16	5
MEDIANE	-22.5	-20.5		-21.2	-27	-24.7	-20.2
MIN	-28	-21		-22	-30	-27	-23
MAX	-21	-20		-20	-27	-21	-19

ESPECE	S. stellaris	S. canicula	M. asterias	T. semifasciata	H. ocellatum	S. tigrinum	H. francisci
EFFECTIF	11	6	11	14	5	8	3
MEDIANE	-22.8	-25.6	-15.2	-19.8	-22	-22.1	-22
MIN	-25	-26	-20	-24	-24	-24	-22
MAX	-19	-23	-11	-18	-22	-19	-20

Valeurs en mmol/L.

Tableau XVIII. Synthèse des valeurs d'excès de base obtenues par appareil i-stat pour 14 espèces d'Élasmobranches.

m. Gamma-glutamyltranspeptidase

ESPECE	G. cemiculus	M. aquila	M. hypostoma	P. motoro	R. montagui	R. clavata	R. undulata
EFFECTIF	7	4	4	6	4	16	3
MEDIANE	7.6	1.4	1	0.8	1	0.9	1.2
MIN	0.179	0.185	0.731	0.356	1	0.18	0.582
MAX	16.65	2.122	1.279	1	2.241	1.756	2.083

ESPECE	S. stellaris	S. canicula	M. asterias	T. semifasciata	H. ocellatum	S. tigrinum	H. francisci
EFFECTIF	11	6	11	14	5	8	3
MEDIANE	0.9	1	0.9	0.9	5.3	9.5	1.8
MIN	0.399	0.844	0.221	0.102	1	4.815	0.448
MAX	3.471	2.043	2.076	6.485	13.33	14.025	2.859

Valeurs en UI/L.

Tableau XIX. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en GGT obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.

n. Glucose

ESPECE	G. cemiculus		M. aquila		M. hypostoma		P. motoro		R. montagui		R. clavata		R. undulata	
	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo
EFFECTIF	6	7	4	4		4	5	6	4	4	16	6	7	4
MEDIANE	26,8	32,42	<20	27,02		32,42	23,1	25,22	<20	91,87	<20	9,00	21,9	34,22
MIN	21	28,93	<20	25,94		14,59	21	21,52	<20	70,15	<20	0,21	20	22,08
MAX	36	46,06	27	37,18		38,58	27	30,78	<20	108,25	<20	16,05	39	45,02

ESPECE	S. stellaris		S. canicula		M. asterias		T. semifasciata		H. ocellatum		S. tigrinum		H. francisci	
	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo
EFFECTIF	11	11	6	6	11	11	14	14	4	5	8	8	3	3
MEDIANE	<20	14,41	<20	16,21	93,3	124,30	63,4	86,47	24	32,42	23,5	34,22	<20	18,01
MIN	<20	5,58	<20	13,24	46	63,86	37	51,29	22	26,24	23	26,89	<20	17,74
MAX	21	32,08	<20	19,94	123	166,78	84	110,83	26	37,13	28	39,52	22	30,21

Valeurs en mg/dL.

Tableau XX. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en glucose mesurées selon deux méthodes pour 14 espèces d'Élasmobranches.

o. Lactates

ESPECE	G. cemiculus	M. aquila	M. hypostoma	P. motoro	R. montagui	R. clavata	R. undulata
EFFECTIF		3		6			5
MEDIANE		22.3		Lo			Lo
MIN		17		Lo			Lo
MAX		30		11			11

ESPECE	S. stellaris	S. canicula	M. asterias	T. semifasciata	H. ocellatum	S. tigrinum	H. francisci
EFFECTIF	14		11		5	9	
MEDIANE	19.5		<10.9		Lo	Lo	
MIN	7		Lo		Lo	Lo	
MAX	29		41		Lo	7	

Valeurs en mg/dL.

Tableau XXI. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en lactates obtenues par appareil portatif pour 14 espèces d'Élasmobranches.

p. pH

ESPECE	G. cemiculus		M. aquila		M. hypostoma		P. motoro		R. montagui		R. clavata		R. undulata	
	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo
EFFECTIF	7	7	4	4		3	6	4	4	4	16	13	5	3
MEDIANE	7	7	7.1	7.3		7.4	7.2	7.6	6.8	7.1	7	7.2	7.3	7.3
MIN	6.893	6.947	7.109	7.23		7.268	7.137	7.523	6.597	6.996	6.959	7.09	7.193	7.285
MAX	7.131	7.133	7.285	7.446		7.387	7.258	7.624	6.96	7.261	7.198	7.333	7.39	7.348

ESPECE	S. stellaris		S. canicula		M. asterias		T. semifasciata		H. ocellatum		S. tigrinum		H. francisci	
	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo	i-stat	labo
EFFECTIF	11	11	6	6	11	11	14	14	5	5	8	8	3	3
MEDIANE	7.1	7.3	7.1	7.2	7.2	7.5	7.2	7.4	7.2	7.2	7.2	7.2	7.1	7.5
MIN	7.006	7.273	6.993	7.047	7.179	7.297	6.885	7.28	7.145	7.096	7.12	7.164	7.024	7.434
MAX	7.257	7.502	7.132	7.233	7.329	7.682	7.328	7.46	7.292	7.266	7.248	7.352	7.153	7.578

Tableau XXII. Synthèse des valeurs de pH sanguin mesurées selon deux méthodes pour 14 espèces d'Élasmobranches.

q. Phosphatases alcalines (PAL)

ESPECE	G. cemiculus	M. aquila	M. hypostoma	P. motoro	R. montagui	R. clavata	R. undulata
EFFECTIF	7	4	4	6	4	16	3
MEDIANE	26.9	0.7	4.8	80.4	16.9	3.5	3.3
MIN	8.031	0.19	1.439	51.234	8.044	0.39	2.278
MAX	57.018	1	5.463	151.859	30.508	8.955	3.566

ESPECE	S. stellaris	S. canicula	M. asterias	T. semifasciata	H. ocellatum	S. tigrinum	H. francisci
EFFECTIF	11	6	11	14	5	8	3
MEDIANE	2.3	10	3.6	6.7	1.5	1	1
MIN	0.952	6.212	0.317	1	0.432	0.078	0.111
MAX	5.516	14.046	10.153	23.861	3.444	1.606	1

Valeurs en UI/L.

Tableau XXIII. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en PAL obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.

r. Phosphore

ESPECE	G. cemiculus	M. aquila	M. hypostoma	P. motoro	R. montagui	R. clavata	R. undulata
EFFECTIF	7	4	4	6	4	16	3
MEDIANE	1.4	1	1.3	1.1	2.3	2.1	1.2
MIN	1.245	0.878	0.986	1.021	2.132	1.585	1.208
MAX	2.283	1.227	1.316	1.216	2.589	3.374	1.673

ESPECE	S. stellaris	S. canicula	M. asterias	T. semifasciata	H. ocellatum	S. tigrinum	H. francisci
EFFECTIF	11	6	11	14	5	8	3
MEDIANE	1.3	1.1	1.6	1.8	0.9	1.4	1.3
MIN	1.069	0.703	1.329	1.363	0.752	1.085	1.094
MAX	2.632	1.409	2.191	2.947	1.484	1.77	1.565

Valeurs en mmol/L.

Tableau XXIV. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en urée obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.

s. Potassium

ESPECE	G. cemiculus	M. aquila	M. hypostoma	P. motoro	R. montagui	R. clavata	R. undulata
EFFECTIF	7	4	3	4	4	16	3
MEDIANE	3.6	3.8	3.6	3.6	2.4	2.6	3.4
MIN	3.463	2.015	3.219	3.4	2.327	1.637	3.329
MAX	5.241	4.573	3.904	4	3.415	3.024	3.47

ESPECE	S. stellaris	S. canicula	M. asterias	T. semifasciata	H. ocellatum	S. tigrinum	H. francisci
EFFECTIF	11	6	11	14	5	8	3
MEDIANE	3.1	3.3	2.7	2.8	2.9	4.7	1.8
MIN	1.375	2.553	2.147	1.916	2.776	3.901	1.292
MAX	4.201	4.146	4.458	3.786	4.796	5.143	2.13

Valeurs en mmol/L.

Tableau XXV. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en potassium obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.

ESPECE	P. motoro
EFFECTIF	11
MEDIANE	3.1
MIN	1.375
MAX	4.201

Valeurs en mmol/L.

Tableau XXVI. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en potassium obtenues par appareil i-stat pour *P. motoro*.

t. Pression partielle en dioxygène (pO₂)

ESPECE	G. cemiculus	M. aquila	M. hypostoma	P. motoro	R. montagui	R. clavata	R. undulata
EFFECTIF	7	4		6	4	16	5
MEDIANE	88.7	30		29.2	43.8	33.8	62.7
MIN	26	29		18	40	19	60
MAX	174	155		40	95	97	146

ESPECE	S. stellaris	S. canicula	M. asterias	T. semifasciata	H. ocellatum	S. tigrinum	H. francisci
EFFECTIF	11	6	11	14	5	9	3
MEDIANE	55.4	184.3	38	82.1	34.7	36.3	41.6
MIN	21	53	19	20	17	14	26
MAX	113	401	115	148	54	56	61

Valeurs en mmHg.

Tableau XXVII. Synthèse des valeurs de pO₂ obtenues par appareil i-stat pour 14 espèces d'Élasmobranches.

u. Pression partielle en dioxyde de carbone (pCO₂)

ESPECE	G. cemiculus	M. aquila	M. hypostoma	P. motoro	R. montagui	R. clavata	R. undulata
EFFECTIF	7	4		6	4	16	5
MEDIANE	23.4	25.3		17.7	33.6	23	14.1
MIN	20	14.8		14.2	20.8	15.4	10.5
MAX	31.7	27.2		20.7	34.1	30.2	15.1

ESPECE	S. stellaris	S. canicula	M. asterias	T. semifasciata	H. ocellatum	S. tigrinum	H. francisci
EFFECTIF	11	6	11	14	5	8	3
MEDIANE	21.6	19.3	29.7	19.2	10.7	17.4	23.9
MIN	17.6	15.3	15.6	15.2	9.1	16.3	23.7
MAX	26.1	23.4	38.9	45.8	13.1	19	32.9

Valeurs en mmHg.

Tableau XXVIII. Synthèse des valeurs de pCO₂ obtenues par appareil i-stat pour 14 espèces d'Élasmobranches.

y. Protéines totales

ESPECE	G. cemiculus	M. aquila	M. hypostoma	P. motoro	R. montagui	R. clavata	R. undulata
EFFECTIF	7	4	4	6	4	15	3
MEDIANE	35.9	19.4	22	17.1	19.4	18.7	8.2
MIN	27.305	12.553	16.967	7.959	15.875	13.003	7.778
MAX	46.592	29.468	26.641	19.6	23.221	23.784	17.627

ESPECE	S. stellaris	S. canicula	M. asterias	T. semifasciata	H. ocellatum	S. tigrinum	H. francisci
EFFECTIF	11	6	11	114	5	8	3
MEDIANE	10.7	6.6	23.7	16.5	33.9	32.5	19.2
MIN	4.697	4.804	17.285	11.702	28.932	30.008	18.823
MAX	24.345	22.912	29.152	24.04	43.633	35.447	23.259

Valeurs en g/L.

Tableau XXIX. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en protéines totales obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.

w. Saturation en oxygène (SpO2)

ESPECE	G. cemiculus	M. aquila	M. hypostoma	P. motoro	R. montagui	R. clavata	R. undulata
EFFECTIF	7	4		6	4	16	5
MEDIANE	92.6	37.9		44.4	47.7	42.1	92.2
MIN	21	30		18	26	14	87
MAX	99	99		66	91	96	99

ESPECE	S. stellaris	S. canicula	M. asterias	T. semifasciata	H. ocellatum	S. tigrinum	H. francisci
EFFECTIF	11	6	11	14	5	8	3
MEDIANE	73.1	99.3	62.5	84.9	52.7	51.4	56.5
MIN	22	72	20	13	19	12	26
MAX	96	100	98	99	86	76	82

Valeurs en %.

Tableau XXX. Synthèse des valeurs de SpO2 obtenues par appareil i-stat pour 14 espèces d'Élasmobranches.

x. Sodium

ESPECE	G. cemiculus	M. aquila	M. hypostoma	P. motoro	R. montagui	R. clavata	R. undulata
EFFECTIF	7	4	3	4	4	16	3
MEDIANE	284	308.6	290.7	177.7	284.7	289.6	254.3
MIN	279.959	301.419	284.855	173	280.638	286.509	253.594
MAX	292.581	309.835	296.767	178	292.926	298.18	272.556

ESPECE	S. stellaris	S. canicula	M. asterias	T. semifasciata	H. ocellatum	S. tigrinum	H. francisci
EFFECTIF	11	6	11	14	5	8	3
MEDIANE	280.2	274.2	284.9	295.3	286.1	282	312
MIN	247.28	254.449	277.762	276.047	281.272	269.092	311.644
MAX	297.548	300.679	300.457	307.414	290.647	289.934	319.603

Valeurs en mmol/L.

Tableau XXXI. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en sodium obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.

ESPECE	P. motoro	Autres espèces
EFFECTIF	4	
MEDIANE	177.7	>180
MIN	173	>180
MAX	178	>180

Valeurs en mmol/L.

Tableau XXXII. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en sodium obtenues par appareil i-stat pour 14 espèces d'Élasmobranches.

y. Triglycérides

ESPECE	G. cemiculus	M. aquila	M. hypostoma	P. motoro	R. montagui	R. clavata	R. undulata
EFFECTIF	7	4	4	6	4	16	3
MEDIANE	2	0.9	2.2	1.3	2.3	1	0.9
MIN	0.516	0.159	1.791	0.437	1.436	0.582	0.826
MAX	4.881	1.611	2.585	1.89	2.796	1.735	1.627

ESPECE	S. stellaris	S. canicula	M. asterias	T. semifasciata	H. ocellatum	S. tigrinum	H. francisci
EFFECTIF	11	6	11	14	5	8	3
MEDIANE	0.4	1.4	1.1	0.9	1.2	0.8	0.3
MIN	0.035	1.046	0.799	0.604	0.801	0.555	0.136
MAX	0.829	1.965	1.672	1.341	1.967	1.131	0.523

Valeurs en mmol/L.

Tableau XXXIII. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en triglycérides obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.

z. *Urée*

ESPECE	G. cemiculus	M. aquila	M. hypostoma	P. motoro	R. montagui	R. clavata	R. undulata
EFFECTIF	7	4	4	6	4	16	3
MEDIANE	287.5	257.7	323	3.8	269.3	267.1	273.7
MIN	280.146	85.56	301.4	2.61	265.025	221.9	273.743
MAX	294.283	278.555	325.8	7.56	271.766	276.1	286.929

ESPECE	S. stellaris	S. canicula	M. asterias	T. semifasciata	H. ocellatum	S. tigrinum	H. francisci
EFFECTIF	11	6	11	14	5	8	3
MEDIANE	259.3	254	261.9	266.6	247.1	261.9	261.7
MIN	222.13	210.988	227.2	259.217	243.294	239.312	233.263
MAX	271.686	268.902	270	275.372	252.174	267.672	262.595

Valeurs en mmol/L.

Tableau XXXIV. Synthèse des valeurs de concentration sanguine en Urée obtenues en laboratoire pour 14 espèces d'Élasmobranches.

2. Discussion

Nous avons pu obtenir les profils biochimiques classiques étendus à 26 paramètres de 14 espèces d'Elasmobranches. Parmi eux, 5 paramètres ont pu faire l'objet d'une comparaison entre deux méthodes de mesure, l'une réalisée au chevet de l'animal par un appareil portatif (i-stat) et une autre, réalisée au laboratoire sur un automate de biologie médicale à partir des échantillons congelés. Pour la majorité des paramètres évalués, un dosage a été réalisable. Pour certains paramètres et/ou certaines espèces soit les valeurs excédaient les limites supérieures de mesure des outils utilisés, soit les concentrations ou activités étaient trop faibles pour être évaluées. Nous discuterons ainsi ici des limites de l'utilisation de cet examen complémentaire chez les Elasmobranches.

Ionogramme et gaz du sang :

Les concentrations sanguines en **calcium** sous forme ionisée ont été mesurées par l'appareil portatif i-stat. Malheureusement la limite supérieure de détection de l'appareil (2.5 mmol/L) fut une contrainte méthodologique importante et n'a pas permis d'accéder à la valence biologique pour toutes les espèces. En effet, selon une précédente étude, l'obtention de concentrations en calcium ionisé supérieures à 2.5mmol/L est attendue chez les Elasmobranches en situations physiologiques (Naples, Mylniczenko et al., 2012).

Des valeurs ont pu être obtenues pour *P. motoro*. Celles-ci concordent avec celles obtenues dans une étude sur les Potamotrygonidae (Griffith, Pang et al., 1973). Cette étude suggère que les valeurs plus basses de calcium mesurées chez cette espèce soient liées au fait qu'il s'agisse d'une raie d'eau douce. La concentration en calcium est notamment plus faible en milieu d'eau douce qu'en eau salée et le système de transport ionique de cette famille d'Élasmobranchie est de faible affinité (Brito, Claudiano et al., 2015). De façon générale, la composition du sérum des Élasmobranches d'eau douce est globalement plus proche de celle des poissons téléostéens que des Élasmobranches d'eau salée (Griffith, Pang et al., 1973).

Il semble ainsi que l'utilisation de l'appareil i-stat ne soit pas approprié pour une exploration de la valence classique chez les Élasmobranches d'eau salée. Toutefois, un protocole de dilution sanguine peut être mis en place rapidement au chevet du patient.

Les concentrations en calcium ionisé mesurées en laboratoire sont toutes significativement inférieures à celles mesurées au chevet de l'animal. Ces écarts sont justifiés par le délai d'acheminement qui ne permet pas d'accéder, en différé, à la valeur biologique du fait de l'instabilité importante de ce paramètre. Ainsi, pour un suivi en pratique ce paramètre, il est indispensable d'être équipé et de disposer d'un appareillage à plus forte étendue de champ de mesure.

Les concentrations plasmatiques en **sodium** et **chlorure** sont élevées. Pour le sodium, la limite de détection de l'appareil portatif i-stat étant de 180 mmol/L, nous n'avons pas pu obtenir de valeurs au chevet de l'animal. Une difficulté rapportée par la littérature de manière générale (Naples, Mylniczenko et al., 2012). Du fait de la difficulté pratique de diluer le sang de l'animal, l'utilisation de cet appareil de mesure apparaît donc sans intérêt pour ce paramètre chez les Élasmobranches. De la même façon que pour le calcium, les Potamotrygonidae présentent des concentrations plasmatiques en sodium et chlorure inférieures aux espèces d'Élasmobranches d'eau salée (Griffith, Pang et al., 1973). Nos résultats pour *P. motoro* sont similaires à ceux d'une étude portant sur la même espèce (respectivement 173.5 +/- 16.45 mmol/L et 159 ± 14.56 mmol/L)(Brito, Claudiano et al., 2015) et une seconde sur le même taxon (Griffith, Pang et al., 1973). Ainsi, pour l'exploration du ionogramme en pratique, il est indispensable d'envisager l'acquisition d'un appareil disposant d'une plus grande amplitude de linéarité de réponse et de privilégier les méthodologies en électrochimie.

Les concentrations plasmatiques en **phosphore**, en **potassium** et en **calcium total** sont basses, une information mise en avant par plusieurs autres études chez les Élasmobranches (Harms, Ross et al., 2002)(Dove, Arnold et al., 2010)(Ferreira, Field et al., 2010)(Otway, Ellis et al., 2011)(Marancik, Dove et al., 2012)(Brito, Claudiano et al., 2015)(Grant et Campbell, 2020). Il est probable que la richesse environnementale en ces paramètres n'impose pas à l'animal de disposer de mécanisme puissant de régulation homéostatique.

Les valeurs de **pO₂** obtenues par l'intermédiaire du système i-stat varient fortement d'une espèce à l'autre. Les valeurs obtenues pour *M. aquila* et *P. motoro* sont proches de celles présentées par une étude sur *D. americana*, une autre raie de la famille des Myliobatiformes (Phillips, Christiansen et al., 2016). Selon certaines études, la fiabilité de cet appareil de mesure semble cependant questionable pour ce paramètre (Harter, Morrison et al., 2015). Une autre étude suggère d'appliquer des équations de correction selon la température afin d'obtenir des valeurs plus fiables. Il serait intéressant de les appliquer à l'avenir à nos résultats (Gallagher, Frick et al., 2010). Cette correction des valeurs selon la température s'applique aussi à la **pCO₂**. Nos résultats sont en effet supérieurs à ceux d'autres études (Naples, Mylniczenko et al., 2012). L'anesthésie peut également avoir eu un impact sur ces valeurs.

Concernant les valeurs de **HCO₃⁻**, de **TCO₂** et de l'**excès de bases** les résultats sont similaires entre les différentes espèces explorées et sont cohérents avec ceux publiés pour les Élasmobranches (Harms, Ross et al., 2002)(Dove, Arnold et al., 2010)(Ferreira, Field et al., 2010)(Otway, Ellis et al., 2011)(Marancik, Dove et al., 2012)(Brito, Claudiano et al., 2015)(Grant et Campbell, 2020).

Les intervalles calculés pour les valeurs de **pH** sanguin se recoupent pour 9 espèces sur 13 entre la mesure en laboratoire et au chevet de l'animal. Les écarts d'intervalles de valeurs pour les 4 espèces présentant des différences entre les deux méthodes de mesures sont faibles. Il nous est cependant impossible de conclure de façon générale concernant la fiabilité de l'appareil portatif i-stat dans la mesure du pH sanguin. La littérature recommande pourtant l'utilisation de ce type d'appareil portatif en médecine des Élasmobranches (Talwar, Bouyoucos et al., 2016)(Harter, Morrison et al., 2015).

Autres paramètres :

Il est intéressant de noter la forte concentration en **urée** (> 200 mmol/L) du plasma des Élasmobranches d'eau salée. Ces valeurs sont à rapprocher de la pression osmotique élevée du milieu. Les valeurs d'urée plasmatique obtenues sont sensiblement plus basses (30 à 40 fois plus basses) chez *P. motoro* que pour les espèces d'eau salée. Cette différence peut s'expliquer par l'absence d'intérêt d'une

stratégie de rétention d'urée en eau douce pour compenser la pression osmotique du milieu (Brito, Claudiano et al., 2015).

Les **lactates** ont été mesurés uniquement au chevet de l'animal avec appareil portatif. Pour plusieurs espèces les valeurs se situaient en dessous de la limite inférieure de détection de ce-dernier (6 mg/dL soit 0.7 mM). Pour *M. asterias* la médiane a été calculée en excluant les individus sous le seuil de détection (2 individus). La médiane réelle est ainsi inférieure à celle présentée. Les valeurs publiées dans la littérature sont d'ordre de grandeurs très divers, allant de 6.48 mg/dL soit 0.7 mM (*S. canicula*)(Robertson, 1989) à 27.9 mg/dL soit 3.1 mM (*D. americana*)(Cains, Harms et al., 2004). Une étude sur *S. tigrinum* (animaux maintenus en captivité) présente des résultats inférieurs à 6 mg/dL (médiane de 5.77 mg/dL, 0.6 mM) au même titre que nous (Naples, Mylniczenko et al., 2012). La concentration plasmatique en lactate ayant été reliée chez les Élasmobranches au niveau de stress de l'individu, la faiblesse des valeurs que nous avons obtenues, en-dessous des limites de détection de l'appareil de mesure pour plusieurs espèces et dans l'intervalle bas de la littérature pour les autres, tend à indiquer un faible niveau de stress de nos animaux lors de la manipulation. D'autant plus qu'il a été montré que l'anesthésie au MS-222 pouvait être à l'origine d'une augmentation artéfactuelle de la concentration plasmatique en lactates (Velisek, Stejskal et al., 2009). Ceci est à mettre en lien avec la captivité des animaux de notre étude, habitués au contact humain et aux manipulations, ainsi que le choix d'un protocole court. La limitation du niveau de stress dans notre étude est un élément positif concernant la fiabilité de l'ensemble de nos résultats.

Concernant le **glucose**, l'intervalle établi pour *S. tigrinum* (i-stat) est inclus dans celui d'une autre étude sur la même espèce selon la même méthode de mesure (Naples, Mylniczenko et al., 2012). La limite inférieure de détection de l'appareil étant cependant de 20 mg/dL (10 mM) nous n'avons pas pu obtenir de valeurs pour 6 espèces au chevet de l'animal. Pour 3 espèces, les valeurs mesurées sont significativement plus hautes que pour l'ensemble des autres espèces de l'étude, à savoir *R. montagui*, *M. asterias* et *T. semifasciata* (médianes de respectivement 91.87 g/L, 86.47 g/L et 4.8 g/L en laboratoire). Pour *R. montagui* un doute subsiste concernant la fiabilité de ces mesures. En effet les résultats obtenus par i-stat sont eux en-dessous des limites de détection de l'appareil tandis que les résultats

obtenus en laboratoire sont élevés. Concernant *M. asterias* et *T. semifasciata*, deux espèces partageant le même bassin, il est possible que la capture des individus (en époussette directement dans le bassin par un plongeur), réalisée le même jour et sur une longue période de temps au vu de l'effectif, soit à l'origine d'une élévation artéfactuelle de la glycémie. L'activité médiane en ASAT élevée de *M. asterias* (plus haute valeur médiane de l'ensemble des espèces de l'étude) corroborerait cette hypothèse. Une autre hypothèse est qu'il s'agisse d'une spécificité de taxon, ces deux espèces faisant partie de la même famille (Triakidae). Une étude menée sur *M. canis*, un autre Triakidae, présente des résultats similaires (99.8 +/- 8.2 mg/dL pour les femelles et 107.8 +/- 9.2 mg/dL pour les mâles)(Persky, Williams et al., 2012).

Les intervalles de concentration sanguine en glucose obtenus par l'intermédiaire de l'appareil de mesure portatif i-stat se recroisent et sont comparables pour toutes les espèces (sauf *R. montagui* dont les résultats nous semblent à invalider) avec ceux obtenus en laboratoire. Pour les espèces dont les valeurs sont en-dessous de la limite de détection de l'appareil portatif, la médiane l'est également en laboratoire (exception faite de *R. montagui*). En s'intéressant aux médianes des groupes il semble cependant que les résultats soient légèrement sous-évalués par l'appareil portatif comparativement aux valeurs obtenues en laboratoire par la méthode de référence.

Les concentrations plasmatiques en glucose obtenues en laboratoire varient fortement de façon intra et interspécifiques, une observation que l'on retrouve aussi dans la littérature. De façon générale nos valeurs sont plus basses que celles retrouvées dans la littérature pour les ÉlaSmobranches. Ces différences entre nos résultats et la littérature sont d'autant plus marquées concernant les études réalisées sur des animaux sauvages (Persky, Williams et al., 2012)(Harms, Ross et al., 2002)(Cain, Harms et al., 2004). Les concentrations en glucose ont été reliées au niveau de stress de l'animal. Ceci corrobore donc l'hypothèse selon laquelle nos animaux, maintenus en captivité, aient présentés un niveau de stress moindre au moment de la capture et lors de leur manipulation que des animaux issus du milieu naturel. Soutenant toujours cette hypothèse, l'intervalle de valeurs obtenu par nos soins pour *S. stellaris* recroise par exemple celui d'une étude de 2022 sur la même espèce, maintenue en captivité, avec une médiane similaire (1.26 points d'écart)(Morón-Elorza, Rojo-Solis et al., 2022).

Les concentrations plasmatiques mesurées en **triglycérides** sont basses. Elles varient aussi d'une espèce à l'autre avec des intervalles de valeurs ne se recoupant pas tous. Le principal facteur de variation physiologique décrit est le statut nutritionnel de l'animal. Notre protocole impliquant la mise à jeun de tous les individus, il est possible que le régime alimentaire de base des différentes espèces puisse expliquer ces légères différences.

Les concentrations en **cholestérol, protéines totales, créatinine et albumine** varient entre espèces dans des ordres de grandeurs similaires à ceux retrouvés dans la littérature (Harms, Ross et al., 2002)(Dove, Arnold et al., 2010)(Ferreira, Field et al., 2010)(Otway, Ellis et al., 2011)(Marancik, Dove et al., 2012)(Brito, Claudiano et al., 2015)(Grant et Campbell, 2020). Les concentrations en albumine sont très faibles, une particularité observée chez la majorité des Elasmobranches (Speers-Roesh et Ballantyne, 2006).

Les activités plasmatiques en **CK** que nous avons obtenues sont très basses. En comparant nos résultats à la littérature il apparaît que nos valeurs sont similaires à celles d'études réalisées sur des individus maintenus en captivité (Persky, Williams et al., 2012) et très largement inférieurs aux études réalisées sur animaux capturés en milieu naturel (Dove, Arnold et al., 2010)(Otway, 2015)(Hoopes, Clauss et al., 2022). L'élévation de la concentration plasmatique en CK a été reliée aux efforts musculaires intenses accompagnant la capture en milieu naturel. Ces différences sont ainsi probablement principalement le fait de la captivité et donc de la tolérance des animaux habitués à la manipulation.

L'activité plasmatique des **PAL** varie fortement d'une espèce à l'autre au sein de notre étude, de 0.7 UI/L (*M. aquila*) à 80.4 UI/L (*P. motoro*). Les données publiées dans la littérature chez d'autres espèces d'Élasmobranches varient aussi fortement entre elles (Harms, Ross et al., 2002)(Dove, Arnold et al., 2010)(Otway, Ellis et al., 2011)(Marancik, Dove et al., 2012)(Brito, Claudiano et al., 2015)(Grant et Campbell, 2020). La médiane pour *P. motoro* est significativement plus haute que celle des autres espèces (80.4 UI/L). Une étude sur la même espèce présente elle-aussi des concentrations élevées (124 UI/L). Nous pensons, comme souligné dans la bibliographie, que ces variations sont le fait d'une spécificité phylogénique, imposant de fait l'établissement de valeurs de référence dans chaque espèce (Brito, Claudiano et al., 2015).

Les activités enzymatiques des **ASAT**, **ALAT**, **PAL** et **GGT** sont extrêmement faibles. Pour de nombreux individus leur concentration n'était pas détectable à l'automate. Ceci ne signifie en aucun cas que ces marqueurs biochimiques ne sont pas intéressants d'un point de vue clinique, par exemple si leur concentration augmente significativement en situation pathologique. La revue bibliographique présentée en première partie de cette thèse s'accorde plutôt en faveur de ce point. Il serait donc intéressant de doser ces paramètres chez des individus cliniques afin d'observer les variations d'activité de ces quatre paramètres en situations pathologiques.

Les concentrations plasmatiques en **ASAT** obtenues pour toutes nos espèces sont inférieures à celles de la littérature (Harms, Ross et al., 2002)(Dove, Arnold et al., 2010)(Otway, Ellis et al., 2011)(Marancik, Dove et al., 2012)(Brito, Claudiano et al., 2015)(Grant et Campbell, 2020). Ainsi que nous l'avons expliqué pour les lactates et le glucose, le niveau de stress réduit de nos individus peut expliquer ces différences.

Les concentrations en **GGT** que nous avons obtenues pour *S. stellaris* sont similaires à celle d'une étude sur la même espèce en captivité (Morón-Elorza, Rojo-Solis et al., 2022). Nous n'avons pas trouvé d'autres études rapportant le dosage de ce paramètre chez d'autres espèces d'Élasmobranches.

Analyse critique :

Le nombre d'individus pour certaines espèces étant très faible, il est difficile de conclure quant à la représentativité de nos résultats. Ces-derniers permettront cependant, *a minima*, de disposer de valeurs de références propres pour ces individus, ainsi que point de référence dans le cadre d'une étude future ou d'un besoin médical.

Bien que nous ayons utilisé le recoupement des intervalles de valeurs pour analyser la concordance entre les méthodes de mesure au chevet de l'animal (i-stat) et sur analyseur en laboratoire, il serait utile de conduire une analyse statistique plus poussée pour conclure. L'obtention d'un échantillonnage plus conséquent et plus dispersé en valeurs permettrait notamment d'approcher les biais analytiques par une méthode de Bland-Altman par exemple (Naples, Mylniczenko et al., 2012).

En accord avec les recommandations les plus récentes en termes de bien-être animal nous avons fait le choix d'anesthésier nos animaux avant réalisation d'un prélèvement sanguin. Au vu de l'impact potentiel de cette méthode sur les paramètres biochimiques et hématologiques évalués, il conviendra de comparer nos résultats à protocole similaire. Il sera aussi important de prendre en compte les autres facteurs de variations présentés en première partie de ce travail.

III. Atlas hématologique de 15 espèces d'Élasmobranches

1. Résultats généraux : hématologie générale et comparée des Élasmobranches

a. Considérations générales

Dans ce travail de thèse, nous avons pris le parti, à la lumière des différentes publications, mais surtout des plus récentes, d'adopter une nomenclature uniforme entre toutes les espèces d'Élasmobranches. Nous avons ainsi retenu la classification suivante :

- Erythrocytes
- Thrombocytes non granulés et thrombocytes granulés
- Lymphocytes
- Monocytes
- Granulocytes :
 - o Neutrophiles
 - o Hétérophiles
 - o Eosinophiles
 - o Basophiles

Les photos de lames observées dans la littérature sont d'aspect variable entre publications, y compris pour une même espèce. Cela peut s'expliquer notamment par des modes de prélèvement distincts (avec anticoagulant héparine ou EDTA, ou sans anticoagulant), et selon les types (Giemsa simple, May-Grunwald-Giemsa, coloration rapide), voire les marques de colorants utilisés. Cependant, de manière assez surprenante, nous avons également noté des différences de coloration notables à l'observation microscopique entre lames d'individus différents, y compris au sein

d'une même espèce. Ceci bien que toutes les lames aient été réalisées dans les mêmes conditions, à savoir étalement direct lors du prélèvement, sans anticoagulant. Nos lames ont ensuite été colorées en suivant un protocole strictement identique avec les mêmes colorants. Cette observation nous semble importante à souligner dans l'optique d'une utilisation pratique de notre atlas. On se basera ainsi plus sur la forme du noyau et des granules, ainsi que sur le ratio nucléo-cytoplasmique et la présence d'éventuelle vacuoles pour identifier les cellules que sur la couleur de celles-ci. On pourra également utilement comparer les cellules entre elles sur une même lame. Concernant les hétérophiles et les éosinophiles, la comparaison de l'intensité de coloration des granules peut aider. Là encore, nos observations concordent avec celles de la littérature et sont spécifiées dans le tableau XXXV.

Lorsque les données de la littérature ainsi que nos propres observations convergeaient de manière cohérente et constante quant à la présence ou à l'absence d'un type cellulaire au sein d'une espèce spécifique, nous avons choisi de conclure à ce sujet. En revanche, s'il s'agissait d'observations isolées, celles-ci sont simplement mentionnées sans chercher à statuer. En effet le nombre d'individus prélevés étant limité et ces types cellulaires pouvant être présents en faible quantité de manière physiologique, l'absence d'un type cellulaire chez les individus observés ne permet pas de conclure sur son existence au sein de l'espèce.

Le tableau ci-dessous récapitule nos observations concernant les différentes lignées cellulaires sanguines pour toutes les espèces incluses dans l'étude. Par la suite nous présenterons pour chaque type cellulaire les résultats de nos observations.

Espèce	Nom vernaculaire	Monocyte	Lymphocyte	Neutrophile	Hétérophile	Eosinophile	Basophile	TG
MYLIOBATIFORMES								
<i>Myliobatis aquila</i>	Raie aigle	●	●	●	●	a	●	NO
<i>Aetobatus ocellatus</i>	Raie aigle ocellée	●	●	●	●	a	●	NO
<i>Pteroplatytrygon violacea</i>	Pastenague pélagique	NO	●	NO	●	a	●	?
<i>Potamotrygon motoro</i>	Raie ocellée d'eau douce	●	●	●	●	NO	●	NO
<i>Mobula hypostoma</i>	Mante diable	●	●	NO	●	a	●	?
RAJIFORMES								
<i>Raja montagui</i>	Raie étoilée	●	●	NO	●	a	●	NO
<i>Raja clavata</i>	Raie bouclée	●	●	NO	●	a	●	NO
CARCHARHINIFORMES								
<i>Scyliorhinus stellaris</i>	Grande roussette	●	●	●	●	a	NO	●
<i>Scyliorhinus canicula</i>	Petite roussette	●	●	NO	●	b	NO	●
<i>Mustelus asterias</i>	Émissole tachetée	●	●	●	●	b	NO	●
<i>Triakis semifasciata</i>	Requin léopard	●	●	●	●	b	NO	●
<i>Carcharhinus melanopterus</i>	Requin à pointes noires	●	●	●	●	b	NO	●
<i>Carcharhinus plumbeus</i>	Requin gris	●	●	●	●	b	NO	●
ORECTOLOBIFORMES								
<i>Orectolobus hutchinsi</i>	Requin tapis	●	●	●	●	a	NO	NO
HETERODONTIFORMES								
<i>Heterodontus francisci</i>	Requin dormeur cornu	●	●	●	●	a	NO	●

NO = Non observé, a = granules cytoplasmiques des éosinophiles plus intensément colorées que celles des hétérophiles, b = granules cytoplasmiques des hétérophiles plus intensément colorées que celles des éosinophiles, ? = observé mais en désaccord avec la littérature.

Tableau XXXV. Tableau récapitulatif de l'observation des différentes lignées cellulaires sanguines chez les espèces de l'étude, inspiré de Arnold et Delaune (2022).

b. Erythrocytes

Les érythrocytes sont bien conservés entre les différentes espèces d'Élasmobranches. Une particularité observée est la présence de ponctuation basophile cytoplasmique chez deux espèces de carcharhiniformes. Cette particularité ne concerne pas la totalité des érythrocytes chez un individu donné.

c. Thrombocytes

Nous avons constaté chez de nombreuses espèces de selachii (requins) la présence de deux types de thrombocytes d'aspects nettement distincts, que nous nommerons thrombocytes non granulés et thrombocytes granulés.

Les thrombocytes granulés diffèrent des non granulés uniquement par le contenu de leur cytoplasme. Il contient de nombreuses granules rondes éosinophiliques.

Nos observations sont en accord avec les données de la bibliographie (Parish, Wrathmell et al., 1986)(Hine, 1992)(Thrall, Weiser et al., 2022)(Arnold et Delaune, 2022)(Moron, Rojo-solis et al., 2022) et sont synthétisées dans le tableau XXXV (inspiré des travaux de Arnold et Delaune (2022) et de nos observations personnelles). On notera que l'existence ou non de ces thrombocytes granulés est constante au sein d'un même taxon, ainsi des thrombocytes granulés sont retrouvés au sein des carchariniformes mais pas dans le taxon des orectolobiformes. En revanche, nous n'avons pas observé de thrombocytes granulés chez les batoidés (raies), toujours en concordance avec la littérature existante. Lorsque des thrombocytes granulés sont présents au sein d'une espèce, ils le sont en plus des thrombocytes non granulés et non à la place.

d. Lymphocytes

Leur aspect est assez uniforme entre espèces. On distingue néanmoins des lymphocytes de taille et d'aspect variables, à savoir : petits, moyens et plus rarement grands ; à grains, de basophilie variable, ce qui est également observé chez tous les vertébrés (mammifères, oiseaux, reptiles, poissons osseux). Sur certaines lames nous avons pu observer des lymphocytes activés (plasmocytes) à savoir des lymphocytes de plus grande taille avec un cytoplasme plus abondant mais de morphologie similaire. Une zone de coloration plus pâle, appelée arcoplasme, borde le noyau de la cellule. Il correspond à l'appareil de golgi, plus développé dans les plasmocytes, lié à une activité de production d'immunoglobulines accrue.

e. Monocytes

Comme pour les lymphocytes, les monocytes présentent une morphologie similaire entre toutes les espèces d'Élasmobranches, dans notre étude, comme dans la littérature. Cet aspect est par ailleurs similaire à celui des autres vertébrés.

f. Granulocytes

Tous les types de granulocytes ne sont pas nécessairement observés dans toutes les espèces. C'est particulièrement vrai en ce qui concerne les neutrophiles et les basophiles. Les différents types de granulocytes propres à chaque espèce seront discutés plus bas dans les sous-parties correspondantes.

Concernant les éosinophiles et hétérophiles nous avons observé une grande variabilité inter-espèce, et une différence fondamentale entre requins et raies. Cette diversité concerne le nombre, la taille, la forme et les propriétés tinctorielles des granules cytoplasmiques ainsi que la forme du noyau. Ceci peut mener à des erreurs de reconnaissances de ces deux types cellulaires. Dans cette optique, le tableau XXXV précise notamment pour chaque espèce si les granules cytoplasmiques des

éosinophiles sont de coloration plus intense ou plus pâle que celles des hétérophiles. Il s'agit d'un outil de diagnose adapté de Arnold et Delaune (2022). D'après nos observations et en accord avec cette même littérature, il semblerait que les granules cytoplasmiques des éosinophiles soient de coloration plus intense que celles des hétérophiles chez les carcharhiniformes, et inversement chez les orectolobiformes, heterodontiformes et les raies.

L'apparence des neutrophiles et basophiles est quant à elle plutôt similaire entre espèces.

Nous avons observé des basophiles uniquement chez les espèces de raies incluses dans l'étude et non chez les espèces de requins. Selon la littérature il semblerait en effet que les basophiles, bien que présents chez tous les Élasmobranches soient présents en nombre supérieurs chez les raies (Arnold et Delaune, 2022).

Enfin, l'observation de neutrophiles est inconstante entre les différentes espèces de requins et raies ne permettant pas de tirer de conclusions quant à leur présence ou absence au sein de grands taxons.

2. Hématologie des Selachii (Requins)

a. Hématologie des Carcharhiniformes

(1) *Scyliorhinus canicula* – Petite roussette



Figure 7. Petite roussette - CC BY NC ND 2.0

Les **érythrocytes** de *S. canicula* sont semblables à ceux retrouvés chez les autres Élasmobranches. Ce sont de grandes cellules, de forme ovale, avec un cytoplasme bleuté et un noyau centré ovale lui aussi, plus profondément basophile contenant de la chromatine sous forme condensée, légèrement mottée.

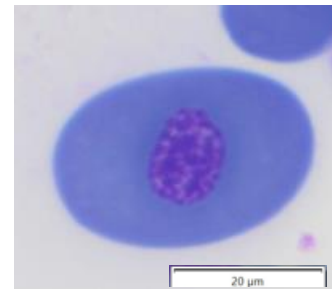


Figure 8. Erythrocyte de *S. canicula*

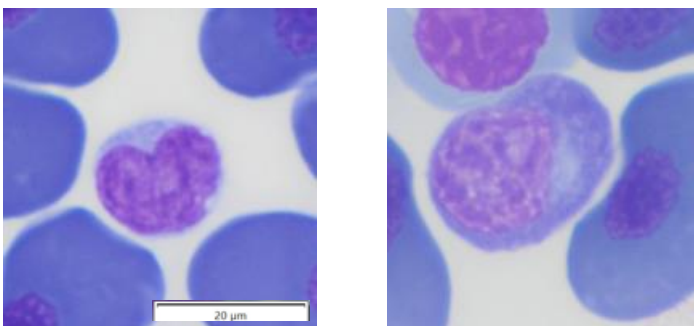


Figure 9. Lymphocyte (gauche) et plasmocyte (droite) de *S. canicula*

Les **lymphocytes** de *S. canicula* sont polymorphiques. Ce sont des cellules de petite taille au fort rapport nucléocytoplasmique. Le noyau occupe la majorité de la surface de la cellule, bordé par une fine lame de cytoplasme bleuté à grain. Pour certaines cellules le cytoplasme s'étend au-delà des marges du noyau en de larges

pseudopodes. Le noyau de coloration violette à tendance à être arrondi mais avec un fort taux d'irrégularités. La chromatine est dense et fine, plus que celle des monocytes notamment. Nous avons pu observer des **plasmocytes**.

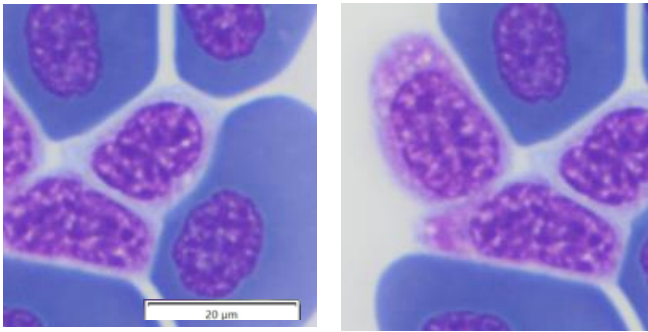


Figure 10. Thrombocyte (gauche) et thrombocytes granulés (droite) de *S. canicula*

Deux types de **thrombocytes** ont été identifiés chez cette espèce. Les thrombocytes **non granulés** sont des cellules de taille moyenne ovalloïdes avec un allongement du cytoplasme à chaque pôle leur conférant un aspect en « fuseau ». Cette forme n'est pas constante, les lymphocytes étant parfois

moulés par les cellules adjacentes. Le cytoplasme, fin, prend une coloration bleu pâle à rose pâle. Il contient parfois quelques petites vacuoles transparentes. Le rapport nucléocytoplasmique est important, supérieur à 0.5. Le noyau, centré, prend une coloration violette.

Un deuxième type de thrombocyte est aussi présent. Ce sont des thrombocytes de taille légèrement plus grande mais de forme similaire. Le cytoplasme est non coloré ou rose pâle. Il contient de nombreuses granules rondes éosinophiliques. Ces thrombocytes **granulés** ont aussi été décrits chez *S. canicula* dans plusieurs études, mais sous d'autres nomenclatures (Parish, Wrathmell et al., 1986)(Mainwairing et Rowley, 1985)(Morrow et Pulsford, 1980). Dans certains cas la différenciation entre les deux types de thrombocyte s'avère compliquée, notamment lorsque le cytoplasme prend une coloration rosée. Il s'agit d'une observation aussi réalisée par Parish (1986), qui justifie alors l'existence de formes intermédiaires entre granulés et non granulés.

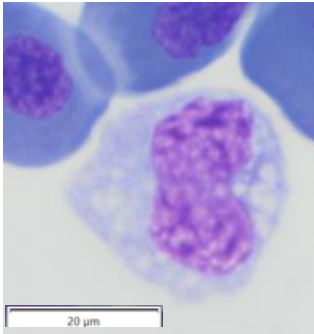


Figure 11. Monocyte de
S. canicula

Les **monocytes** correspondent à de grandes cellules (parfois de taille supérieure à celle des érythrocytes) de forme arrondie, bien qu'un léger degré de déformation soit parfois remarqué. Le cytoplasme est de coloration bleu-pâle, contenant de nombreuses vacuoles transparentes. Le noyau, unique et de coloration violette, est généralement excentré et indenté voir bilobé ou en forme de rein. Plus rarement celui-ci est arrondi. Ce caractère morphologique est concordant avec les observations de Saunders (1966). Le noyau occupe la moitié de la surface de la cellule ou moins. La chromatine qu'il contient est grossièrement réticulée.

Au niveau des **granulocytes**, il existe pour chaque espèce une grande diversité d'aspects. Les différents auteurs ayant publié sur le sujet pour *S. canicula* ne s'accordent pas sur l'origine de ces cellules. Ainsi, pour Parish (1986), on distingue les granulocytes Ia, Ib, II, et III. D'autres, comme Morrow (1980), considèrent les types Ia et III comme appartenant à la même origine mais identifient un quatrième groupe, type IV, qu'ils nomment basophiles. Les différents auteurs ne s'accordent ainsi pas sur le rattachement de ces cellules aux catégories usuelles de granulocytes à savoir : neutrophiles, hétérophiles, éosinophiles, basophiles. Des divergences surviennent également sur la reconnaissance des thrombocytes, parfois assimilés à des basophiles. Les critères pris en compte par ces auteurs pour classer les cellules sont morphologiques, en microscopie optique (Parish) et électronique (Morrow). Dans notre étude, nous nous sommes basés sur l'aspect morphologique en microscopie optique, combiné aux observations publiées plus récemment chez d'autres espèces proches. Nous proposons ainsi comme classification :

Les **éosinophiles** sont de même taille que les hétérophiles. Le cytoplasme est bleu pâle et contient de plus larges granules sphériques éosinophiliques, moins intenses en coloration. Il s'agit du principal critère de différenciation des éosinophiles et hétérophiles en microscopie optique pour cette espèce. Le noyau est de forme irrégulière et excentré. Les travaux de Parish (1986) identifient un type de granulocyte, qu'il appelle G3, et que Hine (1992) regroupe avec les éosinophiles. Il correspond à de larges cellules rondes contenant elles-aussi de larges granules sphériques mais ne prenant pas la coloration. Le noyau est excentré et généralement en forme « d'haltères ». Nous avons nous aussi observés ce type de cellule.

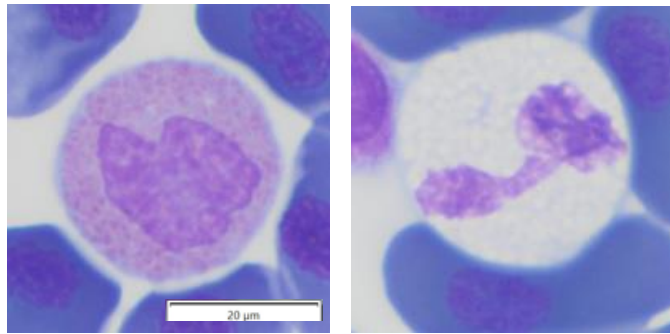


Figure 12. Eosinophile (gauche) et éosinophile dit type G3 (droite) de *S. canicula*

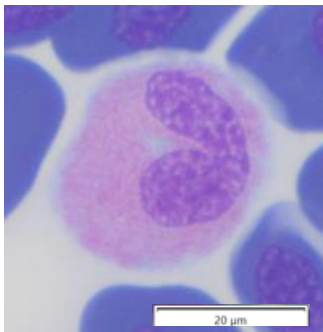


Figure 13. Hétérophile de *S. canicula*

Les **hétérophiles** sont de larges cellules arrondies au cytoplasme bleuté. Elles contiennent de nombreuses granules cytoplasmiques arrondies, légèrement allongées en larges fuseaux. La coloration de ces granules est plus intense que celle des éosinophiles, ce qui est cohérent avec les observations de Parish (1986). Le noyau est polymorphe, souvent lobé ou indenté, excentré et contenant une chromatine finement réticulée. Ces cellules sont d'apparence relativement proche des éosinophiles.

Les différentes études hématologiques, anciennes, ayant pour objet *S. canicula* mettent en avant la présence d'un dernier type de granulocyte, qui correspondrait à un **neutrophile** (Morrow et Pulsford, 1980)(Mainwairing et Rowley, 1985)(Parish, Wrathmell et al. 1986). Selon Parish, ces cellules ressembleraient aux hétérophiles

mais avec des granules cytoplasmiques de plus petite taille. La différence entre les deux types de cellules serait réellement visible en microscopie électronique. Selon Hine, ces neutrophiles correspondraient au type II de granulocyte identifié par Morrow, avec des granules ronds à ovales prenant peu la coloration mais non complètement transparentes. Nous n'avons pas mis en évidence un tel type de cellule. Il se peut qu'au vu de la relative diversité de forme et coloration des granules cytoplasmiques des hétérophiles, mais non suffisante pour justifier une discrimination évidente, nous ayons regroupé toutes ces cellules comme un type unique.

Nous n'avons pas identifié de basophiles chez *S. canicula*. La description en microscopie optique des cellules classifiées comme telles chez *S. canicula* par les études mentionnées précédemment ne permettent pas d'être certains de leur présence. Ainsi, la description réalisée par Parish (1986) semble plutôt correspondre à des thrombocytes granulés, tandis que Morrow et Pulsford (1980) identifient un granulocyte de type 4 pouvant être rapproché de la description des mastocytes bien que les auteurs mentionnent la présence de granules cytoplasmiques rouges éosinophiliques. Chez d'autres espèces d'Élasmobranches, lorsque décrite, cette cellule reste extrêmement rare. Les basophiles n'ont pas non plus été identifiés chez d'autres carcharhiniformes comme *Mustelus canis* (Persky, Williams et al., 2012), *Carcharhinus plumbeus* (Arnold, 2005) et *Scyliorhinus stellaris* (Moron-Elorza, Rojo-Solis et al., 2022).

(2) *Scyliorhinus stellaris* – Grande roussette



Figure 14. Grande roussette - Begrenset gjenbruk

Ce carcharhiniforme présente une proximité phylogénique forte avec *S. canicula*. Cette proximité se retrouve morphologiquement concernant les différentes lignées cellulaires sanguines. Une différence persiste tout de même vis-à-vis des hétérophiles et éosinophiles.

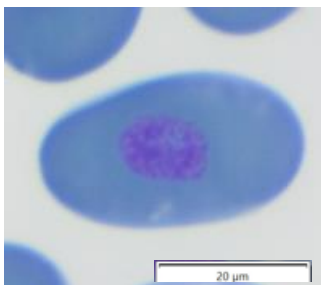


Figure 15. Erythrocyte de *S. stellaris*

Les **érythrocytes** de *S. stellaris* ne présentent pas de particularités spécifiques vis-à-vis des autres Éla-smobran-ches. Ils sont de forme plutôt allongée, ovale.

Les **lymphocytes** de *S. stellaris* sont globalement arrondis, avec des bords parfois irréguliers dont peuvent émerger de fines bandes de cytoplasme. Ce dernier est profondément

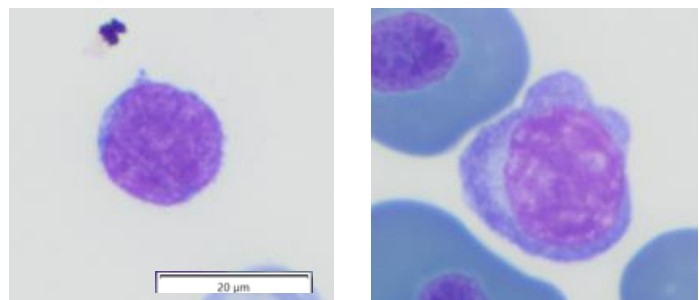


Figure 16. Lymphocyte (gauche) et plasmocyte (droite) de *S. stellaris*

basophile et de taille réduite, le noyau occupant la quasi-totalité de la cellule. Le noyau est toujours centré, d'une chromatine dense et fine. Des **plasmocytes** ont été observés chez cette espèce aussi, similairement à *S. canicula*. La description en est identique.

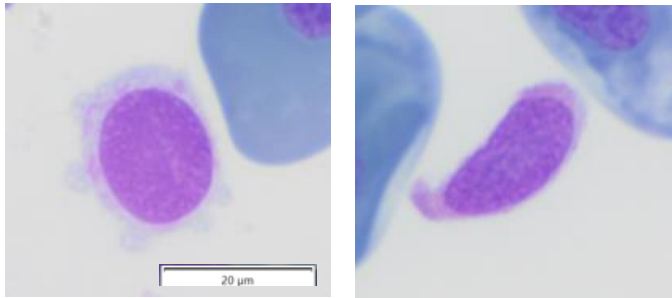


Figure 17. Thrombocyte intermédiaire (gauche) et granulé (droite) de *S. stellaris*

Comme chez de nombreux autres carcharhiniformes et notamment *S. canicula*, nous avons mis en avant la présence de **thrombocytes granulés** chez *S. stellaris*, en plus de **thrombocytes non granulés**. Cette observation concorde avec celle de Moron-

Elorza (2022). Les thrombocytes non granulés de *S. stellaris* sont similaires en tous points à ceux de *S. canicula*. Les thrombocytes granulés quant à eux sont de forme plus allongée par les pôles, parfois en « virgule ». Le cytoplasme contient des granules éosinophiliques rondes en quantité variable. Comme pour *S. canicula*, des formes de thrombocytes semblent intermédiaires entre granulés et non granulés.

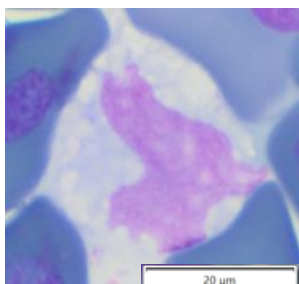


Figure 18. Monocyte de *S. stellaris*

Les **monocytes** sont semblables à ceux de *S. canicula*. On les identifie à leurs nombreuses vacuoles cytoplasmiques transparentes. Le cytoplasme est bleuté avec un noyau polymorphe.

Concernant les **granulocytes**, nos observations et notamment notre classification concordent avec celles d'une étude récente visant la même espèce (Moron-Elorza, Rojo-Solis et al., 2022).

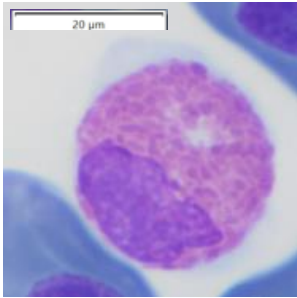


Figure 19. Eosinophile de *S. stellaris*

Les **éosinophiles** sont chez cette espèce des cellules rondes de grande taille au cytoplasme bleu pâle. Les granules cytoplasmiques éosinophiliques sont ronds, parfois légèrement ovales. Leur coloration est légèrement plus marquée que pour les hétérophiles. Elles se superposent parfois aux marges du noyau. Ce dernier est excentré, plutôt circulaire bien que présentant parfois quelques irrégularités, de coloration violette avec une chromatine moyennement réticulée.

De façon plus marquée que pour *S. canicula*, les granulations cytoplasmiques des **hétérophiles** de *S. stellaris* sont de forme très allongée, en bâtonnets. Elles sont plus fines que celles des éosinophiles et ont tendance à s'organiser autour d'un centrosome, une zone du cytoplasme périnucléaire plus claire ne présentant pas de granules. Le cytoplasme est bleuté et le noyau est polymorphique et excentré, de coloration violette et à la chromatine moyennement réticulée.

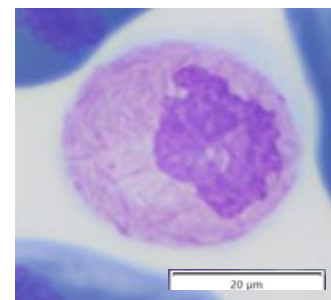


Figure 20. Hétérophile de *S. stellaris*

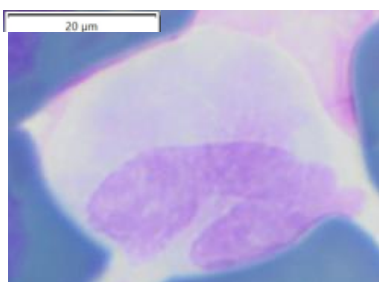


Figure 21. Neutrophile de *S. stellaris*

Un dernier type de granulocyte est présent chez *S. stellaris*, correspondant à un **neutrophile**. C'est une cellule de taille légèrement supérieure aux hétérophiles et éosinophiles, avec un cytoplasme non coloré ou rose très pale ne présentant pas de

granulation. Le noyau est excentré, lobé ou en fer à cheval, de coloration violette. Ce granulocyte dont la granulation ne prend pas la coloration a été décrite chez d'autres carcharhiniformes comme le requin gris (*Carcharhinus plumbeus*) ou le requin-baleine (*Rhincodon typus*)(Dove, Arnold et al., 2010)(Arnold, 2005). L'existence de ce type cellulaire est aussi rapportée par plusieurs écrits généraux (Thrall, Weiser et al., 2022)(Walsh et Luer, 2004).

Nous n'avons pas observé de **basophiles** pour cette espèce. Une seule autre étude à été menée à notre connaissance sur *S. stellaris* et ne rapporte pas non plus la présence de basophiles (Moron-Elorza, Rojo-Solis et al., 2022).

(3) *Carcharhinus plumbeus* – Requin gris



Figure 22. Requin gris – Photo Mallevo

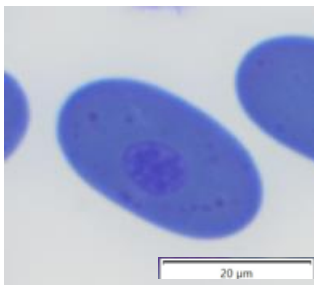


Figure 23. Erythrocyte de *C. plumbeus* avec ponctuation basophile

C. plumbeus présente des érythrocytes au cytoplasme profondément basophile. Ils sont de forme ovalloïde. Certains érythrocytes, matures, présentent une ponctuation cytoplasmique basophilique. Cette spécificité est aussi rapportée par Arnold (2005) dans une étude sur la même espèce. *C. plumbeus* et *C. melanopterus* sont les deux seules espèces de notre étude pour lesquelles nous avons observé ce phénomène.

Les **lymphocytes** de *C. plumbeus* sont de petite taille. Ils sont polymorphiques avec une tendance sphérique. Le cytoplasme est profondément basophile.

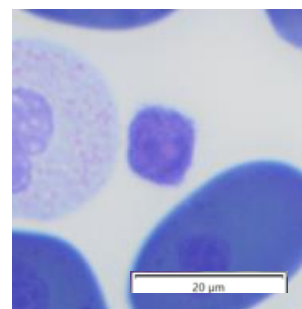


Figure 24. Lymphocyte de *C. plumbeus*

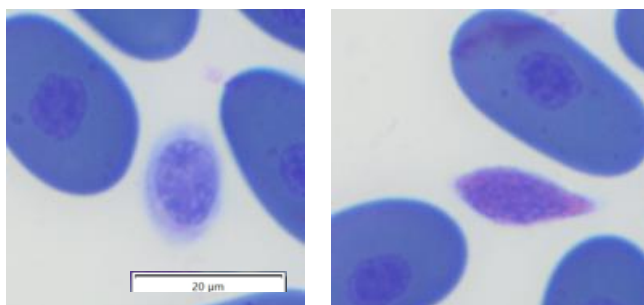


Figure 25. Thrombocyte non granulé (gauche) et granulé (droite) de *C. plumbeus*

Les **thrombocytes** sont de petite taille, ovalloïdes, avec un cytoplasme très clair, bleu pâle ou transparent. Une légère coloration rosée est parfois visible. Le noyau, centré et ovale, occupe plus de la moitié de la cellule. Il est de coloration bleu foncé. *C. plumbeus* possède des **thrombocytes**

granulés. A la différence des thrombocytes non granulés, ceux-ci sont allongés par les pôles, en fuseaux. Le cytoplasme contient de nombreuses granules rondes intensément éosinophiles et recouvrant parfois le noyau. Les granules sont parfois peu individualisables au microscope optique donnant un aspect général flou, granulé et éosinophile au cytoplasme. Le noyau central, également plus allongé prend une coloration bleue très foncée à violette.

Les **monocytes** de *C. plumbeus* sont aisément identifiables : il s'agit de cellules rondes de grande taille au cytoplasme bleuté contenant de nombreuses vacuoles transparentes. Les contours cytoplasmiques peuvent parfois être flous. Le noyau, coloré en violet ou bleu foncé peut parfois manquer de contraste avec le

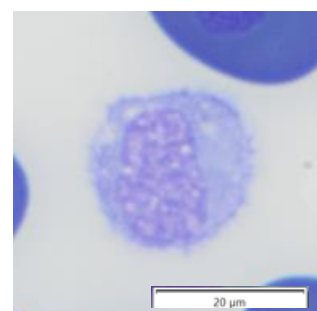


Figure 26. Monocyte de *C. plumbeus*

cytoplasme. Le rapport nucléocytoplasmique se situe autour de 0.5. Contrairement aux autres carcharhiniformes le noyau est rarement indenté : il est généralement ovale ou rectangulaire.

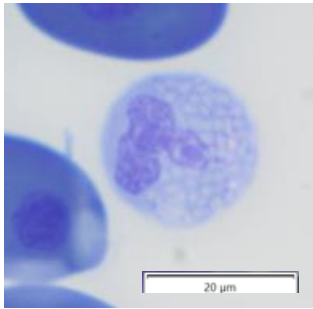


Figure 27. Eosinophile de *C. plumbeus*

Les **éosinophiles** de *C. plumbeus* sont de grandes cellules rondes au cytoplasme bleuté. Les granules cytoplasmiques de grande taille et rondes prennent très peu la coloration. Elles varient d'un bleu très pâle à transparentes. Le noyau prend une coloration de bleu-foncé à violette. Il est excentré, polymorphe avec une segmentation dépendant de son état de différenciation. Lorsque segmenté, le noyau présente généralement 2 ou 3 lobes.

Les **hétérophiles** quant à eux présentent des granules cytoplasmiques en fins fuseaux, de coloration éosinophilique bien plus intense. Cette différence d'intensité de coloration, en faveur des hétérophiles, est une tendance décrite chez la quasi-totalité des carcharhiniformes (Arnold, 2005)(Arnold et Delaune, 2022). Contrairement aux éosinophiles, le cytoplasme est bleu très pâle à transparent. Le noyau est excentré, bleu foncé à violet. Il peut être segmenté ou non selon son état de différenciation.

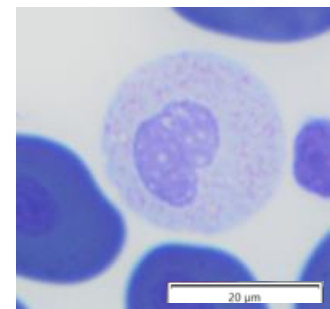


Figure 28. Hétérophile de *C. plumbeus*

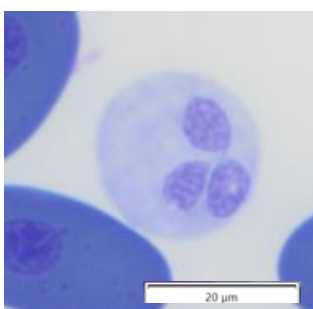


Figure 29. Neutrophile de *C. plumbeus*

Un troisième type de granulocyte est présent chez *C. plumbeus*, à savoir des **neutrophiles**. Ce sont de larges cellules rondes au cytoplasme gris-bleu à bleuté dont la granulation n'est pas visible par absence de

coloration. Le noyau est bleuté, excentré, segmenté ou non selon l'état de maturité de la cellule.

Nous n'avons pas identifié de granulocyte pouvant correspondre à un **basophile** chez *C. plumbeus*.

(4) *Carcharhinus melanopterus* – Requin à pointes noires



Figure 30. Requin à pointes noires – Photo S. Pannier

C. melanopterus présente de très grandes similitudes d'un point de vue hématologique avec *C. plumbeus*.

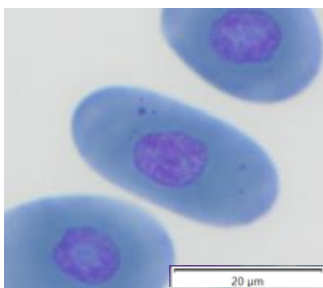


Figure 31. Erythrocyte de *C. melanopterus* avec ponctuation basophile

Les **érythrocytes** de *C. melanopterus* ressemblent en tous points à ceux de *C. plumbeus*. Ils sont de forme ovale et mesurent 17-19 μ m de long. De la même façon une ponctuation cytoplasmique basophile est présente sur certains érythrocytes.

Les **monocytes** de *C. melanopterus* sont larges et arrondis. La présence des vacuoles dans le cytoplasme rend parfois les marges cytoplasmiques peu identifiables en certains endroits. Le cytoplasme est bleuté d'un aspect « granuleux ». Le noyau, excentré et occupant la moitié de la cellule ou légèrement moins est de coloration violette et indenté voir en forme de haricot ou rein.

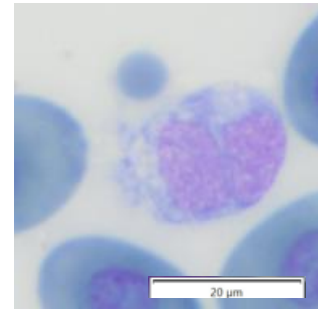


Figure 32. Monocyte de *C. melanopterus*

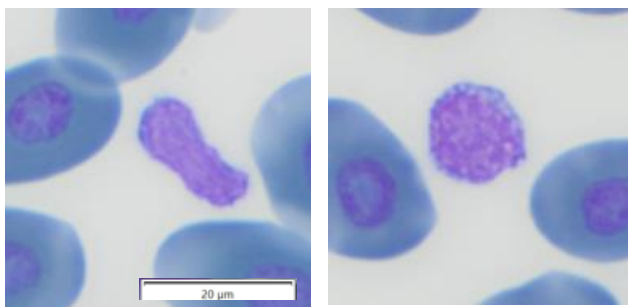


Figure 33. Lymphocytes de *C. melanopterus*

Les **lymphocytes** présentent un fort degré de polymorphisme. Ils sont de petite taille (7 μm), avec un fin cytoplasme profondément basophile à grain. Le noyau occupe la quasi-totalité de la cellule et suit la forme de celle-ci. La chromatine est très dense

de coloration violet foncé.

Les **thrombocytes non granulés** sont similaires à ceux de *C. plumbeus*, de forme ovale avec un cytoplasme bleu pâle à transparent et un noyau centré ovale lui aussi. Le noyau est formé de chromatine plus dense que celle des autres cellules, prenant une coloration violet foncé. Le cytoplasme prend parfois en certains endroits une teinte légèrement rosé pouvant donner l'impression de formes intermédiaires avec les **thrombocytes granulés**. Ces derniers sont de forme plus allongée, souvent par un seul pôle, leur donnant une allure de « virgule ». Les granules cytoplasmiques

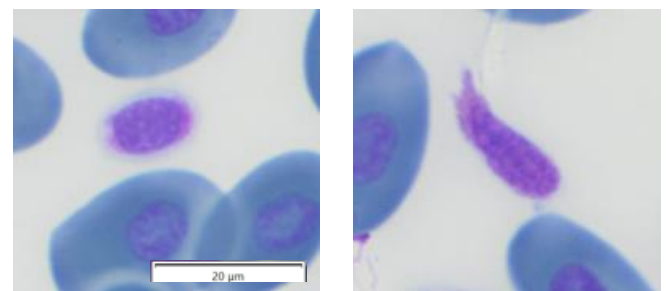


Figure 34. Thrombocyte non granulé (gauche) et granulé (droite) de *C. melanopterus*

éosinophiles sont circulaires. Le noyau, similaire à celui des thrombocytes non granulés, s'allonge aussi de manière similaire à la cellule.

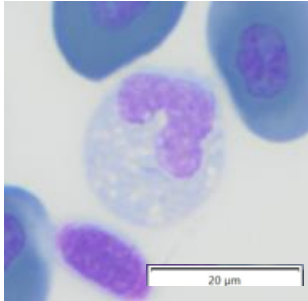


Figure 35. Eosinophile de *C. melanopterus*

Les **éosinophiles** de *C. melanopterus* sont de morphologie identique à ceux de *C. plumbeus*. On retrouve l'absence de coloration des larges granules cytoplasmiques rondes. Le degré de segmentation du noyau est aussi variable.

Les **hétérophiles** présents chez *C. melanopterus* présentent des granules cytoplasmiques intensément éosinophiliques. Elles sont en forme de fins petits ovales, s'arrondissant parfois. Les granules recouvrent parfois le noyau. Leur plus petite taille, comparativement à celles des éosinophiles, peut parfois donner l'impression d'un cytoplasme flou granuleux rosé. Le cytoplasme est transparent ou bleu très pâle. Le noyau excentré, généralement peu segmenté prend une coloration violette. La chromatine est finement réticulée.

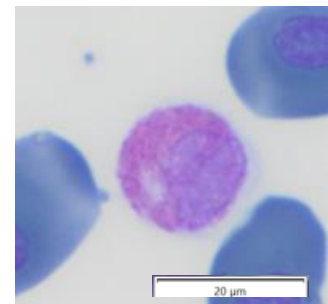


Figure 36. Hétérophile de *C. melanopterus*

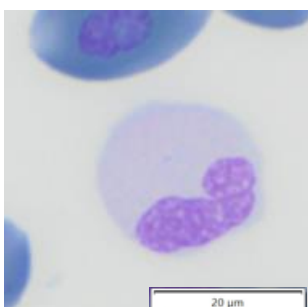


Figure 37. Neutrophile de *C. melanopterus*

Les **neutrophiles** sont de taille globalement similaire aux éosinophiles et hétérophiles (15µm). La granulation cytoplasmique ne prend pas la coloration, donnant un aspect bleuté lisse au cytoplasme. Dans de rares cas, il est possible de deviner très légèrement cette granulation : on a alors l'impression d'un cytoplasme très légèrement plus

rosé. Le noyau, excentré et contenant une chromatine moyennement réticulée de couleur violet foncé, est généralement en forme de fer à cheval, presque bilobé.

De façon similaire aux autres carcharhiniformes nous n'avons pas observé de basophiles chez cette espèce.

(5) *Triakis semifasciata* – Requin léopard



Figure 38. Requin léopard - Photo S. Pannier

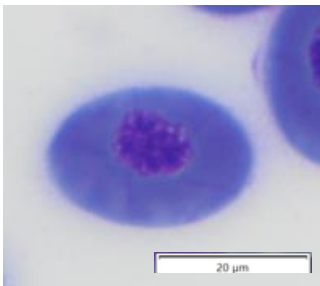


Figure 39. Erythrocyte de *T. semifasciata*

Les **érythrocytes** de *T. semifasciata* sont ovales, au cytoplasme intensément bleuté et au noyau centré formé d'une chromatine mottée.

Larges, arrondis avec un cytoplasme bleuté contenant des vacuoles transparentes, les **monocytes** de *T. semifasciata* ressemblent à ceux des autres carcharhiniformes. Mais comparativement aux autres

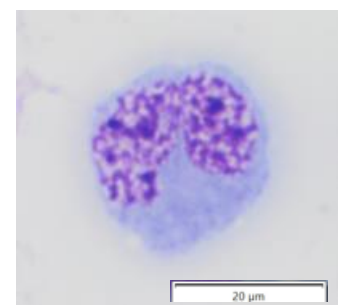


Figure 40. Monocyte de *T. semifasciata*

espèces de requins la chromatine du noyau, de coloration violet intense, est d'aspect fortement mottée. Le noyau en lui-même est excentré, de forme arrondie voir indenté ou bilobé. Il occupe globalement la moitié de la surface de la cellule.

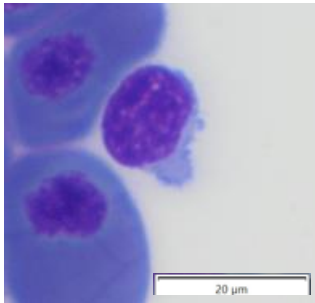


Figure 41. Lymphocyte de *T. semifasciata*

Les **lymphocytes** de *T. semifasciata* présentent un fort degré de polymorphisme. Le fin cytoplasme bleuté est peu granulaire comparativement aux autres espèces de carcharhiniformes. Le noyau est arrondi et la chromatine violet foncé est très dense.

Les **thrombocytes** de *T. semifasciata* sont morphologiquement similaires à ceux des autres carcharhiniformes, de forme arrondie à ovale. Le cytoplasme varie en coloration de bleu très pâle à transparent. Le noyau est centré, occupant la majeure partie de la cellule, de coloration violet foncé et à la chromatine dense à grossièrement réticulée. Bien que nous n'en ayons pas observé, la présence de thrombocytes granuleux est décrite dans la littérature.

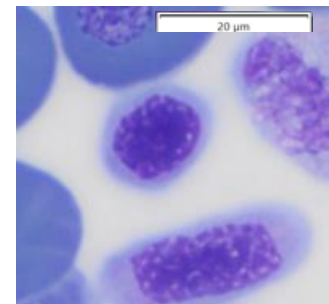


Figure 42. Thrombocyte de *T. semifasciata*

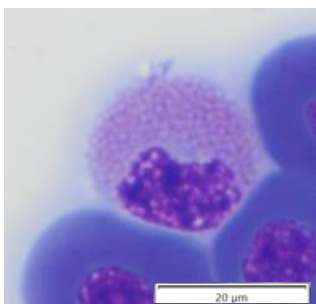


Figure 43. Eosinophile de *T. semifasciata*

Les granules cytoplasmiques des **éosinophiles** de *T. semifasciata* sont rondes, moyennement larges (plus petites que *C. plumbeus* et *C. melanopterus*) et de coloration éosinophilique moins intense que celle des hétérophiles, comme le reste des carcharhiniformes inclus dans l'étude (à l'exception de *S. stellaris*). Le noyau, excentré, de coloration violette et à la

chromatine variant de grossièrement réticulée à mottée, présente un degré variable de segmentation : d'arrondi non-segmenté à multilobé.

Les **hétérophiles** se différencient des éosinophiles par leurs granules cytoplasmiques légèrement plus allongées et de coloration éosinophile plus intense. Le noyau excentré de coloration violette contient une chromatine moyennement réticulée. Il est polymorphe, généralement multilobé.

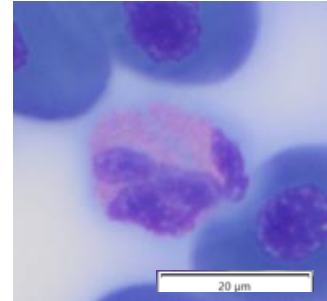


Figure 44. Hétérophile de *T. semifasciata*

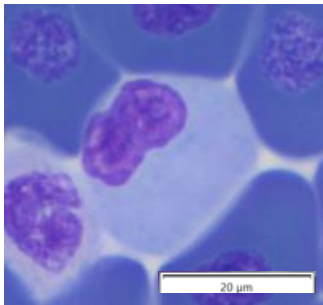


Figure 45. Neutrophile de *T. semifasciata*

Nous avons aussi identifié des **neutrophiles** chez cette espèce. Le cytoplasme est bleuté mais peut prendre parfois une coloration plus rosée. Aucune granulation n'est visible. Le noyau est excentré et, comme chez les autres espèces pour qui nous avons décrit cette cellule, arrondi indenté ou en forme de haricot/rein. La chromatine du noyau est assez similaire à celle des éosinophiles et hétérophiles.

Nous n'avons pas observé de **basophiles** chez *T. semifasciata*, de façon similaire aux autres espèces de carcharhiniformes.

(6) *Mustelus asterias* – Emisssole tachetée

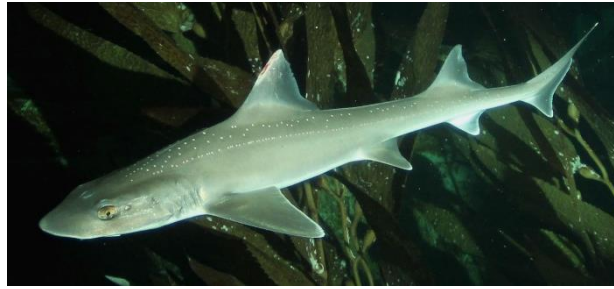


Figure 46. Emisssole tachetée – Photo T. Tranin

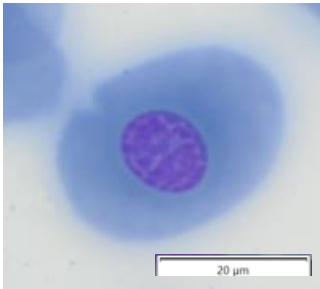


Figure 47. Erythrocyte de *M. asterias*

Les **érythrocytes** de *M. asterias* sont ovalloïdes mais légèrement plus arrondis que ceux des autres carcharhiformes inclus dans l'étude. Le cytoplasme est uniformément bleuté avec un noyau centré formé d'une chromatine bleu foncé à violet finement réticulée.

Les **monocytes** de *M. asterias* sont semblable à ceux des autres carcharhiformes, avec un cytoplasme bleuté contenant des vacuoles transparentes et un noyau excentré indenté ou en forme de rein/haricot. La chromatine du noyau présente cependant un aspect plus grossièrement réticulé que chez les autres espèces de ce taxon, au même titre que *T. semifasciata*.

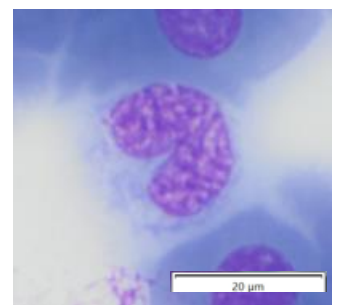


Figure 48. Monocyte de *M. asterias*

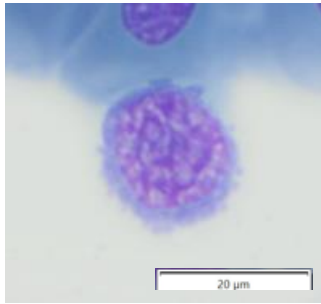


Figure 49. Lymphocyte de *M. asterias*

Les **lymphocytes** sont très polymorphiques chez cette espèce. Le cytoplasme est d'un bleu foncé tandis que la chromatine du noyau est légèrement moins dense que chez les autres espèces, se rapprochant de celle des monocytes.

Comparativement aux autres espèces de carchariformes, les **thrombocytes non granulés** de *M. asterias* sont de forme arrondie très légèrement ovale. Le noyau centré est bordé de fines marges cytoplasmiques transparentes ou légèrement rosées. Cette coloration diffusément rosée peut parfois

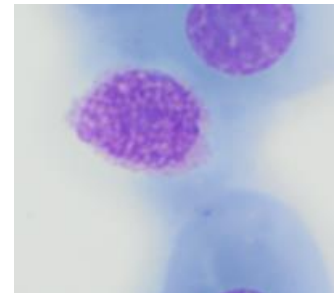
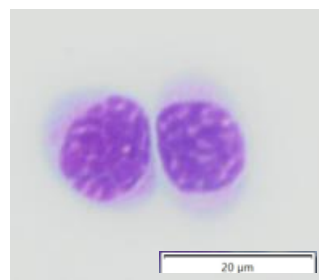


Figure 50. Thrombocytes non granulés (gauche) et granulé (droite) de *M. asterias*

être confondue avec de la granulation cytoplasmique. La chromatine est très dense mais moins que sur les espèces décrites précédemment. Cette espèce présente des **thrombocytes granulés**. Les granules cytoplasmiques sont très éosinophiliques, en nombre variable (d'une dizaine à l'ensemble du cytoplasme), recouvrant parfois le noyau. Ces thrombocytes granulés sont plus allongés que les non granulés, souvent par un seul pôle, parfois par les deux, donnant à la cellule un aspect de très large fuseau.

Les **éosinophiles** de *M. asterias* correspondent aussi à de larges cellules rondes mais présentent des granules cytoplasmiques éosinophiliques ronds de taille et nombre inférieurs à ce que nous avons décrit chez les autres carcharhiniformes. Cette granulation présente un aspect « clairsemé ». L'intensité de

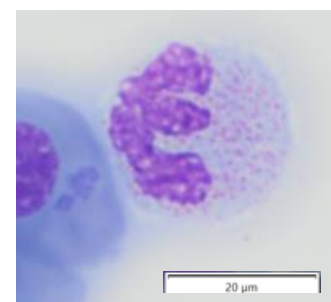


Figure 51. Eosinophile de *M. asterias*

coloration des granules est supérieure à celle des éosinophiles de *C. plumbeus* et *C. melanopterus* mais toujours égale ou inférieure à celle des hétérophiles. Le noyau, excentré et d'une chromatine de coloration violet clair légèrement mottée, présente un degré de segmentation variable, d'indenté à multilobé.

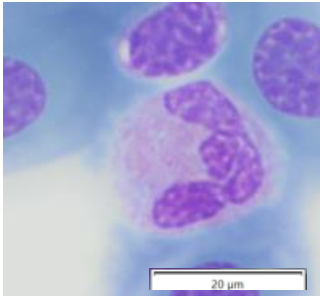


Figure 52. Hétérophile de *M. asterias*

Comparativement aux éosinophiles, les **hétérophiles** de *M. asterias* présentent des granules cytoplasmiques en formes de fin bâtonnets éosinophiliques, parfois légèrement plus arrondis, et ce en nombre plus important. Ces granules sont plus proches de celles de *S. stellaris* que *C. melanopterus*, *C. plumbeus* ou *T. semifasciata*. Le noyau est toujours excentré, violet, à segmentation variable et de chromatine moyennement réticulée.

Les **neutrophiles** sont ici de larges cellules rondes au cytoplasme toujours bleu très pâle ou transparent (contrairement à *T. semifasciata* ou *C. melanopterus* où il prend parfois une teinte rosée). Le noyau excentré et à la chromatine violette de degré de réticulation similaire aux autres granulocytes, varie en forme de sphérique à très segmenté voir multilobé.

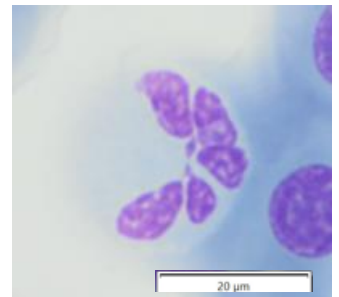


Figure 53. Neutrophile de *M. asterias*

Nous n'avons pas observés de **basophiles** chez cette espèce.

b. *Hématologie des Orectolobiformes*

(1) *Orectolobus hutchinsi* – Requin tapis



Figure 54. Requin tapis – Photo Nausicaa

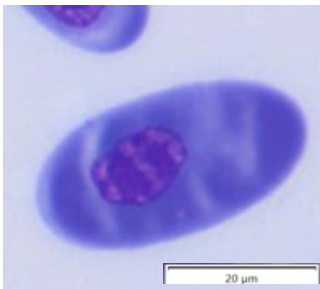


Figure 55. Erythrocyte de *O. hutchinsi*

Les **érythrocytes** sont de forme plutôt ovale, avec un cytoplasme irrégulièrement bleu foncé. Le noyau est majoritairement centré, contenant une chromatine dense à mottée.

Les **monocytes** ressemblent fortement à ceux des carcharhiniformes, avec une forme de cellule arrondie aux contours parfois flous du fait de la vacuolisation du cytoplasme bleuté. Le noyau centré et polymorphe (sphérique, indenté ou en haricot) est formé d'une chromatine plus dense que chez les carcharhiniformes, parfois très finement réticulée.

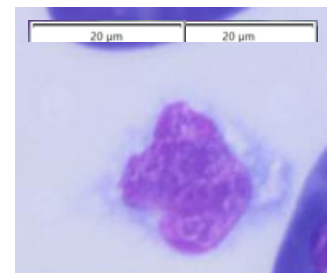


Figure 56. Monocyte de *O. hutchinsi*

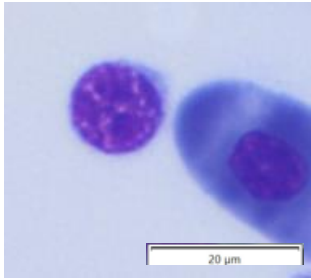


Figure 57. Lymphocyte de *O. hutchinsi*

Les **lymphocytes** de *O. hutchinsi* sont petits, circulaires, avec un cytoplasme lisse profondément basophile. Le noyau occupant la quasi-totalité de la surface de la cellule est très dense (plus que les lymphocytes des autres carcharhiniformes à l'exception de *T. semifasciata*).

Les **thrombocytes non granulés** de *O. hutchinsi* sont allongés en larges fuseaux avec un fort rapport nucléocytoplasmique. Le noyau, centré, est coloré d'un violet foncé avec une chromatine très dense. Le cytoplasme est bleu pâle, bien qu'il puisse parfois prendre de façon hétérogène une coloration rose pâle. Nous n'avons pas observé de **thrombocytes granulés** pour cette espèce. Selon Arnold et Delaune (2022), aucun thrombocyte granulé n'a été observé chez les orectolobiformes sur 8 espèces observées.

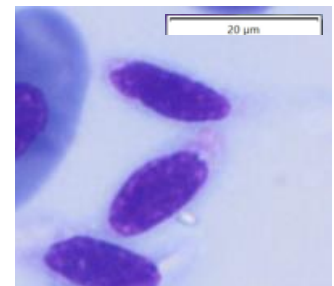


Figure 58. Thrombocytes de *O. hutchinsi*

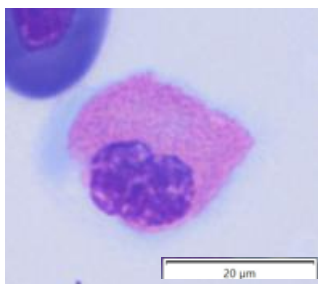


Figure 59. Eosinophile de *O. hutchinsi*

Les **éosinophiles** sont de larges cellules rondes au cytoplasme transparent ou bleu pâle. Les granules cytoplasmiques sont larges, ovalloïdes et nombreuses, avec une coloration éosinophilique intense. Le noyau est excentré, polymorphe et d'une chromatine moyennement réticulée.

Les **hétérophiles** sont de même taille que les éosinophiles, avec un cytoplasme bleuté à transparent et un noyau excentré et sphérique de chromatine d'aspect plus mottée que celle des éosinophiles.

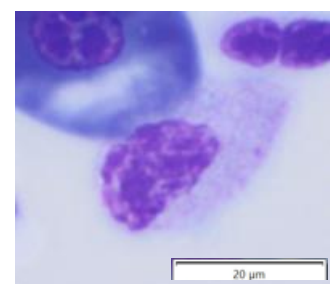


Figure 60. Hétérophile de *O. hutchinsi*

Contrairement aux carcharhiniformes, les granules cytoplasmiques des hétérophiles sont de coloration éosinophilique moins intense que celles des éosinophiles. Selon la littérature, cette observation semble être extrapolable à l'ensemble des orectolobiformes (Arnold et Delaune, 2022). Il s'agit d'une granulation très fine, plus éparsée et très légèrement éosinophilique.

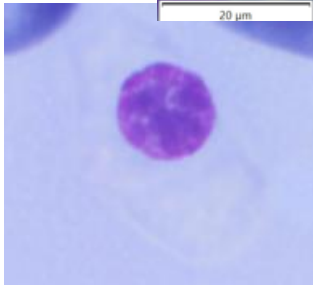


Figure 61. Neutrophile de *O. hutchinsi*

O. hutchinsi possède des **neutrophiles**. Ces cellules sont larges, arrondies, au cytoplasme complètement transparent et sans granulations visibles. Le noyau est excentré et sphérique, d'une chromatine violette dense.

Nous n'avons pas non plus observé de **basophiles**, une information moins consistante dans la littérature. Concernant les orectolobiformes, des basophiles ont été identifiés chez *Chiloscyllium plagiosum* et *Rhincodon typus* uniquement (Arnold et Delaune, 2022).

c. *Hématologie des Hétérodontiformes*

(1) *Heterodontus francisci* – Requin dormeur cornu



Figure 62. Requin dormeur cornu – Photo E. Ogan

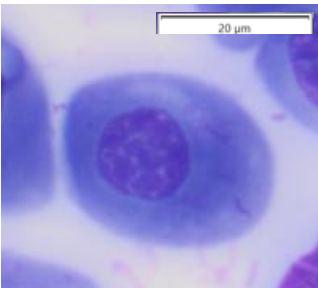


Figure 63. Erythrocyte de *H. francisci*

Les **érythrocytes** de sont comparables à ceux des autres Élasmobranches.

Nous n'avons pas observé de **monocytes** bien qu'ils aient été décrits dans la littérature (Arnold et Delaune, 2022).

Les **lymphocytes** de *H. francisci* sont circulaires, avec un cytoplasme hétérogène bleuté à transparent. Le noyau de grande taille est moyennement réticulé et motté.

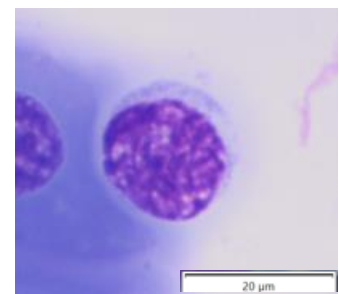


Figure 64. Lymphocyte de *H. francisci*

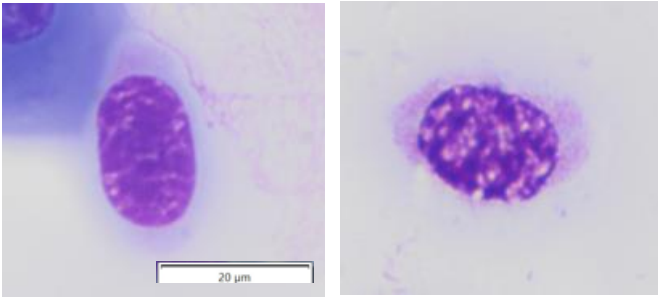


Figure 65. Thrombocyte (gauche) et thrombocyte granulé (droite) de *H. francisci*

Deux types de thrombocytes sont présents chez cette espèce. Les **thrombocytes non granulés** de *H. francisci* sont ovalloïdes avec un fort rapport nucléo-cytoplasmique. Le noyau, centré et ovale, est coloré d'un violet foncé avec une chromatine très dense ou légèrement réticulée. Le cytoplasme est transparent. Les **thrombocytes granulés** présents chez

cette espèce sont de même forme mais présentent des granules cytoplasmiques éosinophiliques circulaires en quantité variable. La chromatine du noyau est plus grossièrement réticulée ainsi que mottée.

Les **éosinophiles** sont de larges cellules rondes au cytoplasme transparent ou bleu pâle. Les granules cytoplasmiques sont nombreuses et parfaitement circulaires, avec une coloration éosinophilique intense. Le noyau est circulaire et composé d'une chromatine plutôt dense ou moyennement réticulée.

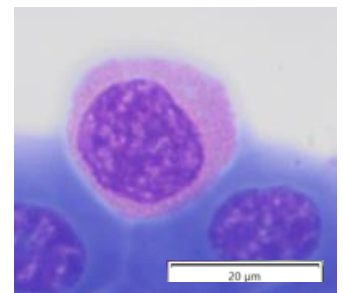


Figure 66. Eosinophile de *H. francisci*

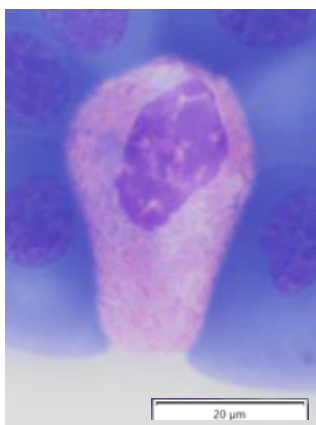


Figure 67. Hétérophile de *H. francisci*

Les **hétérophiles** sont de même taille que les éosinophiles, avec un cytoplasme bleuté à transparent et un noyau excentré de chromatine dense. Les granules cytoplasmiques des hétérophiles sont plus allongées, en fuseaux. Elles sont de coloration légèrement moins intense que celles des éosinophiles.

Des **neutrophiles** ont été observés chez *H. francisci*. Ces cellules sont larges, arrondies, au cytoplasme transparent. Chez certaines cellules le cytoplasme est hétérogène laissant deviner une trame pouvant correspondre à une granulation cytoplasmique qui n'aurait pas pris la coloration. Cette problématique est reprise par Walsh et Luer (2004). Le noyau est excentré et ovalloïde, d'une chromatine violette dense à mottée.

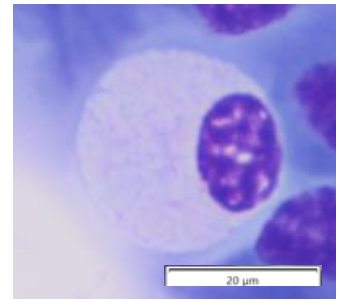


Figure 68. Neutrophile de *H. francisci*

Nous n'avons pas observé de **basophiles**, en accord avec la littérature (Arnold et Delaune, 2022).

3. Hématologie des Batoidea (Raies)

a. Hématologie des Rajiformes

(1) *Raja clavata* – Raie bouclée



Figure 69. Raie bouclée – Photo C. Bachimont

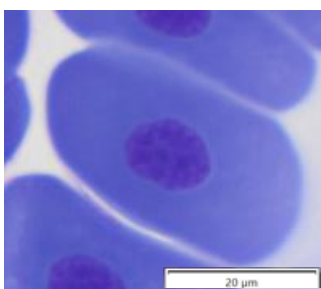


Figure 70. Erythrocyte de *R. clavata*

Les **érythrocytes** de *R. clavata* sont de forme plus allongée comparativement aux autres espèces d'Élasmobranches (26-30µm de long). Leur cytoplasme bleuté entoure un noyau centré rond contenant une chromatine dense d'aspect

moyennement mottée. La comparaison des érythrocytes de cette espèce avec ceux des Selachii ne permet cependant pas de conclure à des différences morphologiques notables entre les deux infra-classes d'Élasmobranches (Selachii et Batoidea).

Les **lymphocytes** de *R. clavata* sont de taille moyenne (15µm) comparativement à l'ensemble des espèces de notre étude. Ils sont ronds (parfois déformés par les cellules adjacentes) avec un fin cytoplasme entourant un noyau centré rond lui-aussi. Le cytoplasme est profondément basophile et homogène (à l'inverse de *Pteroplatytrygon violacea* chez les Batoidea ou *Heterodontus francisi* chez les Selachii par exemple). Le noyau est de coloration violette, dense et légèrement réticulé.

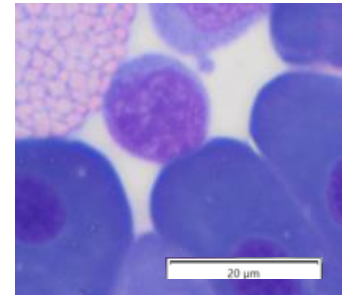


Figure 71. Lymphocyte de *R. clavata*

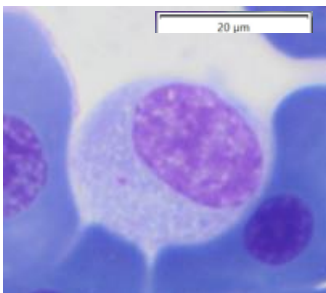


Figure 72. Monocyte de *R. clavata*

Les **monocytes** de *R. clavata* sont larges et ronds. Le cytoplasme prend un coloration bleu foncé tirant sur le violet. Il s'agit d'une caractéristique que nous avons observé sur les autres espèces de raies incluses dans l'étude. Le cytoplasme contient de très nombreuses vacuoles transparentes, comme le reste des monocytes d'Élasmobranches. Le noyau, excentré, occupe la moitié de la surface de la cellule ou moins. Nous n'avons observé que des noyaux de forme arrondie ou ovale, et aucune forme indenté ou en haricot/rein comme chez les espèces de requins. La coloration du noyau est violette, similairement aux autres Élasmobranches, avec une chromatine très finement réticulée.

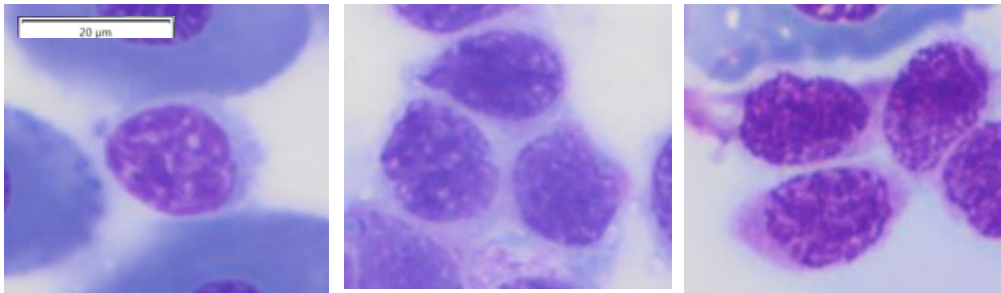


Figure 73. Thrombocyte (gauche), amas de thrombocytes (centre) et thrombocyte « granulé » (droite) de *R. clavata*

Les **thrombocytes** de *R. clavata* sont polymorphiques à tendance ovalloïde. Les marges cellulaires sont moins marquées que celles des lymphocytes. Le cytoplasme est basophile, fin et ceinturant un noyau centré de forme similaire à celle de la cellule. Le noyau est violet foncé, d'une chromatine mottée et grossièrement réticulée. Nous avons observé sur certains frottis des thrombocytes contenant ce qui semble être des granules cytoplasmiques éosinophiliques en nombre. De tels thrombocytes non granulés n'ont jamais été décrits chez les Rajiformes et de manière générale chez les Batoidés.

Contrairement à certaines espèces décrites précédemment, la différenciation éosinophiles/hétérophiles est aisée pour *R. clavata*. Les **éosinophiles**, très larges (23-24μm) et circulaires, présentent un cytoplasme non coloré à bleu pâle contenant de nombreuses granules rondes, larges et intensément éosinophiliques. Ces granules sont plus intensément éosinophiliques que celles des hétérophiles et remplissent la totalité du cytoplasme. Le

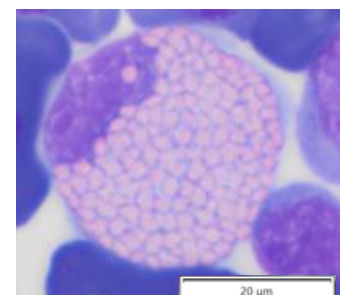


Figure 74. Eosinophile de *R. clavata*

rapport nucléo-cytoplasmique de la cellule est faible avec un noyau excentré, arrondi ou ovale, de coloration violet foncé contenant une chromatine moyennement réticulée.

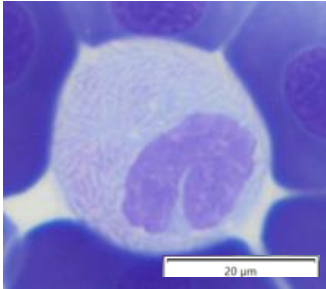


Figure 75. Hétérophile de *R. clavata*

De taille et forme similaire aux éosinophiles, les **hétérophiles** possèdent quant à eux un cytoplasme bleuté remplis de granules fines, allongées en bâtonnets et très faiblement éosinophiliques. Cette différence de coloration, que nous avons observé chez les autres espèces de raies incluses dans l'étude, et décrite dans la littérature chez de très nombreuses espèces aussi (Arnold et Delaune, 2022), est ici très marquée. Le noyau est excentré, arrondi ou bien segmenté selon le degré de différenciation de la cellule. Nous avons souvent rencontré des hétérophiles au noyau en forme de fer à cheval. La chromatine est dense ou très légèrement mottée.

Nous n'avons pas observé de **neutrophiles** ni de **basophiles** chez cette espèce, une observation soutenue par la littérature (Mainwaring et Rowley, 1985)(Thrall, Weiser et al., 2022).

(2) *Raja montagui* – Raie étoilée



Figure 76. Raie étoilée – Photo E. Ich

Malgré sa proximité phylogénétique, cette espèce présente de nombreuses différences hématologiques avec *R. clavata*.

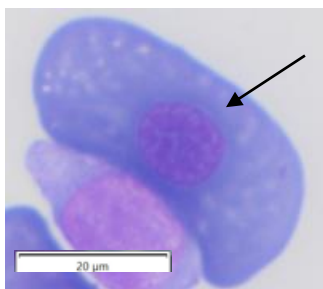


Figure 77. Erythrocyte de *R. montagui*

Les **érythrocytes** de *R. montagui* sont similaires à ceux des autres Élasmobranches. Comme *R. clavata*, ils ont tendance à être allongés.

Les **monocytes** de *R. montagui* sont larges, arrondis mais aux contours irréguliers. Les vacuoles cytoplasmiques transparentes sont plus larges et moins nombreuses que chez *R. clavata*. Le cytoplasme prend une coloration bleutée à violet. Le noyau, excentré et de grande taille (jusqu'à 50% de la cellule), est plutôt arrondi quoiqu'irrégulier. Nous n'avons pas observé de formes très indentées ou en haricot/rein, similairement à *R. clavata* et contrairement aux autres Élasmobranches. Il est de coloration violette avec une chromatine de même densité que celle des lymphocytes.

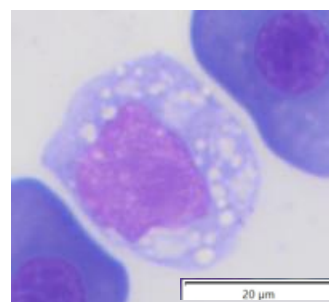


Figure 78. Monocyte de *R. montagui*

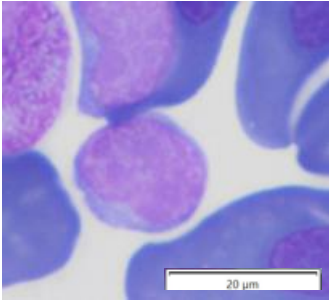


Figure 79. Lymphocyte de *R. montagui*

Les **thrombocytes** de *R. montagui* sont petits et arrondis. Le cytoplasme, fin, est peu basophile. Le noyau central quant à lui est formé d'une chromatine très grossièrement réticulée et mottée.

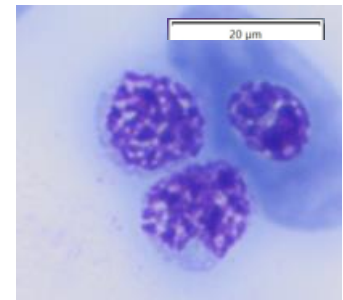


Figure 80. Thrombocytes de *R. montagui*

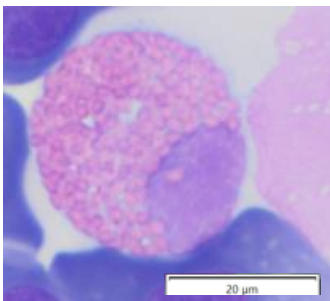


Figure 81. Eosinophile de *R. montagui*

Les **éosinophiles** de *R. montagui* sont très similaires à ceux de *R. clavata*. Ces larges cellules rondes au cytoplasme non coloré ou bleu très pâle, contient de larges granules cytoplasmiques rondes très intensément éosinophiles, se superposant parfois avec le noyau. Ce-dernier est excentré, arrondis, de coloration violette et contient une chromatine dense ou légèrement réticulée (moins que chez les autres Élasmobranches).

Comparativement à *R. clavata*, les **hétérophiles** de *R. montagui*, de même taille et forme, présentent des granules cytoplasmiques plus arrondies, en forme de petits ovales. Elles ne prennent que très peu la

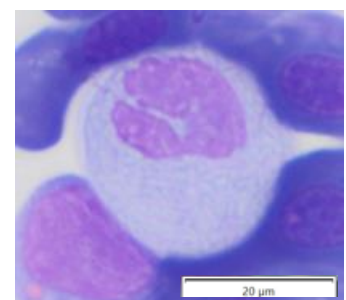


Figure 82. Hétérophile de *R. montagui*

coloration et sont donc fortement contrastées par rapport aux éosinophiles. Le cytoplasme est bleuté. Le noyau, plus ou moins excentré, présente un degré variable de segmentation : d'arrondis à multilobé. Il est de coloration violet foncé, parfois recouvert par des granules cytoplasmiques et contenant une chromatine dense ou légèrement réticulée.

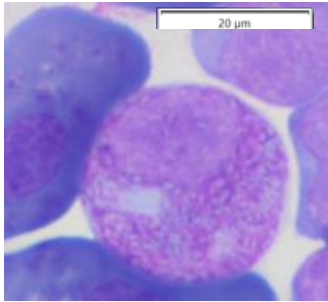


Figure 83. Basophile de *R. montagui*

Nous avons identifié chez *R. montagui* la présence de **basophiles**. Ce type de granulocyte a déjà été décrit chez d'autres espèces de Rajiformes (Arnold et Delaune, 2022). Ces cellules sont larges, rondes, au noyau excentré d'un violet foncé. Ce-dernier est arrondis ou bien indenté. La chromatine est dense. Le cytoplasme bleuté contient des granules basophiliques violettes, rondes et en quantité et taille intermédiaire entre les hétérophiles et les éosinophiles. Les granules

se superposent parfois au noyau.

Nous n'avons pas observé de **neutrophiles** chez cette espèce.

b. *Hématologie des Myliobatiformes*

(1) *Aetobatus ocellatus* – Raie aigle ocellée



Figure 84. Raie aigle ocellée – Photo Nausicaa

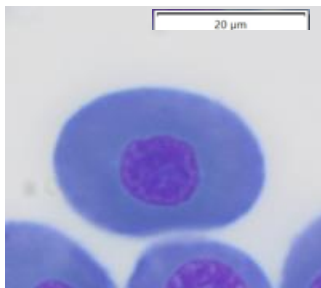


Figure 85. Erythrocyte de *A. ocellatus*

Les **érythrocytes** de *A. ocellatus* sont standards pour un Élasmobranche. Ils mesurent 18-22µm de long.

Les **monocytes** de *A. ocellatus* sont semblables en tous points à ceux de *R. montagui*. Cette grande cellule (15µm) arrondie possède un cytoplasme d'un bleu marqué homogène avec quelques vacuoles transparentes. Le noyau excentré et de grande taille est indenté ou en forme de haricot/rein. La chromatine, de coloration violette, est finement réticulée.

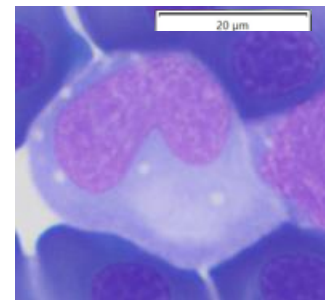


Figure 86. Monocyte de *A. ocellatus*

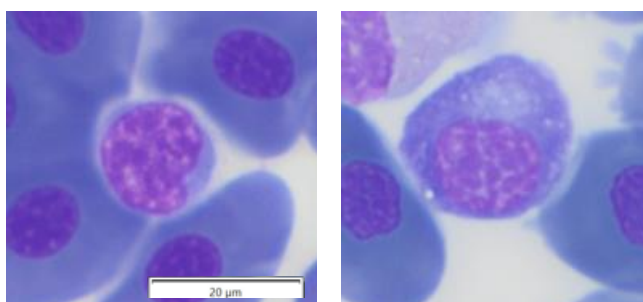


Figure 87. Lymphocyte (gauche) et plasmocyte (droite) de *A. ocellatus*

Les **lymphocytes** de *A. ocellatus* sont de petite taille (10µm), souvent ronds mais avec un fort degré de

polymorphisme. Le noyau est centré, polymorphique, de forme suivant celle de la cellule. Il prend une coloration violet sombre avec une chromatine mottée, s'éloignant de l'aspect plutôt dense de celle-ci rencontré chez les autres espèces de l'étude. Le cytoplasme ceinturant le noyau est très fin, bleuté et granuleux. Des plasmocytes sont notés.

Les **thrombocytes non granulés** retrouvés chez cette espèce sont arrondis, certains plus allongés en ovale. Ils mesurent 14µm de long en moyenne. Le cytoplasme est plus abondant que pour les lymphocytes, d'un bleu plus pâle. Il prend parfois une coloration rosée, hétérogène, comme en « pointillisme », donnant l'impression de la présence de granules éosinophiliques. Une observation concordant avec celle de Greene et Brookshire (2019), bien que la littérature face état de l'absence de thrombocytes granulés chez cette espèce et plus largement au sein des Batoidés (Arnold et Delaune, 2022). Le noyau centré est de couleur violette et formé d'une chromatine dense (moins que celle des lymphocytes cependant).

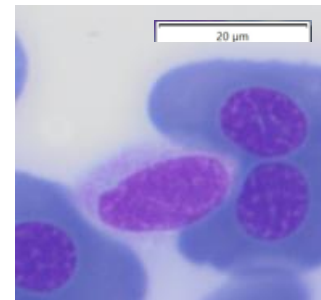


Figure 88. Thrombocyte de *A. ocellatus*

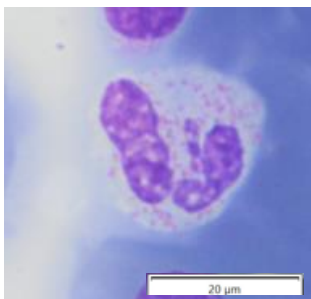


Figure 89. Eosinophile de *A. ocellatus*

Les **éosinophiles** de *A. ocellatus* sont de larges cellules (16-18µm) arrondies contenant un nombre limité de granules cytoplasmiques éosinophiliques, contrairement aux Rajiformes. Ces granules sont petites et sphériques. Le cytoplasme est bleu pâle. Le noyau, plus ou moins excentré, de coloration violet foncé, à la chromatine grossièrement réticulée, présente un degré variable de segmentation. Arnold et Delaune (2022), suggèrent que ces cellules pourraient correspondre à des éosinophiles immatures (étude sur *A. narinari*). Cependant, nous

n'avons pas observé de cellules plus denses en granules en dépit de multiples individus examinés, et Arnold et Delaune non plus.

Par opposition aux éosinophiles, les **hétérophiles** de *A. ocellatus* contiennent de nombreuses granules cytoplasmiques fortement éosinophiles, allongées en larges bâtonnets. La différence de taille avec les granules des éosinophiles ne permet pas d'apprécier pleinement la différence d'intensité de la coloration entre les deux mais il semblerait qu'elle soit à minima similaire. Le cytoplasme, bleuté à transparent, est peu visible car entièrement rempli de granules. Le noyau est excentré, d'un degré de segmentation variable. Certaines cellules sont même multinucléées. Il est violet foncé avec une chromatine mottée.

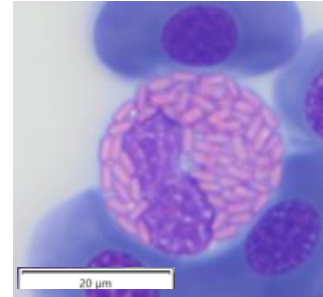


Figure 90. Hétérophile de *A. ocellatus*

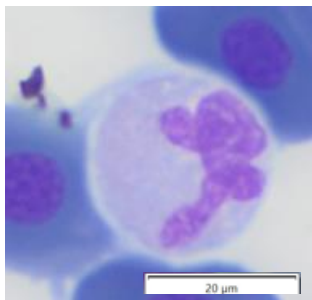


Figure 91. Neutrophile de *A. ocellatus*

Nous avons identifié des **neutrophiles** en circulation chez *A. ocellatus*. Ce sont des cellules rondes légèrement plus grandes que les éosinophiles et hétérophiles, au cytoplasme bleu pâle et à la granulation ne prenant pas la coloration. Le cytoplasme est d'aspect hétérogène comme « flouté ». Le noyau, plus ou moins excentré, varie en forme de sphérique à indenté voir bilobé. Il est violet, d'une chromatine dense à légèrement réticulée. Chez des espèces proches comme *Aetobatus narinari*, la littérature est inconstante concernant la présence de neutrophiles. Certaines publications mentionnent l'absence de ce type cellulaires (Greene, Brookshire et al., 2019), tandis que d'autres décrivent de telles cellules (Arnold et Delaune, 2022). Nous pensons donc que ce type de granulocyte est bien présent chez *A. ocellatus* mais en très faible quantité.

Nous avons enfin observé chez cette espèce la présence de **basophiles**. Ce sont de rares cellules, larges (14-15µm) et rondes. Le noyau est excentré, à segmentation variable, de coloration violette. La chromatine est dense. Le cytoplasme bleu très pâle contient des granules basophiliques violettes foncées rondes. Comparativement à *R. montagui* les granules sont beaucoup plus intensément basophiles. Elles obstruent souvent le noyau par superposition le rendant difficile à distinguer.

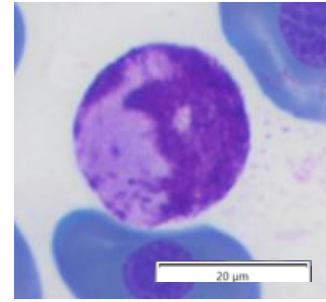


Figure 92. Basophile de *A. ocellatus*

(2) Myliobatis aquila – Raie aigle



Figure 93. Raie aigle – Photo B. Gomez

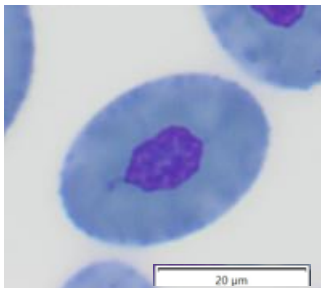


Figure 94. Erythrocyte de *M. aquila*

Les **érythrocytes**, standards, se situent plutôt dans la fourchette basse des Élasmobranches en termes de taille. Ils sont arrondis.

Les **monocytes** de *M. aquila* sont des cellules de grande taille au cytoplasme d'un bleu marqué hétérogène avec quelques vacuoles transparentes. Le noyau excentré et de grande taille est indenté ou en forme de haricot/rein. La chromatine, de coloration violette est finement réticulée.

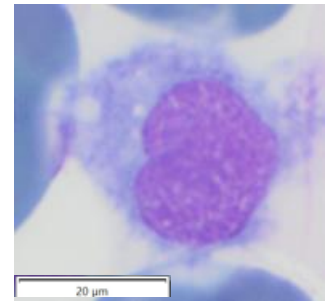


Figure 95. Monocyte de *M. aquila*

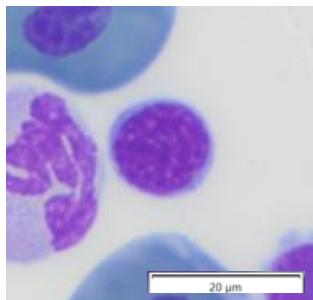


Figure 96. Lymphocyte de *M. aquila*

Les **lymphocytes** de *M. aquila* sont majoritairement ronds bien qu'un certain degré de polymorphisme soit présent. Le noyau suit dans ce cas la forme de la cellule. Le cytoplasme est réduit comme chez les autres espèces, bleu pâle et homogène. Le noyau est formé d'une chromatine très dense ou légèrement mottée, de coloration violette foncée.

Nous n'avons observé chez cette espèce de raie à nouveau qu'une seule forme de **thrombocyte**, non granulé. C'est une petite cellule de forme ovale, au cytoplasme bleu pâle prenant parfois une coloration rosée de façon hétérogène. Le rapport nucléocytoplasmique est élevé. Le noyau central et arrondi est violet foncé, à la chromatine dense.

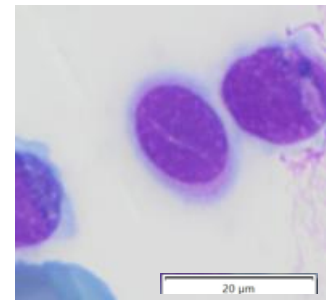


Figure 97. Thrombocyte de *M. aquila*

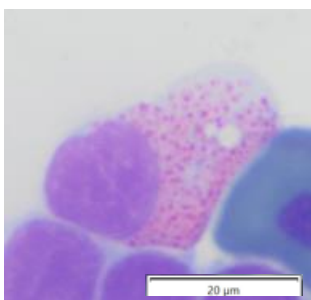


Figure 98. Eosinophile de *M. aquila*

M. aquila présente des **éosinophiles** similaires à ceux de *A. ocellatus*. Ces cellules sont grandes, arrondies bien qu'un certain degré de polymorphisme soit observé. Le cytoplasme est bleu pâle ou transparent,

avec des granules cytoplasmiques ronds éosinophiliques d'intensité variable. Elles sont en nombre supérieur à *A. ocellatus*. Des vacuoles au contenu transparent sont parfois observées dans le cytoplasme. Le noyau est large, arrondi, excentré et de coloration violette. Il contient une chromatine particulièrement dense par rapport aux éosinophiles des autres Élasmobranchés.

Les **hétérophiles** de *M. aquila* sont similaires à ceux des autres myliobatidae et des potamotrygonidae. Ils sont larges et ronds, avec un cytoplasme bleu pâle à transparent quasiment non visible du fait de la forte granulation cytoplasmique. Les granules sont en forme de bâtonnets, éosinophiliques mais moins intensément que celles des éosinophiles. Le noyau est excentré, à segmentation variable allant d'indenté à multilobé (jusqu'à 4/5 lobes). Il est de coloration violette, à la chromatine moyennement réticulée. Les granules cytoplasmiques peuvent le recouvrir par endroits.

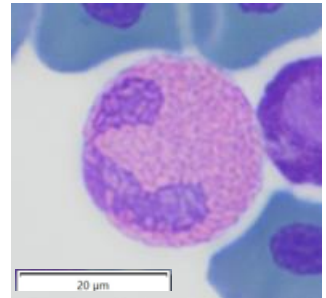


Figure 99. Hétérophile de *M. aquila*

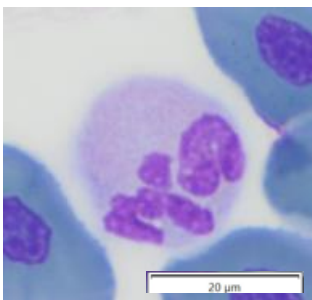


Figure 100. Neutrophile de *M. aquila*

Des **neutrophiles** sont aussi présents chez *M. aquila*. Ils sont légèrement plus grands que les autres granulocytes, de forme ronde. Le cytoplasme est de couleur bleuté tirant parfois sur le rosé/violet très pâle. Les granulations ne sont pas visibles. Le noyau, excentré, est très polymorphe du fait de la forte variabilité de la segmentation. Il peut être arrondi, indenté ou multilobé (jusqu'à une dizaine de lobes). Il est violet, d'une chromatine finement réticulée.

Enfin, des **basophiles** sont aussi identifiables en circulation chez *M. aquila*. Ils sont semblables en tous points à ceux de *A. ocellatus*. Ils sont ronds, de taille similaire aux hétérophiles, avec un cytoplasme bleu pâle aux très nombreuses granules cytoplasmiques fortement basophiles. Le noyau excentré de grande taille (jusqu'à

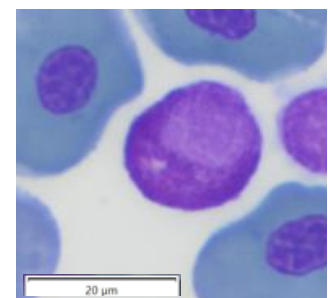


Figure 101. Basophile de *M. aquila*

plus de 50% de la surface de la cellule) est violet, homogène, arrondi ou indenté. Il est souvent recouvert de granules cytoplasmiques.

(3) *Pteroplatytrygon violacea* – Pastenague pélagique



Figure 102. Pastenague pélagique – Photo M. Nakashima

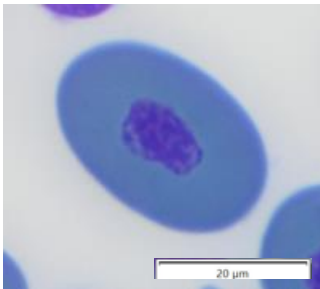


Figure 103. Erythrocyte de *P. violacea*

Les **érythrocytes** de *P. violacea* sont communs, plutôt arrondis.

Nous n'avons pas observé de **monocytes** chez cette espèce.

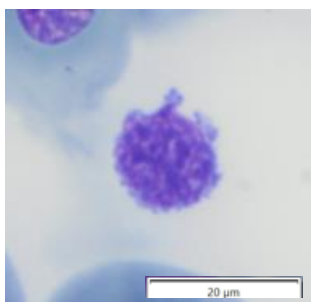


Figure 104. Lymphocyte de *P. violacea*

Les **lymphocytes** de *P. violacea* diffèrent de ceux des autres raies par l'aspect de leur noyau. Ils sont petits et majoritairement sphériques bien qu'un certain degré de polymorphisme soit présent. Le noyau occupe la majeure partie de la cellule. Il est

bordé d'un très fin cytoplasme basophile à grains. Le noyau violet foncé (plus intensément que chez les autres espèces de raies) contient une chromatine dense grossièrement réticulée. Des plasmocytes ont été observés en circulation.

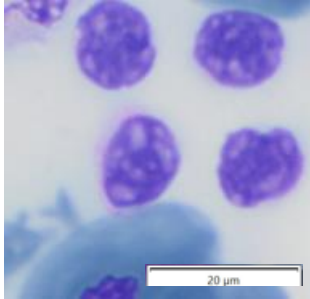


Figure 105. Thrombocyte de *P.violacea*

Les **thrombocytes** de *P. violacea* sont très arrondis, avec un cytoplasme d'un bleu très pâle prenant parfois des teintes rosées de façon hétérogène. Le noyau est centré, rond, violet et contient une chromatine fortement mottée. Nous n'avons pas identifié de thrombocytes granulés à proprement parler bien que la coloration rosée du cytoplasme laisse parfois suggérer la présence de thrombocytes de type intermédiaire. Cette affirmation serait en contradiction avec la littérature existante sur les raies (Arnold et Delaune, 2022).

Comme pour les autres espèces de raies nous observons chez *P. violacea* des **éosinophiles** aux granules cytoplasmiques plus intensément éosinophiliques que celles des hétérophiles. Leur aspect est cependant différent de celles des éosinophiles de *M. aquila* et *A. ocellatus*, et plus proche de celles de *M. hypostoma* : elles sont arrondies, larges et nombreuses, contenues dans un cytoplasme peu visible bleuté à transparent. Le noyau est excentré, de segmentation variable (arrondi à multilobé voir plurinucléation). Il est de coloration violette foncée, grossièrement réticulé.

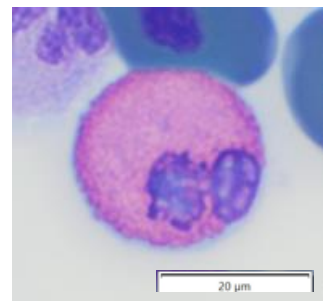


Figure 106. Eosinophile de *P. violacea*

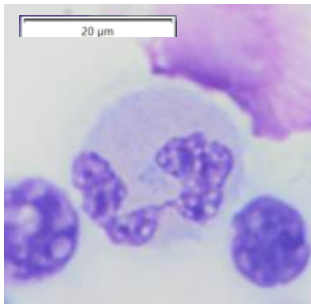


Figure 107. Hétérophile de *P. violacea*

Les **hétérophiles** de *P. violacea* diffèrent de ceux des autres raies incluses dans l'étude (à l'exception de *M. hypostoma* dont ils sont très proches) car la coloration de leur granules cytoplasmiques est très peu marquée. Ces larges et rondes cellules renferment dans un cytoplasme de couleur bleutée des granules arrondies et larges légèrement plus allongées que celles des éosinophiles. Le noyau est similaire à celui retrouvé chez les autres espèces à

savoir excentré, violet sombre, à la chromatine dense grossièrement réticulée à mottée.

Nous n'avons pas identifié de **neutrophiles** chez cette espèce. Au vu de la rareté de ce type de granulocyte au sein des myliobatiformes et bien que de nombreuses espèces n'en possèdent pas, il nous paraît incertain de conclure quant à l'absence de neutrophiles chez *P. violacea*.

Des **basophiles** sont présents chez *P. violacea*. Ils sont légèrement différents de ceux des autres myliobatidae, avec des granules cytoplasmiques basophiles de couleur plus rosée. Le cytoplasme est bleuté. Le noyau excentré est polymorphique (arrondi à multilobé) et fortement motté.

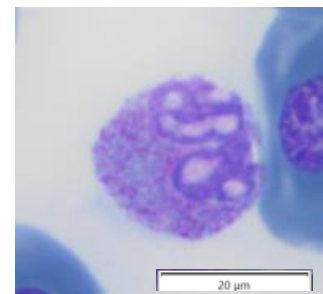


Figure 108. Basophile de *P. violacea*

(4) *Potamotrygon motoro* – Raie ocellée d'eau douce



Figure 109. Raie ocellée d'eau douce – Photo Karelj

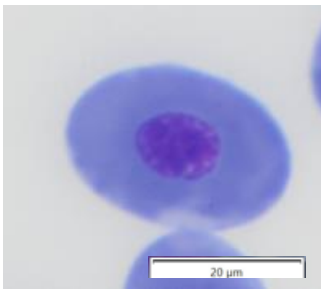


Figure 110. Erythrocyte de *P. motoro*

Les **érythrocytes** de *P. motoro* sont communs.

Les **monocytes** de *P. motoro* sont des cellules de grande taille au cytoplasme bleuté hétérogène contenant plusieurs vacuoles transparentes. Le noyau excentré et de grande taille est indenté ou en forme de haricot/rein. La chromatine, de coloration violette est dense ou finement réticulée.

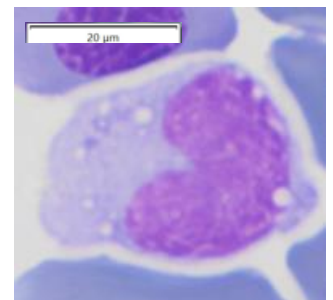


Figure 111. Monocyte de *P. motoro*

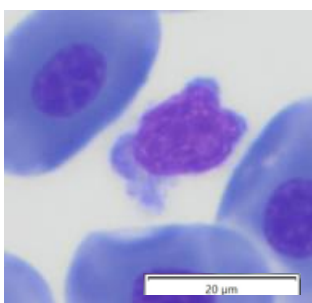


Figure 112. Lymphocyte de *P. motoro*

Les **lymphocytes** de *P. motoro* sont polymorphiques, un grand nombre étant sphériques. Le cytoplasme est bleuté et homogène. Le noyau centré est violet foncé, contenant une chromatine dense.

Les **thrombocytes** de *P. motoro* sont semblables à ceux des myliobatidae. Ils sont ovales, parfois en pointe à une extrémité, avec un cytoplasme d'un bleu très pâle prenant parfois des teintes rosées de façon hétérogène. Le noyau est centré, ovale, violet et contient une chromatine dense. Nous avons identifié des thrombocytes présentant une granulation cytoplasmique éosinophile. Cette observation n'est pas cohérente avec la littérature concernant 4 espèces du même genre et l'ensemble des Batoidae (Arnold et Delaune, 2022).

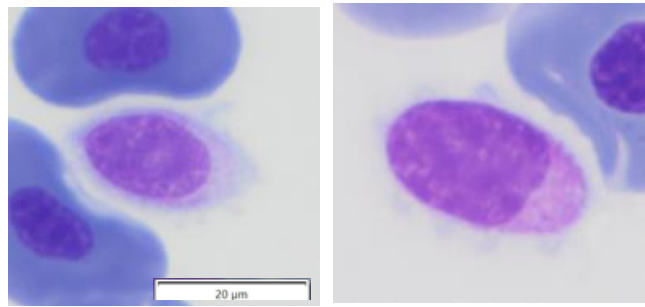


Figure 113. Thrombocyte (gauche) et thrombocyte « granulé » de *P. motoro*

Nous n'avons pas observé d'éosinophiles. Une étude rapporte l'absence de visualisation d'éosinophiles chez une espèce du même genre (Oliveira, Pantoja-Lima et al., 2016), mais en décrit chez *P. motoro* bien qu'en précisant que cette cellule soit rare. D'après cette étude, leur aspect est similaire à ceux de *M. aquila* et *A. ocellatus*.

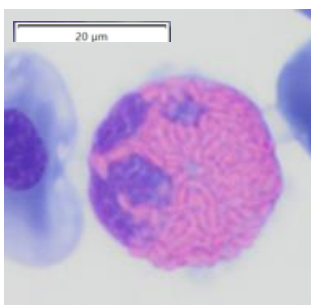


Figure 114. Hétérophile de *P. motoro*

Les **hétérophiles** de *P. motoro* sont semblables à ceux de *M. aquila* et *A. ocellatus*. Ces larges cellules rondes contiennent de larges granules cytoplasmiques éosinophiles en forme de bâtonnets au sein d'un cytoplasme bleu pâle. Le noyau est excentré, de segmentation variable (arrondi à multilobé), violet foncé, d'une chromatine moyennement réticulée. Nos observations concordent avec celles de plusieurs études sur cette espèce (Oliveira, Pantoja-Lima et al., 2016)(Brito, 2012).

Des **neutrophiles** sont présents chez *P. motoro*. Cette observation concorde avec celle de Oliveira et Pantoja-Lima (2016). Selon la littérature, ce n'est pas le cas de la totalité des espèces de ce genre (Arnold et Delaune, 2022). Ces cellules de très grande taille sont rondes, avec un cytoplasme bleuté à l'aspect flou dont la granulation ne prend pas la coloration. Le noyau excentré est polymorphique, violet clair avec une chromatine dense.

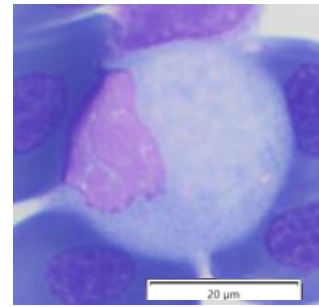


Figure 115. Neutrophile de *P. motoro*

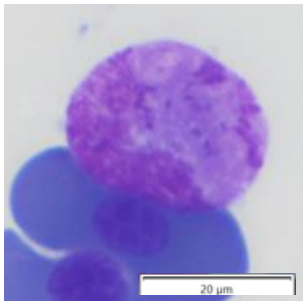


Figure 116. Basophile de *P. motoro*

Nous avons identifié des **basophiles** chez *P. motoro*. Ils sont semblables à ceux des myliobatidae. Le noyau violet est très polymorphique et souvent recouverts par les granulations cytoplasmiques intensément basophiles.

(5) *Mobula hypostoma* – Mante diable



Figure 117. Mante diable – Photo L. Merlier

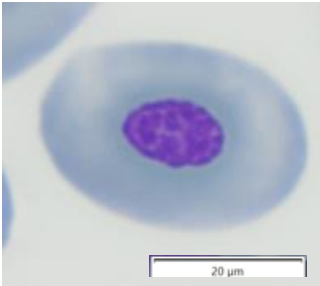


Figure 118. Erythrocyte de *P. motoro*

Les **érythrocytes** de *M. hypostoma* sont semblables à ceux des autres Elasmobranches.

Les **monocytes** de *M. hypostoma* sont des cellules de grande taille au cytoplasme bleuté hétérogène présentant des vacuoles transparentes. Le rapport nucléo-cytoplasmique est élevé, avec un noyau indenté ou en forme de haricot/rein. La chromatine, de coloration violette, est moyennement réticulée.

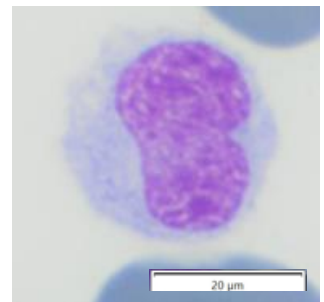


Figure 119. Monocyte de *P. motoro*

Les **lymphocytes** de *M. hypostoma* sont ronds. Le cytoplasme est bleuté et à grains. Le noyau centré est violet foncé, contenant une chromatine dense à légèrement réticulée.

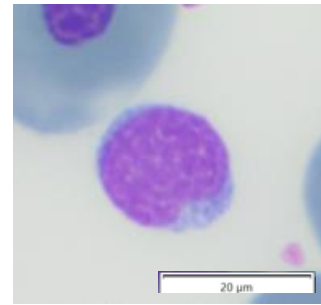


Figure 120. Lymphocyte de *P. motoro*

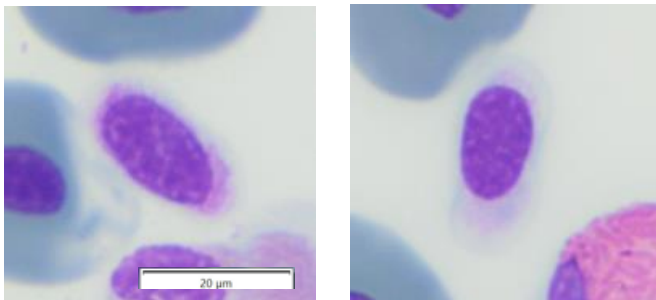


Figure 121. Thrombocyte (gauche) et thrombocyte « granulé » de *P. motoro*

Les **thrombocytes** de *P. motoro* sont ovales, parfois en pointe à une extrémité, avec un cytoplasme transparent prenant parfois des teintes rosées de façon hétérogène. Le noyau est centré, ovale lui aussi, violet et contient une chromatine très dense. Comme pour *P. motoro*, nous avons identifié des

thrombocytes présentant une granulation cytoplasmique éosinophile. Cette observation n'est pas cohérente avec la littérature concernant les Batoidés dans l'ensemble (Arnold et Delaune, 2022).

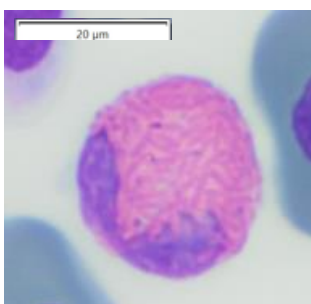


Figure 122. Eosinophile de *P. motoro*

Les **éosinophiles** observés chez *M. hypostoma* sont très proches de ceux de *P. violacea*. Ils contiennent des granules cytoplasmiques en forme de bâtonnets, très intensément éosinophiles. Le cytoplasme est bleu pâle presque transparent et le noyau excentré et violet foncé contient une chromatine mottée. Au vu de nos observations il semblerait que deux types différents d'éosinophiles soient présents chez les myliobatiformes : un de ce type (*M. hypostoma* et *P. violacea*) et un aux

granules cytoplasmiques arrondies et plus rares (*M. aquila*, *A. ocellatus* et *P. motoro*).

Les **hétérophiles** de *M. hypostoma* sont semblables à ceux de *P. violacea*. Ces larges cellules rondes contiennent des granules cytoplasmiques peu éosinophiliques en forme de fins bâtonnets. Le cytoplasme est d'un bleu très pâle. Le noyau est excentré, de segmentation variable (bi à multilobé), violet foncé, d'une chromatine dense à mottée.

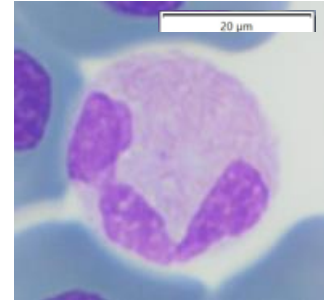


Figure 123. Hétérophile de *P. motoro*

Nous n'avons pas observé de **neutrophiles** chez cette espèce.

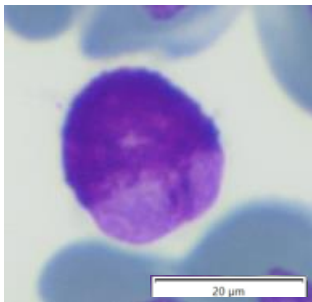


Figure 124. Basophile de *P. motoro*

Des **basophiles** sont présents chez *M. hypostoma*, à l'aspect similaire à celui des autres myliobatidae. Le noyau violet foncé est très polymorphe et souvent recouverts par les granulations cytoplasmiques intensément basophiles.

4. Création d'un atlas hématologique des Élasmobranches

Dans un souci d'utilisation pratique de nos résultats, nous avons cherché la forme de transmission de l'information la plus efficace. Nous avons ainsi décidé de regrouper l'ensemble de nos observations sous forme d'Atlas hématologique. Ce-dernier est composé de planches spécifiques d'espèce pour lesquelles chaque type cellulaire est représenté (à l'exception des érythrocytes). Pour chaque type cellulaire, lorsque cela est possible, plusieurs photographies sont disponibles afin d'appréhender la diversité morphologique observée. En fin d'atlas, une planche inter-espèces concernant les érythrocytes est présentée.

Du fait de la diversité morphologique concernant les cellules sanguines des Élasmobranches, des divergences scientifiques vis-à-vis de la classification de celles-ci et de l'impact des différentes étapes protocolaires sur l'aspect des cellules en microscopie optique (notamment la coloration des lames), nous invitons le lecteur à utiliser l'atlas hématologique en association avec la lecture de cette thèse.

L'atlas hématologique est à retrouver en annexe 2.

CONCLUSION

Les Élasmobranches sont des espèces fréquemment rencontrées en institutions aquariologiques. Leur physiologie est complexe et non encore complètement explorée. Afin d'améliorer leur prise en charge vétérinaire, il existe ainsi un réel besoin de connaissances scientifiques sur ces espèces. La biochimie et l'hématologie sont notamment deux domaines encore peu explorés chez les Élasmobranches. L'objectif de notre étude était ainsi de présenter de la façon la plus exhaustive possible l'état général des connaissances concernant la biochimie et l'hématologie de ce taxon. Nous souhaitons aussi questionner dans quelle mesure ces deux outils pouvaient être actuellement d'intérêt dans le cadre d'une démarche clinique chez ces espèces. Enfin, un troisième objectif de cette étude était de produire un ensemble de données utilisables en pratique par les vétérinaires et scientifiques travaillant avec les Élasmobranches.

Au vu de l'état actuel des connaissances et après identification de paramètres sanguins d'importance clinique, nous avons pu mettre en évidence l'intérêt que représentent la réalisation d'une biochimie sanguine et l'analyse des paramètres hématologiques dans la prise en charge vétérinaire des requins et des raies. Ces examens complémentaires sont d'autant plus intéressants qu'ils sont accessibles et pratiques, même pour ce taxon.

Ce travail s'est voulu avant tout pratique. Ainsi, la présentation des paramètres biochimiques jugés d'intérêt permettra au vétérinaire de choisir ceux les plus appropriés pour sa prise en charge. De plus, même sur de petits effectifs d'individus sains, la présentation de résultats de biochimie sanguine lui permettra de disposer de points de comparaison avec ses propres valeurs mesurées.

L'atlas hématologique présenté dans cette thèse est le seul existant à notre connaissance concernant les Élasmobranches. Il est le fruit de nos observations confrontées à une littérature divergente. Il souligne les grandes différences hématologiques existant entre espèces au sein de ce taxon. Ces différences rendent complexe le travail d'identification des divers types cellulaires par les scientifiques s'intéressant à ces espèces au quotidien. Notre souhait est ainsi de pouvoir apporter une aide pratique et facile d'accès. En outre, pour plusieurs espèces incluses dans l'étude, la littérature scientifique concernant l'hématologie était inexistante. Nos travaux constituent ainsi la première description des cellules sanguines chez ces espèces.

Un atout de notre étude est le nombre et la diversité d'espèces qu'elle couvre. De futurs travaux de recherche pourraient permettre d'analyser phylogénétiquement nos résultats et affiner ainsi les connaissances scientifiques concernant le taxon de façon globale

BIBLIOGRAPHIE

ADAMS, S. Marshall, GREELEY, Mark S., LAW, J. McHugh, NOGA, Edward J. et ZELIKOFF, Judith T. Application of multiple sublethal stress indicators to assess the health of fish in Pamlico Sound following extensive flooding. *Estuaries* [en ligne]. Octobre 2003, Vol. 26, n° 5, p. 1365-1382. DOI [10.1007/BF02803638](https://doi.org/10.1007/BF02803638)

ALEXANDER, Amy B., PARKINSON, Lily A., GRANT, Krystan R., CARLSON, Eric et CAMPBELL, Terry W. The hemic response of white-spotted bamboo sharks (*Chiloscyllium plagiosum*) with inflammatory disease. *Zoo Biology* [en ligne]. 2016, Vol. 35, n° 3, p. 251-259. DOI [10.1002/zoo.21280](https://doi.org/10.1002/zoo.21280)

ALLEN, Peter J., WEBB, Molly A. H., CURETON, Eli, BRUCH, Ronald M., BARTH, Cameron C., PEAKE, Stephan J. et ANDERSON, W. Gary. Calcium regulation in wild populations of a freshwater cartilaginous fish, the lake sturgeon *Acipenser fulvescens*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* [en ligne]. Décembre 2009, Vol. 154, n° 4, p. 437-450. DOI [10.1016/j.cbpa.2009.07.014](https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2009.07.014)

ANDERSON, Paul A., HUBER, Daniel R. et BERZINS, Ilze K. Correlations of capture, transport, and nutrition with spinal deformities in sandtiger sharks, *Carcharias taurus*, in public aquaria. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine: Official Publication of the American Association of Zoo Veterinarians* [en ligne]. Décembre 2012, Vol. 43, n° 4, p. 750-758. DOI [10.1638/2011-0066R1.1](https://doi.org/10.1638/2011-0066R1.1)

ANDERSON, W. Gary. 8 - Endocrine Systems in Elasmobranchs. Dans : SHADWICK, Robert E., FARRELL, Anthony P. et BRAUNER, Colin J. (dir.), *Fish Physiology*. Vol. 34 [en ligne]. [S. l.] : Academic Press, 1 janvier 2015, p. 457-530. [Consulté le 8 juin 2023]. *Physiology of Elasmobranch Fishes: Internal Processes*. DOI [10.1016/B978-0-12-801286-4.00008-3](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801286-4.00008-3)

ANDREWARTHA, Sarah J., MUNNS, Suzanne L. et EDWARDS, Ashley. Calibration of the HemoCue point-of-care analyser for determining haemoglobin concentration in a lizard and a fish. *Conservation Physiology* [en ligne]. Janvier 2016, Vol. 4, n° 1, p. cow006. DOI [10.1093/conphys/cow006](https://doi.org/10.1093/conphys/cow006)

ANDREWS, P. L. R. et YOUNG, J. Z. A pharmacological study of the control of motility in the gall bladder of the skate (*Raja*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Comparative Pharmacology* [en ligne]. Janvier 1988, Vol. 89, n° 2, p. 349-354. DOI [10.1016/0742-8413\(88\)90236-8](https://doi.org/10.1016/0742-8413(88)90236-8)

ARCHER, Karen R., GROLL, Tanja, HARVEY, Richard J., THORNTON, Sue M., STIDWORTHY, Mark F. et DENK, Daniela. Case series: Lymphoid neoplasia in three elasmobranch species. *Journal of Fish Diseases* [en ligne]. 2023, Vol. 46, n° 3, p. 273-279. DOI [10.1111/jfd.13742](https://doi.org/10.1111/jfd.13742)

ARMOUR, K J, O'TOOLE, L B et HAZON, N. The effect of dietary protein restriction on the secretory dynamics of 1 alpha-hydroxycorticosterone and urea in the dogfish, *Scyliorhinus canicula*: a possible role for 1 alpha-hydroxycorticosterone in sodium retention. *The Journal of endocrinology* [en ligne]. Août 1993, Vol. 138, n° 2, p. 275-282. DOI [10.1677/joe.0.1380275](https://doi.org/10.1677/joe.0.1380275)

ARNOLD, Jill E. Hematology of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*: standardization of complete blood count techniques for elasmobranchs. *Veterinary Clinical Pathology* [en ligne]. 2005, Vol. 34, n° 2, p. 115-123. DOI [10.1111/j.1939-165X.2005.tb00023.x](https://doi.org/10.1111/j.1939-165X.2005.tb00023.x)

- ARNOLD, Jill E. et DELAUNE, Alexa. Hematology of Elasmobranchs. Dans : *Schalm's Veterinary Hematology* [en ligne]. [S. l.] : John Wiley & Sons, Ltd, 2022, p. 1166-1175. [Consulté le 19 mai 2023]. ISBN 978-1-119-50053-7. DOI [10.1002/9781119500537.ch128](https://doi.org/10.1002/9781119500537.ch128)
- ARNOLD, Jill E., MATSCHE, Mark A. et ROSEMARY, Kevin. Preserving whole blood in formalin extends the specimen stability period for manual cell counts for fish. *Veterinary Clinical Pathology* [en ligne]. Décembre 2014, Vol. 43, n° 4, p. 613-620. DOI [10.1111/vcp.12214](https://doi.org/10.1111/vcp.12214)
- ATALLAHBENSON, Leila, MERLY, Liza, CRAY, Carolyn et HAMMERSCHLAG, Neil. Serum Protein Analysis of Nurse Sharks. *Journal of Aquatic Animal Health* [en ligne]. 2020, Vol. 32, n° 2, p. 77-82. DOI [10.1002/aah.10100](https://doi.org/10.1002/aah.10100)
- AWRUCH, C. A., SIMPFENDORFER, C., PANKHURST, N. W., AWRUCH, C. A., SIMPFENDORFER, C. et PANKHURST, N. W. Evaluation and use of a portable field kit for measuring whole-blood lactate in sharks. *Marine and Freshwater Research* [en ligne]. CSIRO PUBLISHING, Juin 2011, Vol. 62, n° 6, p. 694-699. DOI [10.1071/MF10149](https://doi.org/10.1071/MF10149)
- BACHA, Abir Ben, KARRAY, Aida, BOUCHAALA, Emna, GARGOURI, Youssef et ALI, Yassine Ben. Purification and biochemical characterization of pancreatic phospholipase A2 from the common stingray *Dasyatis pastinaca*. *Lipids in Health and Disease* [en ligne]. Février 2011, Vol. 10, n° 1, p. 32. DOI [10.1186/1476-511X-10-32](https://doi.org/10.1186/1476-511X-10-32)
- BALLANTYNE, J. S. 7 - Metabolism of Elasmobranchs (Jaws II). Dans : SHADWICK, Robert E., FARRELL, Anthony P. et BRAUNER, Colin J. (dir.), *Fish Physiology*. Vol. 34 [en ligne]. [S. l.] : Academic Press, 1 janvier 2015, p. 395-456. [Consulté le 18 mai 2023]. *Physiology of Elasmobranch Fishes: Internal Processes*. DOI [10.1016/B978-0-12-801286-4.00007-1](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801286-4.00007-1)
- BALLANTYNE, James S. Jaws: The Inside Story. The Metabolism of Elasmobranch Fishes. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* [en ligne]. Décembre 1997, Vol. 118, n° 4, p. 703-742. DOI [10.1016/S0305-0491\(97\)00272-1](https://doi.org/10.1016/S0305-0491(97)00272-1)
- BALLANTYNE, James S. Some of the most interesting things we know, and don't know, about the biochemistry and physiology of elasmobranch fishes (sharks, skates and rays). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* [en ligne]. Septembre 2016, Vol. 199, p. 21-28. Dr. Thomas W. Moon. DOI [10.1016/j.cbpb.2016.03.005](https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2016.03.005)
- BALLANTYNE, James S. et ROBINSON, J. W. Freshwater elasmobranchs: a review of their physiology and biochemistry. *Journal of Comparative Physiology B* [en ligne]. Avril 2010, Vol. 180, n° 4, p. 475-493. DOI [10.1007/s00360-010-0447-0](https://doi.org/10.1007/s00360-010-0447-0)
- BARTON, B. A., MORGAN, J. D. et VIJAYAN, M. M. Physiological and condition-related indicators of environmental stress in fish. *Biological indicators of aquatic ecosystem stress*. American Fisheries Society, 2002, p. 111-148
- BENTLEY, P. J., MAETZ, J. et PAYAN, P. A study of the unidirectional fluxes of Na and Cl across the gills of the dogfish *Scyliorhinus canicula* (Chondrichthyes). *Journal of Experimental Biology* [en ligne]. Juin 1976, Vol. 64, n° 3, p. 629-637. DOI [10.1242/jeb.64.3.629](https://doi.org/10.1242/jeb.64.3.629)
- BIRCAN-YILDIRIM, Y., ÇEK, Ş, BAŞUSTA, N. et ATIK, E. Histology and Morphology of The Epigonal Organ with Special Reference to the Lymphomyeloid System in *Rhinobatos rhinobatos*. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* [en ligne]. Septembre 2011. [Consulté le 10 juillet 2023]. Disponible à l'adresse : <https://www.semanticscholar.org/paper/Histology-and-Morphology-of-The-Epigonal-Organ-with-Bircan-Yildirim-%C3%87ek/a4206ffc4c294c942a7f289c200118aeee40a1d6>

- BIRCH, M. P., CARRE, C. G. et SATCHELL, G. H. Venous return in the trunk of the Port Jackson shark, *Heterodontus portusjacksoni*. *Journal of Zoology* [en ligne]. Septembre 1969, Vol. 159, n° 1, p. 31-49. DOI [10.1111/j.1469-7998.1969.tb03069.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1969.tb03069.x)
- BONE, Q. Muscles and Locomotion. Dans : *Physiology of Elasmobranch Fishes*. [S. l.] : Trevor J. Shuttleworth, 1988, p. 99-142
- BOYLAN, John W. A model for passive urea reabsorption in the elasmobranch kidney. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* [en ligne]. Mai 1972, Vol. 42, n° 1, p. 27-30. DOI [10.1016/0300-9629\(72\)90361-1](https://doi.org/10.1016/0300-9629(72)90361-1)
- BRILL, Richard, BUSHNELL, Peter, SCHROFF, Stuart, SEIFERT, Rebecca et GALVIN, Megan. Effects of anaerobic exercise accompanying catch-and-release fishing on blood-oxygen affinity of the sandbar shark (*Carcharhinus plumbeus*, Nardo). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* [en ligne]. Janvier 2008, Vol. 354, n° 1, p. 132-143. DOI [10.1016/j.jembe.2007.10.011](https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.10.011)
- BRINN, R, MARCON, Jaydione, MCCOMB-KOBZA, Mikki, GOMES, Levy, DE ABREU, Joadil et BALDISSEROTTO, Bernardo. Stress responses of the endemic freshwater cururu stingray (*Potamotrygon cf. hystrix*) during transportation in the Amazon region of the Rio Negro. *Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology* [en ligne]. Juillet 2011, Vol. 162, p. 139-45. DOI [10.1016/j.cbpa.2011.07.004](https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2011.07.004)
- BRITO, F. M. M. *Variáveis hematológicas, hormonais, bioquímicas séricas e fauna parasitária em quatro espécies de raias do gênero Potamotrygon Garman, 1877 (Myliobatiformes, Potamotrygonidae) de vida livre* [en ligne]. 6 février 2012. [Consulté le 8 novembre 2023]. Disponible à l'adresse : <https://www.semanticscholar.org/paper/Vari%C3%A1veis-hematol%C3%B3gicas%2C-hormonais%2C-bioqu%C3%ADmicas-e-Brito/cb0c1cc417641ec9e363919872f437600c3702d7>
- BRITO, Fernando Moraes Machado, CLAUDIANO, Gustavo da Silva, YUNIS, Jefferson, MUNDIM, Antônio Vicente, TAVARES-DIAS, Marcos, VIADANNA, Pedro Henrique Oliveira, MORAES, Julieta Rodini Engrácia de et MORAES, Flávio Ruas de. Hematology, biochemical profile and thyroid hormones of four species of freshwater stingrays of the genus *Potamotrygon*. *Brazilian Journal of Veterinary Research and Animal Science* [en ligne]. Septembre 2015, Vol. 52, n° 3, p. 249-256. DOI [10.11606/issn.1678-4456.v52i3p249-256](https://doi.org/10.11606/issn.1678-4456.v52i3p249-256)
- BROWN, J. A. et GREEN, C. Single nephron function of the lesser spotted dogfish, *Scyliorhinus canicula*, and the effects of adrenaline. *Journal of Experimental Biology* [en ligne]. Mai 1987, Vol. 129, n° 1, p. 265-278. DOI [10.1242/jeb.129.1.265](https://doi.org/10.1242/jeb.129.1.265)
- BURGER, JW. Problems in the electrolyte economy of the spiny dogfish *Squalus acanthias*. Dans : *Gilbert PW, Mathewson RF, Rail DP (eds) Sharks, Skates and Rays*. [S. l.] : Johns Hopkins University Press Baltimore, 1967, p. 177-186
- BUTLER, P. J., TAYLOR, E. W., CAPRA, M. F. et DAVISON, W. The effect of hypoxia on the levels of circulating catecholamines in the dogfish *Scyliorhinus canicula*. *Journal of comparative physiology* [en ligne]. Décembre 1978, Vol. 127, n° 4, p. 325-330. DOI [10.1007/BF00738416](https://doi.org/10.1007/BF00738416)
- BUTLER, P. J., TAYLOR, E. W. et DAVISON, W. The effect of long term, moderate hypoxia on acid-base balance, plasma catecholamines and possible anaerobic end products in the unrestrained dogfish *Scyliorhinus canicula*. *Journal of comparative physiology* [en ligne]. Décembre 1979, Vol. 132, n° 4, p. 297-303. DOI [10.1007/BF00799042](https://doi.org/10.1007/BF00799042)

CAIN, Danielle K., HARMS, Craig A. et SEGARS, Al. Plasma Biochemistry Reference Values of Wild-Caught Southern Stingrays (*Dasyatis americana*). *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*. American Association of Zoo Veterinarians, 2004, Vol. 35, n° 4, p. 471-476

CAMPBELL, Terry W. et GRANT, Krystan R. *Exotic Animal Hematology and Cytology, 5th edition*. 5^e éd. [S. l.] : Wiley-Blackwell, 2022. ISBN 978-1-119-66026-2

CARLSTEN, A, POUPA, O et VOLKMANN, R. Cardiac lesions in poikilotherms by catecholamines. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* [en ligne]. Janvier 1983, Vol. 76, n° 3, p. 567-581. DOI [10.1016/0300-9629\(83\)90459-0](https://doi.org/10.1016/0300-9629(83)90459-0)

CARRIER, Jeffrey C., MUSICK, John A. et HEITHAUS, Michael R. (dir.). *Elasmobranch Phylogeny: A Mitochondrial Estimate Based on 595 Species* [en ligne]. 0 éd. CRC Press, 9 avril 2012, p. 47-72. [Consulté le 4 mai 2023]. ISBN 978-0-429-10654-5. DOI [10.1201/b11867-9](https://doi.org/10.1201/b11867-9). Book Title: Biology of Sharks and Their Relatives DOI: 10.1201/b11867-9

CHAPMAN, Clint A. et RENSCHAW, Gillian M.C. Hematological responses of the grey carpet shark (*Chiloscyllium punctatum*) and the epaulette shark (*Hemiscyllium ocellatum*) to anoxia and re-oxygenation. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology* [en ligne]. 2009, Vol. 311A, n° 6, p. 422-438. DOI [10.1002/jez.539](https://doi.org/10.1002/jez.539)

CHENG, Chang-Hong, YE, Chao-Xia, GUO, Zhi-Xun et WANG, An-Li. Immune and physiological responses of pufferfish (*Takifugu obscurus*) under cold stress. *Fish & Shellfish Immunology* [en ligne]. Mai 2017, Vol. 64, p. 137-145. DOI [10.1016/j.fsi.2017.03.003](https://doi.org/10.1016/j.fsi.2017.03.003)

CHO, G K et HEATH, D D. Comparison of tricaine methanesulphonate (MS222) and clove oil anaesthesia effects on the physiology of juvenile chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum). *Aquaculture Research* [en ligne]. 2000, Vol. 31, n° 6, p. 537-546. DOI [10.1046/j.1365-2109.2000.00478.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.2000.00478.x)

CHOWDHURY, J. Roy, CHOWDHURY, Namita Roy et ARIAS, Irwin M. Bilirubin conjugation in the spiny dogfish, *Squalus acanthias*, the small skate, *Raja erinacea* and the winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry* [en ligne]. Janvier 1980, Vol. 66, n° 4, p. 523-528. DOI [10.1016/0305-0491\(80\)90243-6](https://doi.org/10.1016/0305-0491(80)90243-6)

CLARK, T. D., DONALDSON, M. R., DRENNER, S. M., HINCH, S. G., PATTERSON, D. A., HILLS, J., IVES, V., CARTER, J. J., COOKE, S. J. et FARRELL, A. P. The efficacy of field techniques for obtaining and storing blood samples from fishes. *Journal of Fish Biology* [en ligne]. Novembre 2011, Vol. 79, n° 5, p. 1322-1333. DOI [10.1111/j.1095-8649.2011.03118.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03118.x)

CLARK, T. D., ELIASON, E. J., SANDBLOM, E., HINCH, S. G. et FARRELL, A. P. Calibration of a hand-held haemoglobin analyser for use on fish blood. *Journal of Fish Biology* [en ligne]. 2008, Vol. 73, n° 10, p. 2587-2595. DOI [10.1111/j.1095-8649.2008.02109.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02109.x)

CLAUSS, Tonya M., DOVE, Alistair D. M. et ARNOLD, Jill E. Hematologic Disorders of Fish. *Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice* [en ligne]. Septembre 2008, Vol. 11, n° 3, p. 445-462. Hematology and Related Disorders. DOI [10.1016/j.cvex.2008.03.007](https://doi.org/10.1016/j.cvex.2008.03.007)

CLIFF, G et THURMAN, G.D. Pathological and physiological effects of stress during capture and transport in the juvenile dusky shark, *Carcharhinus obscurus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* [en ligne]. Janvier 1984, Vol. 78, n° 1, p. 167-173. DOI [10.1016/0300-9629\(84\)90111-7](https://doi.org/10.1016/0300-9629(84)90111-7)

COHEN, J. J., KRUPP, M. A. et CHIDSEY, C. A. Renal conservation of trimethylamine oxide by the spiny dogfish, *Squalus acanthias*. *The American Journal of Physiology* [en ligne]. Août 1958, Vol. 194, n° 2, p. 229-235. DOI [10.1152/ajplegacy.1958.194.2.229](https://doi.org/10.1152/ajplegacy.1958.194.2.229)

CRABTREE, B., HIGGINS, S. J. et NEWSHOLME, E. A. The activities of pyruvate carboxylase, phosphoenolpyruvate carboxylase and fructose diphosphatase in muscles from vertebrates and invertebrates. *The Biochemical Journal* [en ligne]. Novembre 1972, Vol. 130, n° 2, p. 391-396. DOI [10.1042/bj1300391](https://doi.org/10.1042/bj1300391)

CRABTREE, B. et NEWSHOLME, E. A. The activities of phosphorylase, hexokinase, phosphofructokinase, lactate dehydrogenase and the glycerol 3-phosphate dehydrogenase in muscles from vertebrates and invertebrates. *Biochemical Journal*. Janvier 1972, Vol. 126, n° 1, p. 49-58

CRAY, Carolyn, RODRIGUEZ, Marilyn, FIELD, Cara, MCDERMOTT, Alexa, LEPPERT, Lynda, CLAUSS, Tonya et BOSSART, Gregory D. Protein and cholesterol electrophoresis of plasma samples from captive cownose ray (*Rhinoptera bonasus*). *Journal of Veterinary Diagnostic Investigation* [en ligne]. SAGE Publications Inc, Novembre 2015, Vol. 27, n° 6, p. 688-695. DOI [10.1177/1040638715607293](https://doi.org/10.1177/1040638715607293)

CRISSEY, Susan D, BAER, David J, MASLANKA, Mike, ULLREY, Duane E et BAER, Charlotte Kirk. Assessment of nutritional status of captive and free-ranging animals. *Nutrition Advisory Group Handbook Fact Sheet*. 2002, n° 8

CROW, Gerald L., ATKINSON, Marlin J., RON, Benny, ATKINSON, Shannon, SKILLMAN, Arleene D. K. et WONG, George T. F. Relationship of Water Chemistry to Serum Thyroid Hormones in Captive Sharks with Goitres. *Aquatic Geochemistry* [en ligne]. Septembre 1998, Vol. 4, n° 3, p. 469-480. DOI [10.1023/A:1009600818580](https://doi.org/10.1023/A:1009600818580)

CUSACK, Lara, FIELD, Cara L., HOOPES, Lisa, MCDERMOTT, Alexa et CLAUSS, Tonya. COMPARISON OF PRE- AND POSTQUARANTINE BLOOD CHEMISTRY AND HEMATOLOGY VALUES FROM WILD-CAUGHT COWNOSE RAYS (*RHINOPTERA BONASUS*). *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* [en ligne]. American Association of Zoo Veterinarians, Juin 2016, Vol. 47, n° 2, p. 493-500. DOI [10.1638/2015-0267.1](https://doi.org/10.1638/2015-0267.1)

CVANCARA, Victor A. et CONTE, Frank P. Gill alkaline phosphatase activity during salt water adaptation of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) walbaum. *International Journal of Biochemistry* [en ligne]. Octobre 1970, Vol. 1, n° 5, p. 597-604. DOI [10.1016/0020-711X\(70\)90028-5](https://doi.org/10.1016/0020-711X(70)90028-5)

DANKS, Janine A., D'SOUZA, Damian G., GUNN, Haley J., MILLEY, Kristi M. et RICHARDSON, Samantha J. Evolution of the parathyroid hormone family and skeletal formation pathways. *General and Comparative Endocrinology* [en ligne]. Janvier 2011, Vol. 170, n° 1, p. 79-91. DOI [10.1016/j.ygcen.2010.10.023](https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2010.10.023)

DE IULIIS, Gerardo et PULERÀ, Dino. CHAPTER 3 - The Shark. Dans : DE IULIIS, Gerardo et PULERÀ, Dino (dir.), *The Dissection of Vertebrates (Second Edition)* [en ligne]. Boston : Academic Press, 1 janvier 2011, p. 27-77. [Consulté le 12 juin 2023]. ISBN 978-0-12-375060-0. DOI [10.1016/B978-0-12-375060-0.00003-6](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-375060-0.00003-6)

DE OLIVEIRA, Adriano T., SANTOS, Marcio Quara de C., DE ARAÚJO, Maria Lúcia G., DE LEMOS, Jefferson Raphael G., DE A. SALES, Rejane S., ARIDE, Paulo Henrique R., PANTOJA-LIMA, Jackson, TAVARES-DIAS, Marcos et MARCON, Jaydione L. Hematological parameters of three freshwater stingray species (Chondrichthyes: Potamotrygonidae) in the middle Rio Negro, Amazonas state.

Biochemical Systematics and Ecology [en ligne]. Décembre 2016, Vol. 69, p. 33-40. DOI [10.1016/j.bse.2016.07.002](https://doi.org/10.1016/j.bse.2016.07.002)

DEROOS, R., DEROOS, C. C., WERNER, C. S. et WERNER, H. Plasma levels of glucose, alanine, lactate, and beta-hydroxybutyrate in the unfed spiny dogfish shark (*Squalus acanthias*) after surgery and following mammalian insulin infusion. *General and Comparative Endocrinology* [en ligne]. Avril 1985, Vol. 58, n° 1, p. 28-43. DOI [10.1016/0016-6480\(85\)90133-9](https://doi.org/10.1016/0016-6480(85)90133-9)

DEROOS, Roger et DEROOS, Carolyn C. Elevation of plasma glucose levels by catecholamines in elasmobranch fish. *General and Comparative Endocrinology* [en ligne]. Avril 1978, Vol. 34, n° 4, p. 447-452. DOI [10.1016/0016-6480\(78\)90285-X](https://doi.org/10.1016/0016-6480(78)90285-X)

DEROOS, Roger et DEROOS, Carolyn C. Elevation of plasma glucose levels by mammalian ACTH in the spiny dogfish shark (*Squalus acanthias*). *General and Comparative Endocrinology* [en ligne]. Décembre 1973, Vol. 21, n° 3, p. 403-409. DOI [10.1016/0016-6480\(73\)90099-3](https://doi.org/10.1016/0016-6480(73)90099-3)

DE VLAMING, Victor L., SAGE, Martin et BEITZ, Barry. Pituitary, adrenal and thyroid influences on osmoregulation in the euryhaline elasmobranch, *dasyatis sabina*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* [en ligne]. Janvier 1975, Vol. 52, n° 3, p. 505-513. DOI [10.1016/S0300-9629\(75\)80073-9](https://doi.org/10.1016/S0300-9629(75)80073-9)

DOVE, Alistair D. M., ARNOLD, Jill et CLAUSS, Tonya M. Blood cells and serum chemistry in the world's largest fish: the whale shark *Rhincodon typus*. *Aquatic Biology* [en ligne]. Mai 2010, Vol. 9, n° 2, p. 177-183. DOI [10.3354/ab00252](https://doi.org/10.3354/ab00252)

DOVE, Alistair D. M., LEISEN, Johannes, ZHOU, Manshui, BYRNE, Jonathan J., LIM-HING, Krista, WEBB, Harry D., GELBAUM, Leslie, VIANT, Mark R., KUBANEK, Julia et FERNÁNDEZ, Facundo M. Biomarkers of Whale Shark Health: A Metabolomic Approach. *PLOS ONE* [en ligne]. Public Library of Science, Novembre 2012, Vol. 7, n° 11, p. e49379. DOI [10.1371/journal.pone.0049379](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049379)

DOWD, W. W., HARRIS, B. N., CECH, J. J., Jr et KÜLTZ, D. Proteomic and physiological responses of leopard sharks (*Triakis semifasciata*) to salinity change. *Journal of Experimental Biology* [en ligne]. Janvier 2010, Vol. 213, n° 2, p. 210-224. DOI [10.1242/jeb.031781](https://doi.org/10.1242/jeb.031781)

EPSTEIN, Franklin H., STOFF, Jeffrey S. et SILVA, Patricio. Mechanism and Control of Hyperosmotic NaCl-Rich Secretion by the Rectal Gland of *Squalus Acanthias*. *Journal of Experimental Biology* [en ligne]. Septembre 1983, Vol. 106, n° 1, p. 25-41. DOI [10.1242/jeb.106.1.25](https://doi.org/10.1242/jeb.106.1.25)

EVANS, David H. et KORMANIK, Gregg A. Short Communication Urea Efflux From the *Squalus Acanthias* Pup: the Effect of Stress. *Journal of Experimental Biology* [en ligne]. Novembre 1985, Vol. 119, n° 1, p. 375-379. DOI [10.1242/jeb.119.1.375](https://doi.org/10.1242/jeb.119.1.375)

FALCO, Francesca, BONO, Gioacchino, CAMMARATA, Matteo, CAVALCA, Jessica, VAZZANA, Irene, DARA, Mariano, SCANNELLA, Danilo, GUICCIARDI, Stefano, FAGGIO, Caterina et RAGONESE, Sergio. Stress related blood values in *Scyliorhinus canicula* as live-indicators of physiological status after bottom trawling capture activity. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* [en ligne]. Janvier 2023, Vol. 263, p. 110802. DOI [10.1016/j.cbpb.2022.110802](https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2022.110802)

FARRELL, A. P. A review of cardiac performance in the teleost heart: intrinsic and humoral regulation. *Canadian Journal of Zoology* [en ligne]. NRC Research Press, Avril 1984, Vol. 62, n° 4, p. 523-536. DOI [10.1139/z84-079](https://doi.org/10.1139/z84-079)

FERREIRA, Claudia M., FIELD, Cara L. et TUTTLE, Allison D. Hematological and Plasma Biochemical Parameters of Aquarium-Maintained Cownose Rays. *Journal of Aquatic Animal Health* [en ligne]. 2010, Vol. 22, n° 2, p. 123-128. DOI [10.1577/H09-048.1](https://doi.org/10.1577/H09-048.1)

FINES, G. A., BALLANTYNE, J. S. et WRIGHT, P. A. Active urea transport and an unusual basolateral membrane composition in the gills of a marine elasmobranch. *American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* [en ligne]. Janvier 2001, Vol. 280, n° 1, p. R16-24. DOI [10.1152/ajpregu.2001.280.1.R16](https://doi.org/10.1152/ajpregu.2001.280.1.R16)

FRICK, Lorenz H., REINA, Richard David et WALKER, Terence Ivan. Stress related physiological changes and post-release survival of Port Jackson sharks (*Heterodontus portusjacksoni*) and gummy sharks (*Mustelus antarcticus*) following gill-net and longline capture in captivity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* [en ligne]. Avril 2010, Vol. 385, n° 1, p. 29-37. DOI [10.1016/j.jembe.2010.01.013](https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.01.013)

FRICK, Lorenz H., WALKER, Terence I. et REINA, Richard D. Immediate and delayed effects of gill-net capture on acid–base balance and intramuscular lactate concentration of gummy sharks, *Mustelus antarcticus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* [en ligne]. Juin 2012, Vol. 162, n° 2, p. 88-93. Select papers from a Symposium on the Physiological Stress Response in Elasmobranch Fishes. DOI [10.1016/j.cbpa.2011.02.023](https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2011.02.023)

FRIEDRICH, Kristen R., HARR, Kendal E., FREEMAN, Kathy P., SZLADOVITS, Balazs, WALTON, Raquel M., BARNHART, Kirstin F., BLANCO-CHAVEZ, Julia, et AMERICAN SOCIETY FOR VETERINARY CLINICAL PATHOLOGY. ASVCP reference interval guidelines: determination of de novo reference intervals in veterinary species and other related topics. *Veterinary Clinical Pathology* [en ligne]. Décembre 2012, Vol. 41, n° 4, p. 441-453. DOI [10.1111/vcp.12006](https://doi.org/10.1111/vcp.12006)

FULLER, Lauren, STELL, Ehlana, LEARY, Christopher et PARSONS, Glenn. Circulating adrenocorticotrophic hormone levels, lactate levels, hematocrit and osmolality in relation to capture stress in Atlantic sharpnose sharks, *Rhizoprionodon terraenovae*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* [en ligne]. Mai 2020, Vol. 243, p. 110655. DOI [10.1016/j.cbpa.2020.110655](https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2020.110655)

GALLAGHER, Aj, SERAFY, Je, COOKE, Sj et HAMMERSCHLAG, N. Physiological stress response, reflex impairment, and survival of five sympatric shark species following experimental capture and release. *Marine Ecology Progress Series* [en ligne]. Janvier 2014, Vol. 496, p. 207-218. DOI [10.3354/meps10490](https://doi.org/10.3354/meps10490)

GALLAGHER, Austin J., FRICK, Lorenz H., BUSHNELL, Peter G., BRILL, Richard W. et MANDELMAN, John W. Blood Gas, Oxygen Saturation, pH, and Lactate Values in Elasmobranch Blood Measured with a Commercially Available Portable Clinical Analyzer and Standard Laboratory Instruments. *Journal of Aquatic Animal Health* [en ligne]. 2010, Vol. 22, n° 4, p. 229-234. DOI [10.1577/H10-012.1](https://doi.org/10.1577/H10-012.1)

GALLAGHER, Austin J., WAGNER, Dominique N., IRSCHICK, Duncan J. et HAMMERSCHLAG, Neil. Body condition predicts energy stores in apex predatory sharks. *Conservation Physiology* [en ligne]. Janvier 2014, Vol. 2, n° 1, p. cou022. DOI [10.1093/conphys/cou022](https://doi.org/10.1093/conphys/cou022)

GASH, Thomas A. *Seasonal thyroid activity in the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo** [en ligne]. Thesis. [S. l.] : Texas A&M University, 2000. [Consulté le 6 juillet 2023]. Disponible à l'adresse : <https://oaktrust.library.tamu.edu/handle/1969.1/ETD-TAMU-2000-THESIS-G37>. Accepted: 2012-06-07T22:59:16Z Artwork Medium: electronic Interview Medium: electronic

- GEFFRÉ, Anne, CONCORDET, Didier, BRAUN, Jean-Pierre et TRUMEL, Catherine. Reference Value Advisor: a new freeware set of macroinstructions to calculate reference intervals with Microsoft Excel. *Veterinary Clinical Pathology* [en ligne]. 2011, Vol. 40, n° 1, p. 107-112. DOI [10.1111/j.1939-165X.2011.00287.x](https://doi.org/10.1111/j.1939-165X.2011.00287.x)
- GERDAY, C. et TEUWIS, J. C. Isolation and characterization of the main parvalbumins from Raja clavata and Raja montagui white muscles. *Biochimica Et Biophysica Acta* [en ligne]. Juillet 1972, Vol. 271, n° 2, p. 320-331. DOI [10.1016/0005-2795\(72\)90206-1](https://doi.org/10.1016/0005-2795(72)90206-1)
- GILBERT, Perry W. et WOOD, F. G. Method of Anesthetizing Large Sharks and Rays Safely and Rapidly. *Science* [en ligne]. American Association for the Advancement of Science, Août 1957, Vol. 126, n° 3266, p. 212-213. DOI [10.1126/science.126.3266.212](https://doi.org/10.1126/science.126.3266.212)
- GILI, Claudia, PEREGO, Cristina, AGNESE, Paolo et PERELLI, Matteo. IAAAM 1998. *VIN.com* [en ligne]. Mai 1998. Disponible à l'adresse : <https://www.vin.com/doc/?id=6692723>
- GOLDSTEIN, L et FORSTER, Rp. Osmoregulation and urea metabolism in the little skate Raja erinacea. *American Journal of Physiology-Legacy Content* [en ligne]. American Physiological Society, Mars 1971, Vol. 220, n° 3, p. 742-746. DOI [10.1152/ajplegacy.1971.220.3.742](https://doi.org/10.1152/ajplegacy.1971.220.3.742)
- GOLDSTEIN, Leon et FUNKHOUSER, Deborah. Biosynthesis of trimethylamine oxide in the nurse shark, Ginglymostoma cirratum. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* [en ligne]. Mai 1972, Vol. 42, n° 1, p. 51-57. DOI [10.1016/0300-9629\(72\)90365-9](https://doi.org/10.1016/0300-9629(72)90365-9)
- GOLDSTEIN, Leon, HARTMAN, Standish C. et FORSTER, Roy P. On the origin of trimethylamine oxide in the spiny dogfish, Squalus acanthias. *Comparative Biochemistry and Physiology* [en ligne]. Juin 1967, Vol. 21, n° 3, p. 719-722. DOI [10.1016/0010-406X\(67\)90467-7](https://doi.org/10.1016/0010-406X(67)90467-7)
- GRANT, Krystan et CAMPBELL, Terry. Hematology and Plasma Biochemistry Value Differences Between Acclimated and Recently Captive Female Southern Stingrays, Dasyatis americana. *Journal of Zoo and Aquarium Research* [en ligne]. Janvier 2020, Vol. 8, n° 1, p. 59-66. DOI [10.19227/jzar.v8i1.254](https://doi.org/10.19227/jzar.v8i1.254)
- GRANT, Krystan R. Fish Hematology and Associated Disorders. *Clinics in Laboratory Medicine* [en ligne]. Septembre 2015, Vol. 35, n° 3, p. 681-701. *Veterinary Laboratory Medicine: Small and Exotic Animals*. DOI [10.1016/j.cll.2015.05.015](https://doi.org/10.1016/j.cll.2015.05.015)
- GREEN, Carol. *Single nephron structure and function, and renal effects of catecholamines in the dogfish, Scyliorhinus canicula* [en ligne]. Mars 1986. [Consulté le 12 juin 2023]. Disponible à l'adresse : <https://hull-repository.worktribe.com/output/4212064>
- GREEN, Leon et JUTFELT, Fredrik. Elevated carbon dioxide alters the plasma composition and behaviour of a shark. *Biology Letters* [en ligne]. Royal Society, Septembre 2014, Vol. 10, n° 9, p. 20140538. DOI [10.1098/rsbl.2014.0538](https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0538)
- GREENE, Whitney, BROOKSHIRE, Gennifer et DELAUNE, Alexa J. HEMATOLOGIC AND BIOCHEMICAL SUMMARY STATISTICS IN AQUARIUM-HOUSED SPOTTED EAGLE RAYS (AETOBATUS NARINARI). *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* [en ligne]. American Association of Zoo Veterinarians, Décembre 2018, Vol. 49, n° 4, p. 912-924. DOI [10.1638/2017-0203.1](https://doi.org/10.1638/2017-0203.1)
- GRIFFITH, ROBERT W., PANG, PETER K. T., SRIVASTAVA, ANIL K. et PICKFORD, GRACE E. SERUM COMPOSITION OF FRESHWATER STRINGRAYS (POTAMOTRYGONIDAE) ADAPTED TO FRESH AND

DILUTE SEA WATER. *The Biological Bulletin* [en ligne]. Marine Biological Laboratory, Avril 1973. [Consulté le 23 mai 2023]. DOI [10.2307/1540010](https://doi.org/10.2307/1540010). World

GUYTON, Arthur C. *Basic human physiology : normal function and mechanisms of disease*. [S. l.] : Philadelphia, Saunders, 1971. [Consulté le 6 juin 2023]. ISBN 978-0-7216-4382-3. Disponible à l'adresse : <http://archive.org/details/basichumanphysi00guyt>

HAGIWARA, S. et TAKAHASHI, K. Resting and spike potentials of skeletal muscle fibres of salt-water elasmobranch and teleost fish. *The Journal of Physiology* [en ligne]. Juin 1967, Vol. 190, n° 3, p. 499-518. DOI [10.1113/jphysiol.1967.sp008224](https://doi.org/10.1113/jphysiol.1967.sp008224)

HAMAN, Katherine H., NORTON, Terry M., THOMAS, Austen C., DOVE, Alistair D. M. et TSENG, Florina. BASELINE HEALTH PARAMETERS AND SPECIES COMPARISONS AMONG FREE-RANGING ATLANTIC SHARPNOSE (RHIZOPRIONODON TERRAENOVAE), BONNETHEAD (SPHYRNA TIBURO), AND SPINY DOGFISH (SQUALUS ACANTHIAS) SHARKS IN GEORGIA, FLORIDA, AND WASHINGTON, USA. *Journal of Wildlife Diseases* [en ligne]. Avril 2012, Vol. 48, n° 2, p. 295-306. DOI [10.7589/0090-3558-48.2.295](https://doi.org/10.7589/0090-3558-48.2.295)

HAMLETT, W. C. The elasmobranch liver. A model for chemical carcinogenesis studies in a 'naturally resistant' vertebrate. Dans : MOTTA, Pietro M. (dir.), *Biopathology of the Liver: An Ultrastructural Approach* [en ligne]. Dordrecht : Springer Netherlands, 1988, p. 177-190. [Consulté le 12 juin 2023]. ISBN 978-94-009-1239-7. DOI [10.1007/978-94-009-1239-7_13](https://doi.org/10.1007/978-94-009-1239-7_13)

HAMLETT, William C. *Sharks, Skates, and Rays: The Biology of Elasmobranch Fishes*. [S. l.] : JHU Press, 21 mai 1999. ISBN 978-0-8018-6048-5

HAMMERSCHLAG, Neil. Osmoregulation in elasmobranchs: a review for fish biologists, behaviourists and ecologists. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* [en ligne]. Taylor & Francis, Septembre 2006, Vol. 39, n° 3, p. 209-228. DOI [10.1080/10236240600815820](https://doi.org/10.1080/10236240600815820)

HARMS, Craig, ROSS, Trisha et SEGARS, Al. Plasma Biochemistry Reference Values of Wild Bonnethead Sharks, Sphyrna tiburo. *Veterinary Clinical Pathology* [en ligne]. 2002, Vol. 31, n° 3, p. 111-115. DOI [10.1111/j.1939-165X.2002.tb00289.x](https://doi.org/10.1111/j.1939-165X.2002.tb00289.x)

HARRENSTIEN, Lisa A., TORNQUIST, Susan J., MILLER-MORGAN, Timothy J., FODNESS, Brian G. et CLIFFORD, Kevin E. Evaluation of a point-of-care blood analyzer and determination of reference ranges for blood parameters in rockfish. *Journal of the American Veterinary Medical Association* [en ligne]. American Veterinary Medical Association, Janvier 2005, Vol. 226, n° 2, p. 255-265. DOI [10.2460/javma.2005.226.255](https://doi.org/10.2460/javma.2005.226.255)

HART, S., WRATHMELL, A. B. et HARRIS, J. E. Ontogeny of gut-associated lymphoid tissue (GALT) in the dogfish *Scyliorhinus canicula* L. *Veterinary Immunology and Immunopathology* [en ligne]. Juin 1986, Vol. 12, n° 1, p. 107-116. Fish Immunology. DOI [10.1016/0165-2427\(86\)90115-7](https://doi.org/10.1016/0165-2427(86)90115-7)

HARTER, T. S., MORRISON, P. R., MANDELMAN, J. W., RUMMER, J. L., FARRELL, A. P., BRILL, R. W. et BRAUNER, C. J. Validation of the i-STAT system for the analysis of blood gases and acid-base status in juvenile sandbar shark (*Carcharhinus plumbeus*). *Conservation Physiology* [en ligne]. Janvier 2015, Vol. 3, n° 1, p. cov002. DOI [10.1093/conphys/cov002](https://doi.org/10.1093/conphys/cov002)

HARTMAN, F. A., LEWIS, L. A., BROWNELL, K. A., SHELDEN, F. F. et WALTHER, R. F. Some Blood Constituents of the Normal Skate. *Physiological Zoology* [en ligne]. University of Chicago Press, Octobre 1941. [Consulté le 3 juillet 2023]. DOI [10.1086/physzool.14.4.30151626](https://doi.org/10.1086/physzool.14.4.30151626). World

- HATTINGH, J. The effect of tricaine methanesulphonate (MS-222) on the microhaematocrit of fish blood. *Journal of Fish Biology* [en ligne]. 1977, Vol. 10, n° 5, p. 453-455. DOI [10.1111/j.1095-8649.1977.tb04077.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1977.tb04077.x)
- HAZON, N et HENDERSON, I W. Factors affecting the secretory dynamics of 1 alpha-hydroxycorticosterone in the dogfish, *Scyliorhinus canicula*. *General and comparative endocrinology* [en ligne]. Juillet 1985, Vol. 59, n° 1, p. 50-55. DOI [10.1016/0016-6480\(85\)90417-4](https://doi.org/10.1016/0016-6480(85)90417-4)
- HAZON, N., TIERNEY, M. L. et TAKEI, Y. Renin-angiotensin system in elasmobranch fish: A review. *The Journal of Experimental Zoology*. Octobre 1999, Vol. 284, n° 5, p. 526-534
- HAZON, Neil et BALMENT, RJ. Fish Endocrinology. Dans : EVANS, DH (dir.), *The Physiology of Fish*. [S. l.] : CRC Press, 1997, p. 441-465
- HAZON, Neil, WELLS, Alan, PILLANS, Richard D., GOOD, Jonathan P., GARY ANDERSON, W. et FRANKLIN, Craig E. Urea based osmoregulation and endocrine control in elasmobranch fish with special reference to euryhalinity. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* [en ligne]. Décembre 2003, Vol. 136, n° 4, p. 685-700. DOI [10.1016/S1096-4959\(03\)00280-X](https://doi.org/10.1016/S1096-4959(03)00280-X)
- HEISLER, N. Acid-Base Regulation. Dans : SHUTTLEWORTH, Trevor J. (dir.), *Physiology of Elasmobranch Fishes* [en ligne]. Berlin, Heidelberg : Springer, 1988, p. 215-252. [Consulté le 8 juin 2023]. ISBN 978-3-642-73336-9. DOI [10.1007/978-3-642-73336-9_8](https://doi.org/10.1007/978-3-642-73336-9_8)
- HENDERSON, I W, O'TOOLE, L B et HAZON, N. Kidney function. Dans : *Physiology of Elasmobranch Fishes*. Trevor J. Shuttleworth. [S. l.] : [s. n.], 1988, p. 201-214
- HENNINGSEN, Alan D. Tonic immobility in 12 elasmobranchs: Use as an aid in captive husbandry. *Zoo Biology* [en ligne]. 1994, Vol. 13, n° 4, p. 325-332. DOI [10.1002/zoo.1430130406](https://doi.org/10.1002/zoo.1430130406)
- HENTSCHEL, Hartmut. Renal architecture of the dogfish *Scyliorhinus caniculus* (Chondrichthyes, Elasmobranchii). *Zoomorphology* [en ligne]. Août 1987, Vol. 107, n° 2, p. 115-125. DOI [10.1007/BF00312121](https://doi.org/10.1007/BF00312121)
- HILLE, S. A literature review of the blood chemistry of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Rich. *Journal of Fish Biology* [en ligne]. 1982, Vol. 20, n° 5, p. 535-569. DOI [10.1111/j.1095-8649.1982.tb03954.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1982.tb03954.x)
- HINE, P. M. The granulocytes of fish. *Fish & Shellfish Immunology* [en ligne]. Avril 1992, Vol. 2, n° 2, p. 79-98. DOI [10.1016/S1050-4648\(05\)80038-5](https://doi.org/10.1016/S1050-4648(05)80038-5)
- HINE, P. M. et WAIN, J. M. Composition and ultrastructure of elasmobranch granulocytes. I. Dogfishes (Squaliformes). *Journal of Fish Biology* [en ligne]. 1987, Vol. 30, n° 5, p. 547-556. DOI [10.1111/j.1095-8649.1987.tb05782.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1987.tb05782.x)
- HOFFMAYER, Eric R. et PARSONS, Glenn R. The physiological response to capture and handling stress in the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*. *Fish Physiology and Biochemistry* [en ligne]. Décembre 2001, Vol. 25, n° 4, p. 277-285. DOI [10.1023/A:1023210620904](https://doi.org/10.1023/A:1023210620904)
- HOOPEES, Lisa. *Chapter 13. Elasmobranch mineral and vitamin requirements*. [S. l.] : [s. n.], 1 août 2017, p. 135-145. ISBN 978-0-86727-166-9
- HOOPEES, Lisa A., CLAUSS, Tonya, WETHERBEE, Bradley M. et FOX, Dewayne A. Baseline Health and Nutritional Parameters of Wild Sand Tigers Sampled in Delaware Bay. *Journal of Aquatic Animal Health* [en ligne]. 2022, Vol. 34, n° 3, p. 101-115. DOI [10.1002/aah.10156](https://doi.org/10.1002/aah.10156)

- HUGHES, G. M. The Mechanism of Gill Ventilation in the Dogfish and Skate. *Journal of Experimental Biology* [en ligne]. Mars 1960, Vol. 37, n° 1, p. 11-27. DOI [10.1242/jeb.37.1.11](https://doi.org/10.1242/jeb.37.1.11)
- HUNT, T. C. et ROWLEY, A. F. Studies on the reticulo-endothelial system of the dogfish, *Scyliorhinus canicula*. *Cell and Tissue Research* [en ligne]. Avril 1986, Vol. 244, n° 1, p. 215-226. DOI [10.1007/BF00218402](https://doi.org/10.1007/BF00218402)
- HYATT, Michael W., FIELD, Cara L., CLAUSS, Tonya M., ARHEART, Kristopher L. et CRAY, Carolyn. PLASMA PROTEIN ELECTROPHORESIS AND SELECT ACUTE PHASE PROTEINS IN HEALTHY BONNETHEAD SHARKS (SPHYRNA TIBURO) UNDER MANAGED CARE. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* [en ligne]. American Association of Zoo Veterinarians, Décembre 2016, Vol. 47, n° 4, p. 984-992. DOI [10.1638/2016-0048.1](https://doi.org/10.1638/2016-0048.1)
- HYDER, S. L., CAYER, M. L. et PETTEY, C. L. Cell types in peripheral blood of the nurse shark: An approach to structure and function. *Tissue and Cell* [en ligne]. Janvier 1983, Vol. 15, n° 3, p. 437-455. DOI [10.1016/0040-8166\(83\)90075-7](https://doi.org/10.1016/0040-8166(83)90075-7)
- HYODO, Susumu, BELL, Justin D., HEALY, Jillian M., KANEKO, Toyoji, HASEGAWA, Sanae, TAKEI, Yoshio, DONALD, John A. et TOOP, Tes. Osmoregulation in elephant fish *Callorhynchus milii* (Holocephali), with special reference to the rectal gland. *The Journal of Experimental Biology* [en ligne]. Avril 2007, Vol. 210, n° Pt 8, p. 1303-1310. DOI [10.1242/jeb.003418](https://doi.org/10.1242/jeb.003418)
- HYODO, Susumu, KAKUMURA, Keigo, TAKAGI, Wataru, HASEGAWA, Kumi et YAMAGUCHI, Yoko. Morphological and functional characteristics of the kidney of cartilaginous fishes: with special reference to urea reabsorption. *American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* [en ligne]. Décembre 2014, Vol. 307, n° 12, p. R1381-1395. DOI [10.1152/ajpregu.00033.2014](https://doi.org/10.1152/ajpregu.00033.2014)
- IDLER, D. R., FREEMAN, H. C. et TRUSCOTT, B. Biological activity and protein-binding of 1 α -hydroxycorticosterone: An interrenal steroid in elasmobranch fish. *General and Comparative Endocrinology* [en ligne]. Octobre 1967, Vol. 9, n° 2, p. 207-213. DOI [10.1016/0016-6480\(67\)90053-6](https://doi.org/10.1016/0016-6480(67)90053-6)
- IDLER, D. R. et KANE, K. M. Cytosol receptor glycoprotein for 1 α -hydroxycorticosterone in tissues of an elasmobranch fish (*Raja ocellata*). *General and Comparative Endocrinology* [en ligne]. Octobre 1980, Vol. 42, n° 2, p. 259-266. DOI [10.1016/0016-6480\(80\)90196-3](https://doi.org/10.1016/0016-6480(80)90196-3)
- IMAIZUMI, T., OSUGI, T., MISAKI, N., UCHIDA, S. et YOSHIDA, H. Heterologous desensitization of bradykinin-induced phosphatidylinositol response and Ca²⁺ mobilization by neurotensin in NG108-15 cells. *European Journal of Pharmacology* [en ligne]. Février 1989, Vol. 161, n° 2-3, p. 203-208. DOI [10.1016/0014-2999\(89\)90844-3](https://doi.org/10.1016/0014-2999(89)90844-3)
- INGLETON, P. M., HAZON, N., HO, P. M. W., MARTIN, T. J. et DANKS, J. A. Immunodetection of Parathyroid Hormone-Related Protein in Plasma and Tissues of an Elasmobranch (*Scyliorhinus canicula*). *General and Comparative Endocrinology* [en ligne]. Mai 1995, Vol. 98, n° 2, p. 211-218. DOI [10.1006/gcen.1995.1062](https://doi.org/10.1006/gcen.1995.1062)
- JAMPOL, Lm et EPSTEIN, Fh. Sodium- potassium-activated adenosine triphosphatase and osmotic regulation by fishes. *American Journal of Physiology-Legacy Content* [en ligne]. American Physiological Society, Février 1970, Vol. 218, n° 2, p. 607-611. DOI [10.1152/ajplegacy.1970.218.2.607](https://doi.org/10.1152/ajplegacy.1970.218.2.607)
- JANSE, Max, FIRCHAU, Beth et MOHAN, Peter. *Elasmobranch nutrition, food handling, and feeding techniques*. [S. l.] : [s. n.], 1 novembre 2004, p. 183-200. ISBN 978-0-86727-152-2

- JEROME, J M, GALLAGHER, A J, COOKE, S J et HAMMERSCHLAG, N. Integrating reflexes with physiological measures to evaluate coastal shark stress response to capture. *ICES Journal of Marine Science* [en ligne]. Mars 2018, Vol. 75, n° 2, p. 796-804. DOI [10.1093/icesjms/fsx191](https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx191)
- JOBLING, Malcolm. National Research Council (NRC): Nutrient requirements of fish and shrimp. *Aquaculture International* [en ligne]. Juin 2012, Vol. 20, n° 3, p. 601-602. DOI [10.1007/s10499-011-9480-6](https://doi.org/10.1007/s10499-011-9480-6)
- JÖNSSON, Ann-Cathrine. Regulatory peptides in the pancreas of two species of elasmobranchs and in the Brockmann bodies of four teleost species. *Cell and Tissue Research* [en ligne]. Octobre 1991, Vol. 266, n° 1, p. 163-172. DOI [10.1007/BF00678722](https://doi.org/10.1007/BF00678722)
- KAJIMURA, Makiko, WALSH, Patrick J., MOMMSEN, Thomas P. et WOOD, Chris M. The dogfish shark (*Squalus acanthias*) increases both hepatic and extrahepatic ornithine urea cycle enzyme activities for nitrogen conservation after feeding. *Physiological and biochemical zoology: PBZ* [en ligne]. 2006, Vol. 79, n° 3, p. 602-613. DOI [10.1086/501060](https://doi.org/10.1086/501060)
- KARSTEN, A. H. et RICE, C. D. c-Reactive protein levels as a biomarker of inflammation and stress in the Atlantic sharpnose shark (*Rhizoprionodon terraenovae*) from three southeastern USA estuaries. *Marine Environmental Research* [en ligne]. Août 2004, Vol. 58, n° 2, p. 747-751. Twelfth International Symposium on Pollutant Responses in Marine Organisms. DOI [10.1016/j.marenvres.2004.03.089](https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2004.03.089)
- KEMPTON, Rudolf T. Studies on the elasmobranch kidney. ii. reabsorption of urea by the smooth dogfish, *mustelus canis*. *The Biological Bulletin* [en ligne]. The University of Chicago Press, Février 1953, Vol. 104, n° 1, p. 45-56. DOI [10.2307/1538690](https://doi.org/10.2307/1538690)
- KIM, Se-Kwon et KARADENIZ, Fatih. Biological importance and applications of squalene and squalane. *Advances in Food and Nutrition Research* [en ligne]. 2012, Vol. 65, p. 223-233. DOI [10.1016/B978-0-12-416003-3.00014-7](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-416003-3.00014-7)
- KORCOCK, D. E., HOUSTON, A. H. et GRAY, J. D. Effects of sampling conditions on selected blood variables of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *Journal of Fish Biology* [en ligne]. 1988, Vol. 33, n° 2, p. 319-330. DOI [10.1111/j.1095-8649.1988.tb05474.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1988.tb05474.x)
- KROL, Lana, ALLENDER, Matthew, CRAY, Carolyn et GEORGE, Robert. PLASMA PROTEINS AND SELECTED ACUTE-PHASE PROTEINS IN THE WHITESPOTTED BAMBOO SHARK (*CHILOSCYLLIUM PLAGIOSUM*). *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* [en ligne]. American Association of Zoo Veterinarians, Décembre 2014, Vol. 45, n° 4, p. 782-786. DOI [10.1638/2013-0303.1](https://doi.org/10.1638/2013-0303.1)
- LAI, N. Chin, GRAHAM, Jeffrey B. et BURNETT, Louis. Blood Respiratory Properties and the Effect of Swimming on Blood Gas Transport in the Leopard Shark *Triakis semifasciata*. *Journal of Experimental Biology* [en ligne]. Juillet 1990, Vol. 151, n° 1, p. 161-173. DOI [10.1242/jeb.151.1.161](https://doi.org/10.1242/jeb.151.1.161)
- LAIDLEY, C. W. et LEATHERLAND, J. F. Cohort sampling, anaesthesia and stocking-density effects on plasma cortisol, thyroid hormone, metabolite and ion levels in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *Journal of Fish Biology* [en ligne]. 1988, Vol. 33, n° 1, p. 73-88. DOI [10.1111/j.1095-8649.1988.tb05449.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1988.tb05449.x)
- LAMBERT, Faith N., TREBERG, Jason R., ANDERSON, W. Gary, BRANDT, Catherine et EVANS, Andrew N. The physiological stress response of the Atlantic stingray (*Hypanus sabinus*) to aerial exposure. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* [en ligne]. Mai 2018, Vol. 219-220, p. 38-43. DOI [10.1016/j.cbpa.2018.02.009](https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2018.02.009)

- LAURENT, Pierre et PERRY, Steve F. Effects of cortisol on gill chloride cell morphology and ionic uptake in the freshwater trout, *Salmo gairdneri*. *Cell and Tissue Research* [en ligne]. Octobre 1990, Vol. 259, n° 3, p. 429-442. DOI [10.1007/BF01740769](https://doi.org/10.1007/BF01740769)
- LAURIANO, E. R., PERGOLIZZI, S., ARAGONA, M., MONTALBANO, G., GUERRERA, M. C., CRUPI, R., FAGGIO, C. et CAPILLO, G. Intestinal immunity of dogfish *Scyliorhinus canicula* spiral valve: A histochemical, immunohistochemical and confocal study. *Fish & Shellfish Immunology* [en ligne]. Avril 2019, Vol. 87, p. 490-498. DOI [10.1016/j.fsi.2019.01.049](https://doi.org/10.1016/j.fsi.2019.01.049)
- LAWRENCE, Michael J., RABY, Graham D., TEFFER, Amy K., JEFFRIES, Ken M., DANYLCHUK, Andy J., ELIASON, Erika J., HASLER, Caleb T., CLARK, Timothy D. et COOKE, Steven J. Best practices for non-lethal blood sampling of fish via the caudal vasculature. *Journal of Fish Biology* [en ligne]. Juillet 2020, Vol. 97, n° 1, p. 4-15. DOI [10.1111/jfb.14339](https://doi.org/10.1111/jfb.14339)
- LAXSON, Carrie J., CONDON, Nicole E., DRAZEN, Jeffrey C. et YANCEY, Paul H. Decreasing Urea:Trimethylamine N-Oxide Ratios with Depth in Chondrichthyes: A Physiological Depth Limit? *Physiological and Biochemical Zoology* [en ligne]. University of Chicago Press Chicago, IL, Septembre 2011. [Consulté le 10 juillet 2023]. DOI [10.1086/661774](https://doi.org/10.1086/661774). Chicago, IL
- LÉCU, Alexis, HERBERT, Renaud, COULIER, Ludwig et MURRAY, Michael J. Removal of an intracoelomic hook via laparotomy in a sandbar shark (*Carcharhinus plumbeus*). *Journal of Zoo and Wildlife Medicine: Official Publication of the American Association of Zoo Veterinarians* [en ligne]. Juin 2011, Vol. 42, n° 2, p. 256-262. DOI [10.1638/2009-0067.1](https://doi.org/10.1638/2009-0067.1)
- LOWE, T. E., WELLS, R. M. G. et BALDWIN, J. Absence of regulated blood-oxygen transport in response to strenuous exercise by the shovel-nosed ray, *Rhinobatos typus*. *Marine and Freshwater Research* [en ligne]. CSIRO PUBLISHING, 1995, Vol. 46, n° 2, p. 441-446. DOI [10.1071/mf9950441](https://doi.org/10.1071/mf9950441)
- MACAVOY, S. E. et ZAEPFEL, R. C. Effects of Tricaine Methanesulfonate (MS-222) on Hematocrit: First Field Measurements on Blacknose Dace. *Transactions of the American Fisheries Society* [en ligne]. 1997, Vol. 126, n° 3, p. 500-503. DOI [10.1577/1548-8659\(1997\)126<0500:EOTMMO>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1997)126<0500:EOTMMO>2.3.CO;2)
- MACLEAN, Robert A., FATZINGER, Michael H., WOOLARD, Kevin D. et HARMS, Craig A. Clearance of a dermal *Huffmanella* sp. in a sandbar shark (*Carcharhinus plumbeus*) using levamisole. *Diseases of Aquatic Organisms* [en ligne]. Novembre 2006, Vol. 73, n° 1, p. 83-88. DOI [10.3354/dao073083](https://doi.org/10.3354/dao073083)
- MAINWARING, G. et ROWLEY, A. F. STUDIES ON GRANULOCYTE HETEROGENEITY IN ELASMOBRANCHS. Dans : MANNING, Margaret J. et TATNER, Mary F. (dir.), *Fish Immunology* [en ligne]. [S. l.] : Academic Press, 1 janvier 1985, p. 57-69. [Consulté le 17 mai 2023]. ISBN 978-0-12-469230-5. DOI [10.1016/B978-0-12-469230-5.50009-X](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-469230-5.50009-X)
- MANDELMAN, John W. et FARRINGTON, Marianne A. The physiological status and mortality associated with otter-trawl capture, transport, and captivity of an exploited elasmobranch, *Squalus acanthias*. *ICES Journal of Marine Science* [en ligne]. Janvier 2007, Vol. 64, n° 1, p. 122-130. DOI [10.1093/icesjms/fsl003](https://doi.org/10.1093/icesjms/fsl003)
- MANDELMAN, John W. et SKOMAL, Gregory B. Differential sensitivity to capture stress assessed by blood acid-base status in five carcharhinid sharks. *Journal of Comparative Physiology B* [en ligne]. Avril 2009, Vol. 179, n° 3, p. 267-277. DOI [10.1007/s00360-008-0306-4](https://doi.org/10.1007/s00360-008-0306-4)
- MANDRUP-POULSEN, Jan. Changes in selected blood serum constituents, as a function of salinity variations, in the marine elasmobranch, *Sphyrna tiburo*. *Comparative Biochemistry and Physiology*

Part A: *Physiology* [en ligne]. Janvier 1981, Vol. 70, n° 1, p. 127-131. DOI [10.1016/0300-9629\(81\)90408-4](https://doi.org/10.1016/0300-9629(81)90408-4)

MANIRE, C., HUETER, R., HULL, E. et SPIELER, R. Serological Changes Associated with Gill-Net Capture and Restraint in Three Species of Sharks. *Transactions of the American Fisheries Society* [en ligne]. Taylor & Francis, Novembre 2001, Vol. 130, n° 6, p. 1038-1048. DOI [10.1577/1548-8659\(2001\)130<1038:SCAWGN>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(2001)130<1038:SCAWGN>2.0.CO;2)

MANIRE, Charles A., RASMUSSEN, L. E. L., MARUSKA, Karen P. et TRICAS, Timothy C. Sex, seasonal, and stress-related variations in elasmobranch corticosterone concentrations. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* [en ligne]. Décembre 2007, Vol. 148, n° 4, p. 926-935. Includes papers from the Symposium on Developmental Transitions in Respiratory Physiology at the first International Congress of Respiratory Biology, Bad Honnef, Germany, August 2006. DOI [10.1016/j.cbpa.2007.09.017](https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2007.09.017)

MARANCIK, David P., DOVE, Alistair D. et CAMUS, Alvin C. Experimental infection of yellow stingrays *Urobatis jamaicensis* with the marine leech *Branchellion torpedinis*. *Diseases of Aquatic Organisms* [en ligne]. Octobre 2012, Vol. 101, n° 1, p. 51-60. DOI [10.3354/dao02508](https://doi.org/10.3354/dao02508)

MARANCIK, David P., FAST, Mark D. et CAMUS, Alvin C. Proteomic characterization of the acute-phase response of yellow stingrays *Urobatis jamaicensis* after injection with a *Vibrio anguillarum-ordalii* bacterin. *Fish & Shellfish Immunology* [en ligne]. Mai 2013, Vol. 34, n° 5, p. 1383-1389. DOI [10.1016/j.fsi.2013.02.024](https://doi.org/10.1016/j.fsi.2013.02.024)

MARSHALL, E. K. A comparison of the function of the glomerular and aglomerular kidney. *American Journal of Physiology-Legacy Content* [en ligne]. American Physiological Society, Juillet 1930, Vol. 94, n° 1, p. 1-10. DOI [10.1152/ajplegacy.1930.94.1.1](https://doi.org/10.1152/ajplegacy.1930.94.1.1)

MARTINI, Frederic. *Effects of Capture and Fasting Confinement on an Elasmobranch, Squalus Acanthias*. [S. l.] : Cornell Univ., 1974. Google-Books-ID: nXNPAAAYAAJ

MAZEAUD, Madeleine M., MAZEAUD, Frederic et DONALDSON, Edward M. Primary and Secondary Effects of Stress in Fish: Some New Data with a General Review. *Transactions of the American Fisheries Society* [en ligne]. 1977, Vol. 106, n° 3, p. 201-212. DOI [10.1577/1548-8659\(1977\)106<201:PASEOS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1977)106<201:PASEOS>2.0.CO;2)

MC DONALD, D. G. et MILLIGAN, C. L. 2 Chemical Properties of the Blood. Dans : HOAR, W. S., RANDALL, D. J. et FARRELL, A. P. (dir.), *Fish Physiology*. Vol. 12 [en ligne]. [S. l.] : Academic Press, 1 janvier 1992, p. 55-133. [Consulté le 7 juin 2023]. The Cardiovascular System. DOI [10.1016/S1546-5098\(08\)60009-6](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60009-6)

METCALF, V. J. et GEMMELL, N. J. Fatty Acid Transport in Cartilaginous Fish: Absence of Albumin and Possible Utilization of Lipoproteins. *Fish Physiology and Biochemistry* [en ligne]. Janvier 2005, Vol. 31, n° 1, p. 55-64. DOI [10.1007/s10695-005-5124-y](https://doi.org/10.1007/s10695-005-5124-y)

MORÓN-ELORZA, Pablo, ROJO-SOLIS, Carlos, STEYRER, Christine, ÁLVARO-ÁLVAREZ, Teresa, VALLS-TORRES, Mónica, ENCINAS, Teresa et GARCÍA-PÁRRAGA, Daniel. Hematology and Plasma Chemistry Reference Values in Nursehound Shark (*Scyliorhinus Stellaris*) Maintained Under Human Care. *Frontiers in Veterinary Science* [en ligne]. 2022, Vol. 9, p. 909834. DOI [10.3389/fvets.2022.909834](https://doi.org/10.3389/fvets.2022.909834)

MORÓN-ELORZA, Pablo, ROJO-SOLÍS, Carlos, STEYRER, Christine, ÁLVARO-ÁLVAREZ, Teresa, VALLS-TORRES, Mónica, ORTEGA, Javier, ENCINAS, Teresa et GARCÍA-PÁRRAGA, Daniel. Increasing the data on elasmobranch plasma protein electrophoresis: electrophoretogram reference values

determination in the undulate skate (*Raja Undulata*) and the nursehound shark (*Scyliorhinus stellaris*) maintained under human care. *BMC Veterinary Research* [en ligne]. Octobre 2022, Vol. 18, n° 1, p. 380. DOI [10.1186/s12917-022-03478-z](https://doi.org/10.1186/s12917-022-03478-z)

MORROW, W. J. W. et PULSFORD, A. Identification of peripheral blood leucocytes of the dogfish (*Scyliorhinus canicula* L.) by electron microscopy. *Journal of Fish Biology* [en ligne]. 1980, Vol. 17, n° 4, p. 461-475. DOI [10.1111/j.1095-8649.1980.tb02779.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb02779.x)

MOYES, Christopher D., FRAGOSO, Nuno, MUSYL, Michael K. et BRILL, Richard W. Predicting Postrelease Survival in Large Pelagic Fish. *Transactions of the American Fisheries Society* [en ligne]. Taylor & Francis, Septembre 2006, Vol. 135, n° 5, p. 1389-1397. DOI [10.1577/T05-224.1](https://doi.org/10.1577/T05-224.1)

MULVEY, Jamin M. et RENSHAW, Gillian M. C. GABA is not elevated during neuroprotective neuronal depression in the hypoxic epaulette shark (*Hemiscyllium ocellatum*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* [en ligne]. Février 2009, Vol. 152, n° 2, p. 273-277. DOI [10.1016/j.cbpa.2008.10.017](https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2008.10.017)

MURDOUGH, H.V, ROBIN, E.D, THEODORE, J et DREWRY, W. Studies of lactate metabolism in *Squalus acanthias*. *Bull Mt Des Is Biol Lab*. 5^e éd. 1965, p. 30-31

NAPLES, Lisa M., MYLNICZENKO, Natalie D., ZACHARIAH, Trevor T., WILBORN, Rachel E. et YOUNG, Forrest A. Evaluation of critical care blood analytes assessed with a point-of-care portable blood analyzer in wild and aquarium-housed elasmobranchs and the influence of phlebotomy site on results. *Journal of the American Veterinary Medical Association* [en ligne]. American Veterinary Medical Association, Juillet 2012, Vol. 241, n° 1, p. 117-125. DOI [10.2460/javma.241.1.117](https://doi.org/10.2460/javma.241.1.117)

NASH, Joseph. The number and size of glomeruli in the kidneys of fishes, with observations on the morphology of the renal tubules of fishes. *American Journal of Anatomy* [en ligne]. 1931, Vol. 47, n° 2, p. 425-445. DOI [10.1002/aja.1000470209](https://doi.org/10.1002/aja.1000470209)

NEIFFER, Donald L. et STAMPER, M. Andrew. Fish Sedation, Anesthesia, Analgesia, and Euthanasia: Considerations, Methods, and Types of Drugs. *ILAR Journal* [en ligne]. Janvier 2009, Vol. 50, n° 4, p. 343-360. DOI [10.1093/ilar.50.4.343](https://doi.org/10.1093/ilar.50.4.343)

NORRIS, Earl R. et BENOIT, George J. STUDIES ON TRIMETHYLAMINE OXIDE: I. OCCURRENCE OF TRIMETHYLAMINE OXIDE IN MARINE ORGANISMS. *Journal of Biological Chemistry* [en ligne]. Avril 1945, Vol. 158, n° 2, p. 433-438. DOI [10.1016/S0021-9258\(18\)43148-1](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(18)43148-1)

OLD, J.m. et HUVENEERS, C. Morphology of the blood cells from three species of wobbegong sharks (*Orectolobus* species) on the east coast of New South Wales. *Zoo Biology* [en ligne]. 2006, Vol. 25, n° 1, p. 73-82. DOI [10.1002/zoo.20079](https://doi.org/10.1002/zoo.20079)

OLIVEIRA, Adriano, PANTOJA-LIMA, Jackson, ROCHA ARIDE, Paulo Henrique et TAVARES-DIAS, Marcos. *Fisiologia de arraias de água doce: Subsídios para aplicabilidade na aquicultura*. [S. l.] : [s. n.], 1 juin 2016

OTWAY, Nicholas M. Capture-induced exertional rhabdomyolysis in the Shortfin Mako Shark, *Isurus paucus*. *Veterinary Clinical Pathology* [en ligne]. 2020, Vol. 49, n° 1, p. 23-41. DOI [10.1111/vcp.12824](https://doi.org/10.1111/vcp.12824)

OTWAY, Nicholas M. Serum biochemical reference intervals for free-living Sand Tiger sharks (*Carcharias taurus*) from east Australian waters. *Veterinary Clinical Pathology* [en ligne]. 2015, Vol. 44, n° 2, p. 262-274. DOI [10.1111/vcp.12254](https://doi.org/10.1111/vcp.12254)

- OTWAY, Nicholas M., ELLIS, Megan T. et STARR, Rod. Serum biochemical reference intervals for wild dwarf ornate wobbegong sharks (*Orectolobus ornatus*). *Veterinary Clinical Pathology* [en ligne]. 2011, Vol. 40, n° 3, p. 361-367. DOI [10.1111/j.1939-165X.2011.00330.x](https://doi.org/10.1111/j.1939-165X.2011.00330.x)
- PALMEIRO, Brian S., ROSENTHAL, Karen L., LEWBART, Gregory A. et SHOFER, Frances S. Plasma biochemical reference intervals for koi. *Journal of the American Veterinary Medical Association* [en ligne]. Mars 2007, Vol. 230, n° 5, p. 708-712. DOI [10.2460/javma.230.5.708](https://doi.org/10.2460/javma.230.5.708)
- PANG, PETER K. T., GRIFFITH, ROBERT W. et ATZ, JAMES W. Osmoregulation in Elasmobranchs. *American Zoologist* [en ligne]. Mai 1977, Vol. 17, n° 2, p. 365-377. DOI [10.1093/icb/17.2.365](https://doi.org/10.1093/icb/17.2.365)
- PARISH, N., WRATHMELL, A., HART, S. et HARRIS, J. E. The leucocytes of the elasmobranch *Scyliorhinus canicula* L.—a morphological study. *Journal of Fish Biology* [en ligne]. 1986, Vol. 28, n° 5, p. 545-561. DOI [10.1111/j.1095-8649.1986.tb05192.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1986.tb05192.x)
- PARKINSON, Lily A., ALEXANDER, Amy B. et CAMPBELL, Terry W. Variability in hematology of white-spotted bamboo sharks (*Chiloscyllium plagiosum*) in different living environments. *Zoo Biology* [en ligne]. 2017, Vol. 36, n° 4, p. 284-288. DOI [10.1002/zoo.21371](https://doi.org/10.1002/zoo.21371)
- PÄRT, P., WRIGHT, P. A. et WOOD, C. M. Urea and water permeability in dogfish (*Squalus acanthias*) gills. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A, Molecular & Integrative Physiology* [en ligne]. Janvier 1998, Vol. 119, n° 1, p. 117-123. DOI [10.1016/s1095-6433\(97\)00400-5](https://doi.org/10.1016/s1095-6433(97)00400-5)
- PATENT, Gregory J. Comparison of some hormonal effects on carbohydrate metabolism in an elasmobranch (*Squalus acanthias*) and a holocephalan (*Hydrolagus colliiei*). *General and Comparative Endocrinology* [en ligne]. Avril 1970, Vol. 14, n° 2, p. 215-242. DOI [10.1016/0016-6480\(70\)90051-1](https://doi.org/10.1016/0016-6480(70)90051-1)
- PATTON, John S. High levels of pancreatic nonspecific lipase in rattlesnake and leopard shark. *Lipids* [en ligne]. Septembre 1975, Vol. 10, n° 9, p. 562-564. DOI [10.1007/BF02532361](https://doi.org/10.1007/BF02532361). Company: Springer Distributor: Springer Institution: Springer Label: Springer number: 9 publisher: Springer-Verlag
- PAYAN, P. Branchial Sodium Transport Mechanisms in *Scyliorhinus Canicula*: Evidence for Na⁺/NH₄⁺ and Na⁺ H⁺ Exchanges and for A Role of Carbonic Anhydrase. *Journal of Experimental Biology* [en ligne]. Avril 1973, Vol. 58, n° 2, p. 487-502. DOI [10.1242/jeb.58.2.487](https://doi.org/10.1242/jeb.58.2.487)
- PAYAN, P., GOLDSTEIN, L et FORSTER, Rp. Gills and kidneys in ureosmotic regulation in euryhaline skates. *American Journal of Physiology-Legacy Content* [en ligne]. American Physiological Society, Février 1973, Vol. 224, n° 2, p. 367-372. DOI [10.1152/ajplegacy.1973.224.2.367](https://doi.org/10.1152/ajplegacy.1973.224.2.367)
- PÉREZ-ROJAS, J. G., MEJÍA-FALLA, P. A., NAVIA, A. F., TARAZONA, A. M. et PARDO-CARRASCO, S. C. Hematology and blood biochemistry profile of the freshwater stingray *Potamotrygon magdalenae* as a tool for population assessment in artificial environments. *Brazilian Journal of Biology* [en ligne]. Instituto Internacional de Ecologia, Avril 2021, Vol. 82, p. e233780. DOI [10.1590/1519-6984.233780](https://doi.org/10.1590/1519-6984.233780)
- PERRET-THIRY, Clément, RAULIC, Juliette et VERGNEAU-GROSSET, Claire. Evaluation of prolonged immersion in tricaine methanesulfonate for juvenile goldfish (*Carassius auratus*) euthanasia. *Journal of the American Veterinary Medical Association* [en ligne]. Février 2022, Vol. 260, n° 8, p. 911-915. DOI [10.2460/javma.21.09.0416](https://doi.org/10.2460/javma.21.09.0416)
- PERRY, Steve F. et GILMOUR, Kathleen M. Consequences of Catecholamine Release on Ventilation and Blood Oxygen Transport During Hypoxia and Hypercapnia in an Elasmobranch (*Squalus Acanthias*) and a Teleost (*Oncorhynchus Mykiss*). *Journal of Experimental Biology* [en ligne]. Septembre 1996, Vol. 199, n° 9, p. 2105-2118. DOI [10.1242/jeb.199.9.2105](https://doi.org/10.1242/jeb.199.9.2105)

- PERSKY, Meredith E., WILLIAMS, J. Jason, BURKS, Renae E., BOWMAN, Michelle R., RAMER, Jan C. et PROUDFOOT, Jeffry S. HEMATOLOGIC, PLASMA BIOCHEMISTRY, AND SELECT NUTRIENT VALUES IN CAPTIVE SMOOTH DOGFISH (*MUSTELUS CANIS*). *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* [en ligne]. American Association of Zoo Veterinarians, Décembre 2012, Vol. 43, n° 4, p. 842-851. DOI [10.1638/2012-0002R1.1](https://doi.org/10.1638/2012-0002R1.1)
- PHILLIPS, Brianne E., CHRISTIANSEN, Emily F., STOSKOPF, Michael K., BROADHURST, Heather, GEORGE, Robert et HARMS, Craig A. Comparison of hematology, plasma biochemistry, and blood gas variables between 2 venipuncture sites in Southern Stingrays (*Dasyatis americana*). *Veterinary Clinical Pathology* [en ligne]. 2016, Vol. 45, n° 4, p. 627-633. DOI [10.1111/vcp.12424](https://doi.org/10.1111/vcp.12424)
- PIERMARINI, Peter M. et EVANS, David H. Effects of Environmental Salinity on Na⁺/K⁺-ATPase in the Gills and Rectal Gland of a Euryhaline Elasmobranch (*Dasyatis Sabina*). *Journal of Experimental Biology* [en ligne]. Octobre 2000, Vol. 203, n° 19, p. 2957-2966. DOI [10.1242/jeb.203.19.2957](https://doi.org/10.1242/jeb.203.19.2957)
- PIERMARINI, Peter M. et EVANS, David H. Osmoregulation of the Atlantic Stingray (*Dasyatis sabina*) from the Freshwater Lake Jesup of the St. Johns River, Florida. *Physiological Zoology* [en ligne]. The University of Chicago Press, Septembre 1998, Vol. 71, n° 5, p. 553-560. DOI [10.1086/515973](https://doi.org/10.1086/515973)
- PIIPER, Johannes et BAUMGARTEN, D. Blood lactate and acid-base balance in the elasmobranch *Scyliorhinus stellaris* after exhausting activity. *Publ. Staz. Zool. Napoli*. 37^e éd. 1969, p. 84-94
- PIIPER, Johannes, MEYER, Michael et DREES, Friedrich. Hydrogen ion ballance in the elasmobranch *Scyliorhinus stellaris* after exhausting activity. *Respiration Physiology* [en ligne]. Décembre 1972, Vol. 16, n° 3, p. 290-303. DOI [10.1016/0034-5687\(72\)90059-X](https://doi.org/10.1016/0034-5687(72)90059-X)
- PILLANS, Richard D., GOOD, Jonathan P., ANDERSON, W. Gary, HAZON, Neil et FRANKLIN, Craig E. Freshwater to seawater acclimation of juvenile bull sharks (*Carcharhinus leucas*): plasma osmolytes and Na⁺/K⁺-ATPase activity in gill, rectal gland, kidney and intestine. *Journal of Comparative Physiology B* [en ligne]. Janvier 2005, Vol. 175, n° 1, p. 37-44. DOI [10.1007/s00360-004-0460-2](https://doi.org/10.1007/s00360-004-0460-2)
- PULSFORD, A. et ZAPATA, A. Macrophages and Reticulum Cells in the Spleen of the Dogfish, *Scyliorhinus canicula*. *Acta Zoologica* [en ligne]. 1989, Vol. 70, n° 4, p. 221-227. DOI [10.1111/j.1463-6395.1989.tb00935.x](https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.1989.tb00935.x)
- RANDALL, David et DAXBOECK, Charles. 5 Oxygen and Carbon Dioxide Transfer Across Fish Gills. Dans : HOAR, W. S. et RANDALL, D. J. (dir.), *Fish Physiology*. Vol. 10 [en ligne]. [S. l.] : Academic Press, 1 janvier 1984, p. 263-314. [Consulté le 13 juin 2023]. Gills. DOI [10.1016/S1546-5098\(08\)60321-0](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60321-0)
- RASMUSSEN, Reinhold A. et RASMUSSEN, Lois E. Some Observations on the Protein and Enzyme Levels and Fractions in Normal and Stressed Elasmobranchs*. *Transactions of the New York Academy of Sciences* [en ligne]. 1967, Vol. 29, n° 4 Series II, p. 397-413. DOI [10.1111/j.2164-0947.1967.tb02270.x](https://doi.org/10.1111/j.2164-0947.1967.tb02270.x)
- ŘEHULKA, Jiří, MINAŘÍK, Bohumil, ADAMEC, Václav et ŘEHULKOVÁ, Eva. Investigations of physiological and pathological levels of total plasma protein in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). *Aquaculture Research* [en ligne]. 2005, Vol. 36, n° 1, p. 22-32. DOI [10.1111/j.1365-2109.2004.01177.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2004.01177.x)
- RENSHAW, Gillian M. C., KUTEK, Ania K., GRANT, Gary D. et ANOOPKUMAR-DUKIE, Shailendra. Forecasting elasmobranch survival following exposure to severe stressors. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* [en ligne]. Juin 2012, Vol. 162, n° 2,

p. 101-112. Select papers from a Symposium on the Physiological Stress Response in Elasmobranch Fishes. DOI [10.1016/j.cbpa.2011.08.001](https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2011.08.001)

ROBERTSON, James D. Osmotic constituents of the blood plasma and parietal muscle of *Scyliorhinus canicula* (L.). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* [en ligne]. Janvier 1989, Vol. 93, n° 4, p. 799-805. DOI [10.1016/0300-9629\(89\)90504-5](https://doi.org/10.1016/0300-9629(89)90504-5)

ROBEY, F A, TANAKA, T et LIU, T Y. Isolation and characterization of two major serum proteins from the dogfish, *Mustelus canis*, C-reactive protein and amyloid P component. *Journal of Biological Chemistry* [en ligne]. Mars 1983, Vol. 258, n° 6, p. 3889-3894. DOI [10.1016/S0021-9258\(18\)32750-9](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(18)32750-9)

ROSE, James D. The Neurobehavioral Nature of Fishes and the Question of Awareness and Pain. *Reviews in Fisheries Science* [en ligne]. Taylor & Francis, Janvier 2002, Vol. 10, n° 1, p. 1-38. DOI [10.1080/20026491051668](https://doi.org/10.1080/20026491051668)

ROUTLEY, Matthew H, NILSSON, Göran E et RENSHAW, Gillian M. C. Exposure to hypoxia primes the respiratory and metabolic responses of the epaulette shark to progressive hypoxia. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* [en ligne]. Février 2002, Vol. 131, n° 2, p. 313-321. DOI [10.1016/S1095-6433\(01\)00484-6](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(01)00484-6)

RUDNEVA, Irina I., DOROKHOVA, I. I., SKURATOVSKAYA, E. N. et KUZ'MINOVA, N. S. Comparative Studies of Hepatic and Blood Biomarkers in Three Species of Black Sea Elasmobranchs. *International Journal of Marine Science* [en ligne]. Août 2014, Vol. 4, n° 0. [Consulté le 4 juillet 2023]. Disponible à l'adresse : <https://aquapublisher.com/index.php/ijms/article/view/1286>

SAUNDERS, Dorothy Chapman. Differential Blood Cell Counts of 50 Species of Fishes from the Red Sea. *Copeia* [en ligne]. [American Society of Ichthyologists and Herpetologists (ASIH), Allen Press], 1968, Vol. 1968, n° 3, p. 491-498. DOI [10.2307/1442017](https://doi.org/10.2307/1442017)

SAUNDERS, Dorothy Chapman. Differential Blood Cell Counts of 121 Species of Marine Fishes of Puerto Rico. *Transactions of the American Microscopical Society* [en ligne]. [American Microscopical Society, Wiley], 1966, Vol. 85, n° 3, p. 427-449. DOI [10.2307/3224323](https://doi.org/10.2307/3224323)

SAUNDERS, Dorothy Chapman. Elasmobranch Blood Cells. *Copeia* [en ligne]. [American Society of Ichthyologists and Herpetologists (ASIH), Allen Press], 1966, Vol. 1966, n° 2, p. 348-351. DOI [10.2307/1441146](https://doi.org/10.2307/1441146)

SAWYER, D. B. et BEYENBACH, K. W. Mechanism of fluid secretion in isolated shark renal proximal tubules. *American Journal of Physiology-Renal Physiology* [en ligne]. American Physiological Society, Décembre 1985, Vol. 249, n° 6, p. F884-F890. DOI [10.1152/ajprenal.1985.249.6.F884](https://doi.org/10.1152/ajprenal.1985.249.6.F884)

SAWYER, D.B, CLIFF, W.H, WILHELM, M.M, FROMTER, R.O et BEYENBACH, K.W. Proximal tubules of the glomerular shark kidney secrete fluid via secretion of NaCl. *Federation proceedings*. 1985, p. 8688

SCHMIDT-NIELSEN, Bodil et RABINOWITZ, Lawrence. Methylurea and Acetamide: Active Reabsorption by Elasmobranch Renal Tubules. *Science* [en ligne]. American Association for the Advancement of Science, Décembre 1964, Vol. 146, n° 3651, p. 1587-1588. DOI [10.1126/science.146.3651.1587](https://doi.org/10.1126/science.146.3651.1587)

SCHWIETERMAN, Gail D, BOUYOUCOS, Ian A, POTGIETER, Kristy, SIMPFENDORFER, Colin A, BRILL, Richard W et RUMMER, Jodie L. Analysing tropical elasmobranch blood samples in the field: blood stability during storage and validation of the HemoCue® haemoglobin analyser. *Conservation Physiology* [en ligne]. Novembre 2019, Vol. 7, n° 1, p. coz081. DOI [10.1093/conphys/coz081](https://doi.org/10.1093/conphys/coz081)

SEMENIUK, Christina A. D., BOURGEON, Sophie, SMITH, Sylvia L. et ROTHLEY, Kristina D. Hematological differences between stingrays at tourist and non-visited sites suggest physiological costs of wildlife tourism. *Biological Conservation* [en ligne]. Août 2009, Vol. 142, n° 8, p. 1818-1829. DOI [10.1016/j.biocon.2009.03.022](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.03.022)

SHERBURNE, Stuart W. Occurrence of Both Heterophils and Neutrophils in the Blood of the Spiny Dogfish, *Squalus acanthias*. *Copeia* [en ligne]. [American Society of Ichthyologists and Herpetologists (ASIH), Allen Press], 1974, Vol. 1974, n° 1, p. 259-261. DOI [10.2307/1443037](https://doi.org/10.2307/1443037)

SHINDER, Samantha L, CRAY, Carolyn, HAMMERSCHLAG, Neil et MERLY, Liza. Serum Protein Electrophoresis Reference Intervals for Six Species of Wild-Sampled Sharks in South Florida. *Integrative and Comparative Biology* [en ligne]. Décembre 2022, Vol. 62, n° 6, p. 1547-1556. DOI [10.1093/icb/icac063](https://doi.org/10.1093/icb/icac063)

SHUTTLEWORTH, T. J. Salt and Water Balance — Extrarenal Mechanisms. Dans : SHUTTLEWORTH, Trevor J. (dir.), *Physiology of Elasmobranch Fishes* [en ligne]. Berlin, Heidelberg : Springer, 1988, p. 171-199. [Consulté le 13 juin 2023]. ISBN 978-3-642-73336-9. DOI [10.1007/978-3-642-73336-9_6](https://doi.org/10.1007/978-3-642-73336-9_6)

SHUTTLEWORTH, Trevor J. (dir.). *Physiology of Elasmobranch Fishes*. Berlin, Heidelberg : Springer, 1988. [Consulté le 8 juin 2023]. ISBN 978-3-642-73338-3. DOI [10.1007/978-3-642-73336-9](https://doi.org/10.1007/978-3-642-73336-9)

SIBOUT, Camille. *Anatomie, pathologies des requins, leurs gestions, et état des lieux dans les aquariums et parcs zoologiques en France*. Thèse de doctorat vétérinaire. [S. l.] : Faculté de médecine de Nantes, 2022

SINGER, Thomas D. et BALLANTYNE, James S. Absence of extrahepatic lipid oxidation in a freshwater elasmobranch, the dwarf stingray *Potamotrygon magdalenae*: Evidence from enzyme activities. *Journal of Experimental Zoology* [en ligne]. 1989, Vol. 251, n° 3, p. 355-360. DOI [10.1002/jez.1402510312](https://doi.org/10.1002/jez.1402510312)

SKOMAL, Gregory B. et MANDELMAN, John W. The physiological response to anthropogenic stressors in marine elasmobranch fishes: A review with a focus on the secondary response. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* [en ligne]. Juin 2012, Vol. 162, n° 2, p. 146-155. Select papers from a Symposium on the Physiological Stress Response in Elasmobranch Fishes. DOI [10.1016/j.cbpa.2011.10.002](https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2011.10.002)

SLADKY, Kurt K., SWANSON, Clifford R., STOSKOPF, Michael K., LOOMIS, Michael R. et LEWBART, Gregory A. Comparative efficacy of tricaine methanesulfonate and clove oil for use as anesthetics in red pacu (*Piaractus brachypomus*). *American Journal of Veterinary Research* [en ligne]. American Veterinary Medical Association, Mars 2001, Vol. 62, n° 3, p. 337-342. DOI [10.2460/ajvr.2001.62.337](https://doi.org/10.2460/ajvr.2001.62.337)

SMITH, Mark, WARMOLTS, Doug, THONEY, Dennis et HUETER, Robert. The Elasmobranch Husbandry Manual: Captive Care of Sharks, Rays and their Relatives Editors. *Special Publication of the Ohio Biological Survey*. Janvier 2004, Vol. 589

SMITH, Sylvia L., SIM, Robert B. et FLAJNIK, Martin F. *Immunobiology of the shark*. 1st éd. Boca Raton : CRC Press, 2014

SOIVIO, Antti et HUGHES, George M. Circulatory changes in secondary lamellae of *Salmo gairdneri* gills in hypoxia and anaesthesia. *Annales Zoologici Fennici*. Finnish Zoological and Botanical Publishing Board, 1978, Vol. 15, n° 3, p. 221-225

SOIVIO, Antti, NYHOLM, Keijo et HUHTI, Marja. Effects of anaesthesia with MS 222, neutralized MS 222 and benzocaine on the blood constituents of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Journal of Fish Biology* [en ligne]. 1977, Vol. 10, n° 1, p. 91-101. DOI [10.1111/j.1095-8649.1977.tb04045.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1977.tb04045.x)

SPARGO, Abbey. *THE PHYSIOLOGICAL EFFECTS OF CATCH AND RELEASE ANGLING ON THE POST-RELEASE SURVIVORSHIP OF JUVENILE SANDBAR SHARKS (CARCHARHINUS PLUMBEUS)* [en ligne]. Kingston, RI, 2001. [Consulté le 8 juin 2023]. DOI [10.23860/thesis-spargo-abbey-2001](https://doi.org/10.23860/thesis-spargo-abbey-2001). University: University of Rhode Island DOI: 10.23860/thesis-spargo-abbey-2001

SPEERS-ROESCH, B., IP, Y. K. et BALLANTYNE, J. S. Metabolic organization of freshwater, euryhaline, and marine elasmobranchs: implications for the evolution of energy metabolism in sharks and rays. *The Journal of Experimental Biology* [en ligne]. Juillet 2006, Vol. 209, n° Pt 13, p. 2495-2508. DOI [10.1242/jeb.02294](https://doi.org/10.1242/jeb.02294)

SPEERS-ROESCH, Ben, BRAUNER, Colin J., FARRELL, Anthony P., HICKEY, Anthony J. R., RENSCHAW, Gillian M. C., WANG, Yuxiang S. et RICHARDS, Jeffrey G. Hypoxia tolerance in elasmobranchs. II. Cardiovascular function and tissue metabolic responses during progressive and relative hypoxia exposures. *Journal of Experimental Biology* [en ligne]. Janvier 2012, Vol. 215, n° 1, p. 103-114. DOI [10.1242/jeb.059667](https://doi.org/10.1242/jeb.059667)

SPEERS-ROESCH, Ben, RICHARDS, Jeffrey G., BRAUNER, Colin J., FARRELL, Anthony P., HICKEY, Anthony J. R., WANG, Yuxiang S. et RENSCHAW, Gillian M. C. Hypoxia tolerance in elasmobranchs. I. Critical oxygen tension as a measure of blood oxygen transport during hypoxia exposure. *Journal of Experimental Biology* [en ligne]. Janvier 2012, Vol. 215, n° 1, p. 93-102. DOI [10.1242/jeb.059642](https://doi.org/10.1242/jeb.059642)

STACY, Nicole I., HOLLINGER, Charlotte, ARNOLD, Jill E., CRAY, Carolyn, PENDEL, Helene, NELSON, Pilar J. et HARVEY, John W. Left shift and toxic change in heterophils and neutrophils of non-mammalian vertebrates: A comparative review, image atlas, and practical considerations. *Veterinary Clinical Pathology* [en ligne]. 2022, Vol. 51, n° 1, p. 18-44. DOI [10.1111/vcp.13117](https://doi.org/10.1111/vcp.13117)

STAROSTINETSKY-MALONEK, Tal, SCHEININ, Aviad, AROCH, Itamar, DAVIDOVICH, Nadav, BIGAL, Eyal, LIVNE, Leigh, HAUSER-DAVIS, Rachel Ann, WOSNICK, Natascha, TCHERNOV, Dan et MORICK, Danny. First report on the serum chemistry and haematology of free-ranging dusky (*Carcharhinus obscurus*) and sandbar (*Carcharhinus plumbeus*) sharks in the eastern Mediterranean Sea. *Conservation Physiology* [en ligne]. Mai 2023, Vol. 11, n° 1, p. coad037. DOI [10.1093/conphys/coad037](https://doi.org/10.1093/conphys/coad037)

STEDMAN, Nancy L. et GARNER, Michael M. Chapter 40 - Chondrichthyes. Dans : TERIO, Karen A., MCALLOOSE, Denise et LEGER, Judy St. (dir.), *Pathology of Wildlife and Zoo Animals* [en ligne]. [S. l.] : Academic Press, 1 janvier 2018, p. 1003-1018. [Consulté le 12 juin 2023]. ISBN 978-0-12-805306-5. DOI [10.1016/B978-0-12-805306-5.00040-7](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805306-5.00040-7)

STEELE, Shelby L., YANCEY, Paul H. et WRIGHT, Patricia A. The little skate *Raja erinacea* exhibits an extrahepatic ornithine urea cycle in the muscle and modulates nitrogen metabolism during low-salinity challenge. *Physiological and biochemical zoology: PBZ* [en ligne]. 2005, Vol. 78, n° 2, p. 216-226. DOI [10.1086/427052](https://doi.org/10.1086/427052)

STOKES, E. E. et FIRKIN, B. G. Studies of the Peripheral Blood of the Port Jackson Shark (*Heterodontus portusjacksoni*) with Particular Reference to the Thrombocyte. *British Journal of Haematology* [en ligne]. 1971, Vol. 20, n° 4, p. 427-435. DOI [10.1111/j.1365-2141.1971.tb07054.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2141.1971.tb07054.x)

STOLTE, H, GALASKE, R G, EISENBACH, G M, LECHENE, C, SCHMIDT-NIELSON, B et BOYLAN, J W. Renal tubule ion transport and collecting duct function in the elasmobranch little skate, *Raja erinacea*. *The*

Journal of experimental zoology [en ligne]. Mars 1977, Vol. 199, n° 3, p. 403-410. DOI [10.1002/jez.1401990314](https://doi.org/10.1002/jez.1401990314)

STOSKOPF, Michael K., SMITH, Bradley et KLAY, Gerritt. Clinical Note: Blood Sampling of Captive Sharks. *The Journal of Zoo Animal Medicine* [en ligne]. American Association of Zoo Veterinarians, 1984, Vol. 15, n° 3, p. 116-117. DOI [10.2307/20094702](https://doi.org/10.2307/20094702)

SUEIRO, María Cruz, AWRUCH, Cynthia A., IRIGOYEN, Alejo J., ARGEMI, Federico et PALACIOS, María Gabriela. Seasonality of Immunological and Health-State Parameters of Wild Broadnose Sevengill Shark, *Notorynchus cepedianus*. *Physiological and Biochemical Zoology* [en ligne]. The University of Chicago Press, Janvier 2019, Vol. 92, n° 1, p. 24-36. DOI [10.1086/700573](https://doi.org/10.1086/700573)

SULIKOWSKI, James A. et MAGINNISS, Leigh A. Effects of environmental dilution on body fluid regulation in the yellow stingray, *Urolophus jamaicensis*. *Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology* [en ligne]. 2001, Vol. 128, n° 2, p. 223-232. DOI [10.1016/S1095-6433\(00\)00304-4](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(00)00304-4)

SULIKOWSKI, James A., TREBERG, Jason R. et HOWELL, W. Hunting. Fluid Regulation and Physiological Adjustments in the Winter Skate, *Leucoraja ocellata*, Following Exposure to Reduced Environmental Salinities. *Environmental Biology of Fishes* [en ligne]. Avril 2003, Vol. 66, n° 4, p. 339-348. DOI [10.1023/A:1023918231020](https://doi.org/10.1023/A:1023918231020)

TALWAR, Brendan, BOUYOUCOS, Ian A., SHIPLEY, Oliver, RUMMER, Jodie L., MANDELMAN, John W., BROOKS, Edward J. et GRUBBS, R. Dean. Validation of a portable, waterproof blood pH analyser for elasmobranchs. *Conservation Physiology* [en ligne]. 2017, Vol. 5, n° 1. [Consulté le 5 juin 2023]. DOI [10.1093/conphys/cox012](https://doi.org/10.1093/conphys/cox012)

TAMBURRINI, Maurizio, BRANCACCIO, Andrea, IPPOLITI, Rodolfo et DI PRISCO, Guido. The amino acid sequence and oxygen-binding properties of the single hemoglobin of the cold-adapted Antarctic teleost *Gymnodraco acuticeps*. *Archives of Biochemistry and Biophysics* [en ligne]. Janvier 1992, Vol. 292, n° 1, p. 295-302. DOI [10.1016/0003-9861\(92\)90082-8](https://doi.org/10.1016/0003-9861(92)90082-8)

TENNANT, Kathleen. Cytology: don't forget the blood smear. Dans : *BSAVA Congress Proceedings 2019* [en ligne]. [S. l.] : British Small Animal Veterinary Association, 2019, p. 347-348. Disponible à l'adresse : <https://www.bsavalibrary.com/content/chapter/10.22233/9781910443699.ch46sec3>

THOMAS COUTANT, STÉPHANE LAIR, GUY FITZGERALD, CLÉMENT PERRET-THIRY, et CLAIRE VERGNEAU-GROSSET. Risk Factors and Prognosis for Humeral Fractures in Birds of Prey: A Retrospective Study of 461 Cases from 2000 to 2015. *Journal of Avian Medicine and Surgery* [en ligne]. Mai 2022, Vol. 36, n° 1, p. 2-13. DOI [10.1647/20-00093](https://doi.org/10.1647/20-00093)

THORSON, Thomas B., COWAN, C. Michael et WATSON, Donald E. Body Fluid Solutes of Juveniles and Adults of the Euryhaline Bull Shark *Carcharhinus leucas* from Freshwater and Saline Environments. *Physiological Zoology* [en ligne]. The University of Chicago Press, Janvier 1973, Vol. 46, n° 1, p. 29-42. DOI [10.1086/physzool.46.1.30152514](https://doi.org/10.1086/physzool.46.1.30152514)

THRALL, Mary Ann, WEISER, Glade, ALLISON, Robin W. et CAMPBELL, Terry W. *Veterinary hematology, clinical chemistry, and cytology*. 3^e éd. [S. l.] : Wiley Blackwell, 2022. ISBN 978-1-119-28640-0

TIERNEY, M., TAKEI, Y. et HAZON, N. The presence of angiotensin II receptors in elasmobranchs. *General and Comparative Endocrinology* [en ligne]. Janvier 1997, Vol. 105, n° 1, p. 9-17. DOI [10.1006/gcen.1996.6793](https://doi.org/10.1006/gcen.1996.6793)

- TOPIC POPOVIC, N., STRUNJAK-PEROVIC, I., COZ-RAKOVAC, R., BARISIC, J., JADAN, M., PERSIN BERAKOVIC, A. et SAUERBORN KLOBUCAR, R. Tricaine methane-sulfonate (MS-222) application in fish anaesthesia: Tricaine methane-sulfonate (MS-222) application. *Journal of Applied Ichthyology* [en ligne]. Août 2012, Vol. 28, n° 4, p. 553-564. DOI [10.1111/j.1439-0426.2012.01950.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2012.01950.x)
- TORRES, P., TORT, L., PLANAS, J. et FLOS, R. Effects of confinement stress and additional zinc treatment on some blood parameters in the dogfish *Scyliorhinus canicula*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Comparative Pharmacology* [en ligne]. Janvier 1986, Vol. 83, n° 1, p. 89-92. DOI [10.1016/0742-8413\(86\)90017-4](https://doi.org/10.1016/0742-8413(86)90017-4)
- TREBERG, Jason R. et DRIEDZIC, William R. Elevated levels of trimethylamine oxide in deep-sea fish: evidence for synthesis and intertissue physiological importance. *Journal of Experimental Zoology* [en ligne]. 2002, Vol. 293, n° 1, p. 39-45. DOI [10.1002/jez.10109](https://doi.org/10.1002/jez.10109)
- TREBERG, Jason R., SPEERS-ROESCH, Ben, PIERMARINI, Peter M., IP, Yuen K., BALLANTYNE, James S. et DRIEDZIC, William R. The accumulation of methylamine counteracting solutes in elasmobranchs with differing levels of urea: a comparison of marine and freshwater species. *Journal of Experimental Biology* [en ligne]. Mars 2006, Vol. 209, n° 5, p. 860-870. DOI [10.1242/jeb.02055](https://doi.org/10.1242/jeb.02055)
- TRISCHITTA, Francesca, FAGGIO, Caterina et TORRE, Agata. Living with high concentrations of urea: They can! *Open Journal of Animal Sciences* [en ligne]. Scientific Research Publishing, Janvier 2012, Vol. 2, n° 1, p. 32-40. DOI [10.4236/ojas.2012.21005](https://doi.org/10.4236/ojas.2012.21005)
- TRIVETT, Melanie K, WALKER, Terry I, CLEMENT, John G, HO, Pat M. W, MARTIN, T. J et DANKS, Janine A. Effects of water temperature and salinity on parathyroid hormone-related protein in the circulation and tissues of elasmobranchs. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* [en ligne]. Juin 2001, Vol. 129, n° 2, p. 327-336. 4TH International Symposium on Fish Endocrinology. DOI [10.1016/S1096-4959\(01\)00340-2](https://doi.org/10.1016/S1096-4959(01)00340-2)
- TUNNAH, Louise, MACKELLAR, Sara R. C., BARNETT, David A., MACCORMACK, Tyson J., STEHFEST, Kilian M., MORASH, Andrea J., SEMMENS, Jayson M. et CURRIE, Suzanne. Physiological responses to hypersalinity correspond to nursery ground usage in two inshore shark species (*Mustelus antarcticus* and *Galeorhinus galeus*). *Journal of Experimental Biology* [en ligne]. Juillet 2016, Vol. 219, n° 13, p. 2028-2038. DOI [10.1242/jeb.139964](https://doi.org/10.1242/jeb.139964)
- VALLS, Elisenda, NAVARRO, Joan, BARRÍA, Claudio, COLL, Marta, FERNÁNDEZ-BORRÀS, Jaume et ROTLLANT, Guiomar. Seasonal, ontogenetic and sexual changes in lipid metabolism of the small-spotted catshark (*Scyliorhinus canicula*) in deep-sea free-living conditions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* [en ligne]. Octobre 2016, Vol. 483, p. 59-63. DOI [10.1016/j.jembe.2016.07.001](https://doi.org/10.1016/j.jembe.2016.07.001)
- VELÍŠEK, Josef, STEJSKAL, Vlastimil, KOUŘIL, Jan et SVOBODOVÁ, Zdeňka. Comparison of the effects of four anaesthetics on biochemical blood profiles of perch. *Aquaculture Research* [en ligne]. 2009, Vol. 40, n° 3, p. 354-361. DOI [10.1111/j.1365-2109.2008.02102.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2008.02102.x)
- WALSH, Catherine J. et LUER, Carl A. Comparative phagocytic and pinocytic activities of leucocytes from peripheral blood and lymphomyeloid tissues of the nurse shark (*Ginglymostoma cirratum* Bonaterre) and the clearnose skate (*Raja eglanteria* Bosc). *Fish & Shellfish Immunology* [en ligne]. Avril 1998, Vol. 8, n° 3, p. 197-215. DOI [10.1006/fsim.1997.0137](https://doi.org/10.1006/fsim.1997.0137)

- WALSH, Catherine J. et LUER, Carl A. Elasmobranch Hematology: Identification of Cell Types and Practical Applications. Dans : *The Elasmobranch Husbandry Manual: captive care of sharks, rays and their relatives*. [S. l.] : Ohio biological survey, 2004, p. 307-323
- WARDLE, C. S. Non-release of lactic acid from anaerobic swimming muscle of plaice *Pleuronectes platessa* L.: a stress reaction. *The Journal of Experimental Biology* [en ligne]. Décembre 1978, Vol. 77, p. 141-155. DOI [10.1242/jeb.77.1.141](https://doi.org/10.1242/jeb.77.1.141)
- WARDLE, C. S. The Changes in Blood Glucose in *Pleuronectes Platessa* Following Capture From The Wild: A Stress Reaction. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* [en ligne]. Cambridge University Press, Août 1972, Vol. 52, n° 3, p. 635-651. DOI [10.1017/S0025315400021627](https://doi.org/10.1017/S0025315400021627)
- WARNER, M. C., DIEHL, S. A. et TOMB, A. M. Effects of dilution and temperature of analysis on blood serum values in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Journal of Fish Biology* [en ligne]. 1978, Vol. 13, n° 3, p. 315-319. DOI [10.1111/j.1095-8649.1978.tb03439.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1978.tb03439.x)
- WATSON, R. R. et DICKSON, K. A. Enzyme activities support the use of liver lipid-derived ketone bodies as aerobic fuels in muscle tissues of active sharks. *Physiological and biochemical zoology: PBZ* [en ligne]. 2001, Vol. 74, n° 2, p. 273-282. DOI [10.1086/319667](https://doi.org/10.1086/319667)
- WELLS, R. M. G, MCINTYRE, R. H, MORGAN, A. K et DAVIE, P. S. Physiological stress responses in big gamefish after capture: Observations on plasma chemistry and blood factors. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* [en ligne]. Janvier 1986, Vol. 84, n° 3, p. 565-571. DOI [10.1016/0300-9629\(86\)90366-X](https://doi.org/10.1016/0300-9629(86)90366-X)
- WELLS, R.M.G. et DAVIE, P.S. Oxygen binding by the blood and hematological effects of capture stress in two big gamefish: Mako shark and striped marlin. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* [en ligne]. Janvier 1985, Vol. 81, n° 3, p. 643-646. DOI [10.1016/0300-9629\(85\)91041-2](https://doi.org/10.1016/0300-9629(85)91041-2)
- WILLIAMSON, Michael J., DUDGEON, Christine et SLADE, Robert. Tonic immobility in the zebra shark, *Stegostoma fasciatum*, and its use for capture methodology. *Environmental Biology of Fishes* [en ligne]. Mai 2018, Vol. 101, n° 5, p. 741-748. DOI [10.1007/s10641-018-0734-2](https://doi.org/10.1007/s10641-018-0734-2)
- WOOD, Chris M., KAJIMURA, Makiko, MOMMSEN, Thomas P. et WALSH, Patrick J. Alkaline tide and nitrogen conservation after feeding in an elasmobranch (*Squalus acanthias*). *Journal of Experimental Biology* [en ligne]. Juillet 2005, Vol. 208, n° 14, p. 2693-2705. DOI [10.1242/jeb.01678](https://doi.org/10.1242/jeb.01678)
- WOOD, Chris M., MCMAHON, B. R. et MCDONALD, D. G. AN ANALYSIS OF CHANGES IN BLOOD pH FOLLOWING EXHAUSTING ACTIVITY IN THE STARRY FLOUNDER, *PLATICHTHYS STELLATUS*. *Journal of Experimental Biology* [en ligne]. Août 1977, Vol. 69, n° 1, p. 173-186. DOI [10.1242/jeb.69.1.173](https://doi.org/10.1242/jeb.69.1.173)
- WOOD, Chris. M., PÄRT, Peter et WRIGHT, Patricia A. Ammonia and Urea Metabolism in Relation to Gill Function and Acid-Base Balance in A Marine Elasmobranch, the Spiny Dogfish (*Squalus Acanthias*). *Journal of Experimental Biology* [en ligne]. Juillet 1995, Vol. 198, n° 7, p. 1545-1558. DOI [10.1242/jeb.198.7.1545](https://doi.org/10.1242/jeb.198.7.1545)
- WOOD, Chris M., WALSH, Patrick J., KAJIMURA, Makiko, MCCLELLAND, Grant B. et CHEW, Shit F. The influence of feeding and fasting on plasma metabolites in the dogfish shark (*Squalus acanthias*). *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A, Molecular & Integrative Physiology* [en ligne]. Avril 2010, Vol. 155, n° 4, p. 435-444. DOI [10.1016/j.cbpa.2009.09.006](https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2009.09.006)

- WOODHEAD, A. D. Thyroid activity in the ovo-viviparous elasmobranch *Squalus acanthias*. *Journal of Zoology* [en ligne]. 1966, Vol. 148, n° 2, p. 238-275. DOI [10.1111/j.1469-7998.1966.tb02950.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1966.tb02950.x)
- WOSNICK, Natascha, NIELLA, Yuri, HAMMERSCHLAG, Neil, CHAVES, Ana Paula, HAUSER-DAVIS, Rachel Ann, DA ROCHA, Rafael Christian Chávez, JORGE, Marianna Basso, DE OLIVEIRA, Rayone Wesly Santos et NUNES, Jorge Luiz Silva. Negative metal bioaccumulation impacts on systemic shark health and homeostatic balance. *Marine Pollution Bulletin* [en ligne]. Juillet 2021, Vol. 168, p. 112398. DOI [10.1016/j.marpolbul.2021.112398](https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2021.112398)
- YANCEY, P. H. et SOMERO, G. N. Counteraction of urea destabilization of protein structure by methylamine osmoregulatory compounds of elasmobranch fishes. *The Biochemical Journal* [en ligne]. Novembre 1979, Vol. 183, n° 2, p. 317-323. DOI [10.1042/bj1830317](https://doi.org/10.1042/bj1830317)
- ZADUNAISKY, J. A. Gill Chloride Cells Activation by Plasma Osmolarity. Dans : HAZON, Neil, EDDY, F. Brian et FLIK, Gert (dir.), *Ionic Regulation in Animals: A Tribute to Professor W.T.W.Potts* [en ligne]. Berlin, Heidelberg : Springer, 1997, p. 87-105. ISBN 978-3-642-60415-7. DOI [10.1007/978-3-642-60415-7_6](https://doi.org/10.1007/978-3-642-60415-7_6)
- ZAMMIT, V. A. et NEWSHOLME, E. A. Activities of enzymes of fat and ketone-body metabolism and effects of starvation on blood concentrations of glucose and fat fuels in teleost and elasmobranch fish. *The Biochemical Journal* [en ligne]. Novembre 1979, Vol. 184, n° 2, p. 313-322. DOI [10.1042/bj1840313](https://doi.org/10.1042/bj1840313)
- ZAPATA, A. Splenic Erythropoiesis and Thrombopoiesis in Elasmobranchs: An Ultrastructural Study. *Acta Zoologica* [en ligne]. 1980, Vol. 61, n° 1, p. 59-64. DOI [10.1111/j.1463-6395.1980.tb01291.x](https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.1980.tb01291.x)
- ZAPATA, A. Ultrastructure of elasmobranch lymphoid tissue. 1. Thymus and spleen. *Developmental & Comparative Immunology* [en ligne]. Janvier 1980, Vol. 4, p. 459-471. DOI [10.1016/S0145-305X\(80\)80048-6](https://doi.org/10.1016/S0145-305X(80)80048-6)
- ZAPATA, A. et CARRATO, A. Ultrastructure of Elasmobranch and Teleost Erythrocytes. *Acta Zoologica* [en ligne]. 1981, Vol. 62, n° 2, p. 129-135. DOI [10.1111/j.1463-6395.1981.tb00621.x](https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.1981.tb00621.x)

ANNEXE 1 : STATISTIQUES BIOCHIMIQUES

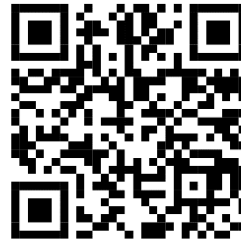
Scannez chaque QR-code afin de visualiser les statistiques conduites par paramètre et par espèce.



T. semifasciata



S. tigrinum



S. stellaris



S. canicula



R. undulata



R. montagui



P. motoro



H. ocellatum



M. aquila



H. francisci



G. cemiculus



R. clavata



M. asterias

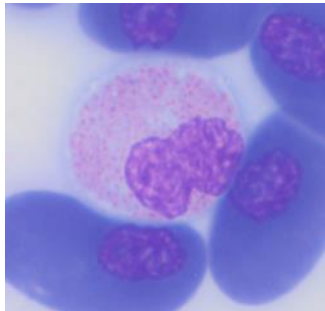
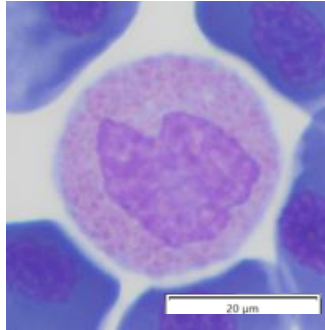


M. hypostoma

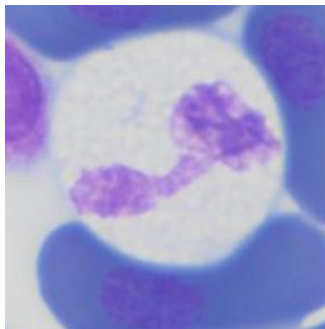
ANNEXE 2 : ATLAS HEMATOLOGIQUE

Scyliorhinus canicula

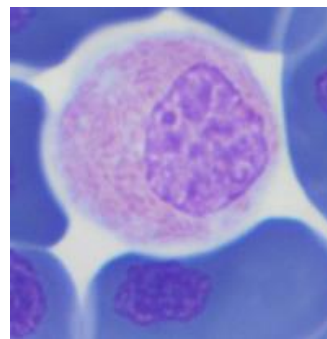
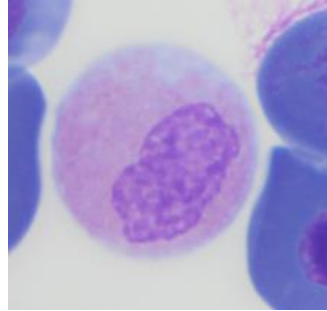
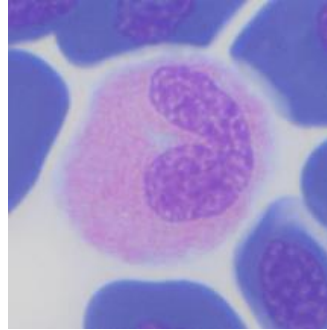
Eosinophile
Type 1



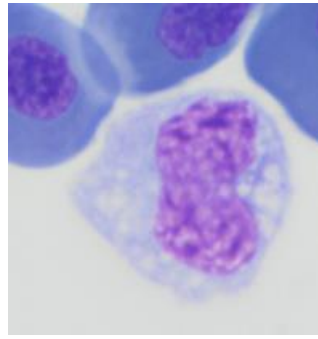
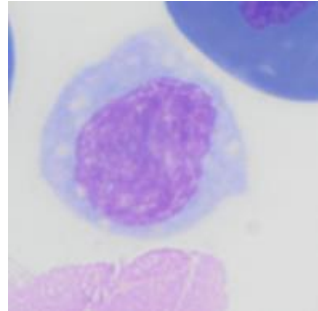
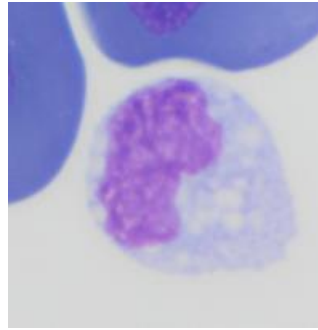
Eosinophile
Type 2



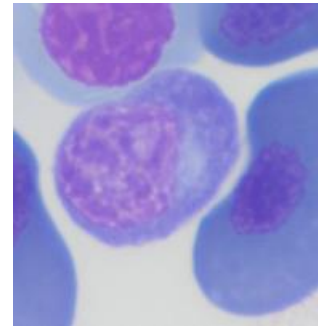
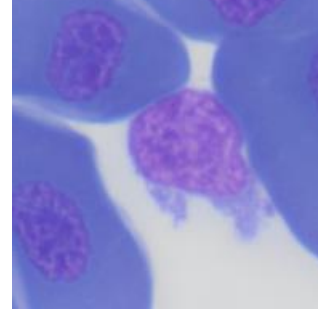
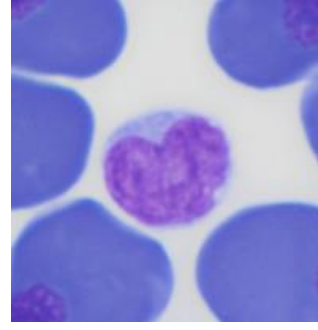
Hétérophile



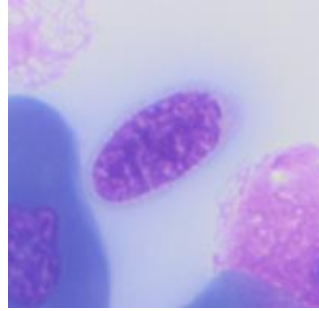
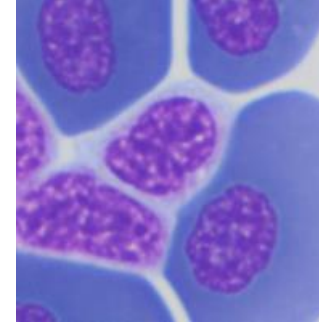
Monocyte



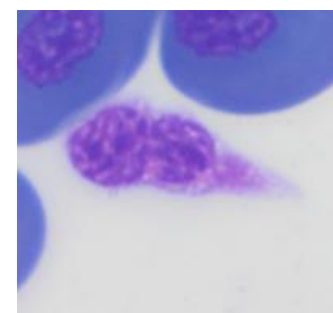
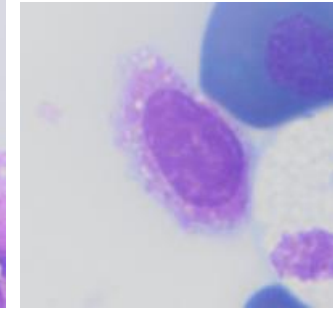
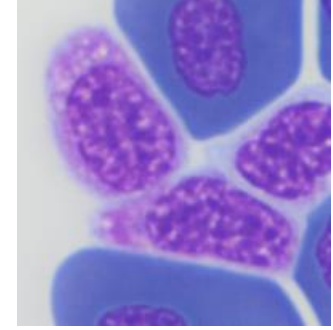
Lymphocyte
Plasmocyte



Thrombocyte

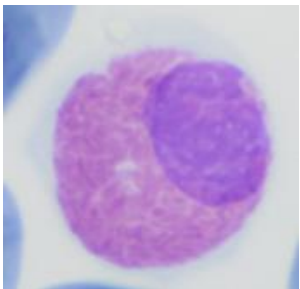
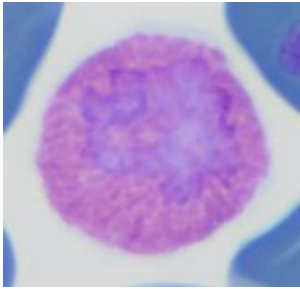
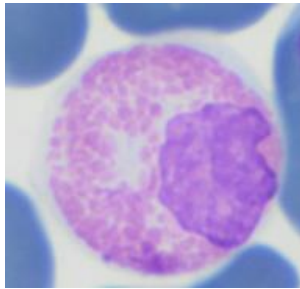
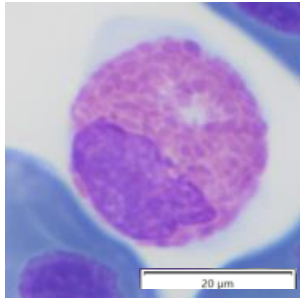


Thrombocyte
granulé

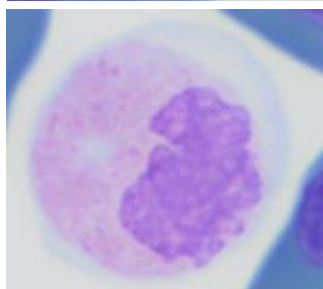
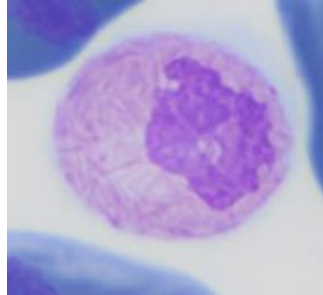
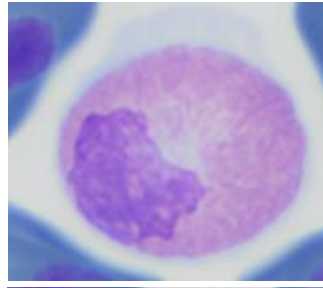
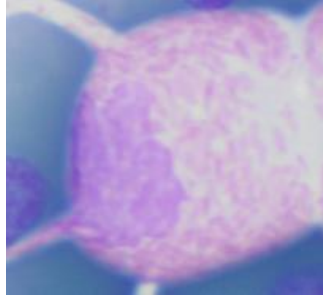


Scyliorhinus stellaris

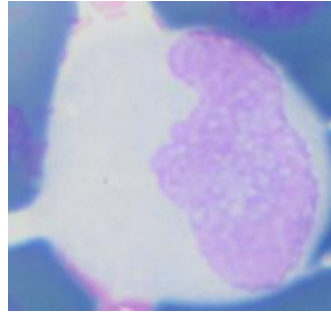
Eosinophile



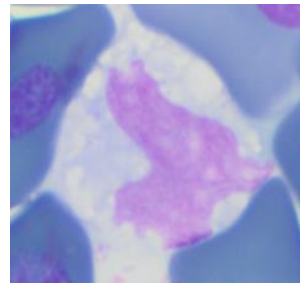
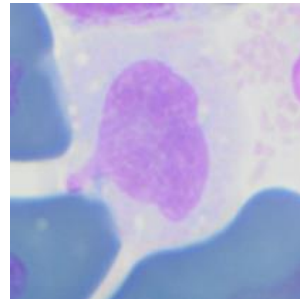
Hétérophile



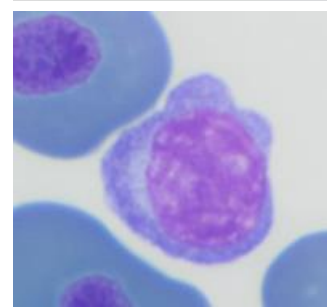
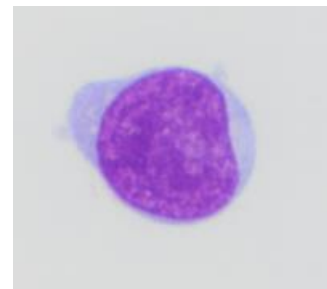
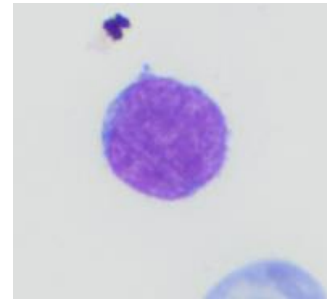
Neutrophile



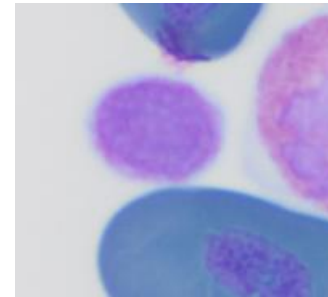
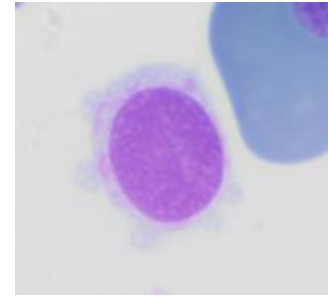
Monocyte



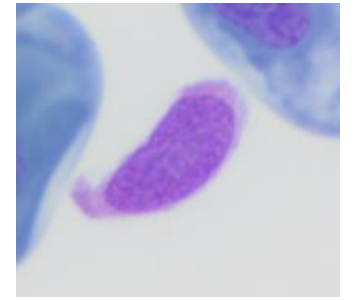
Lymphocyte
Plasmocyte



Thrombocyte

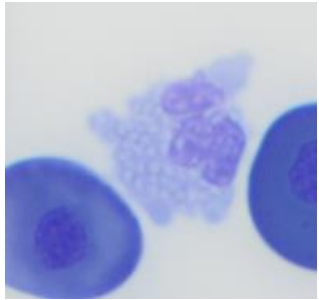
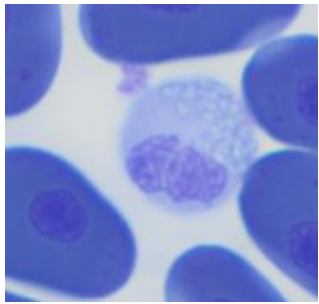
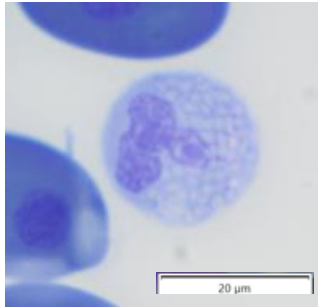


Thrombocyte
granulé

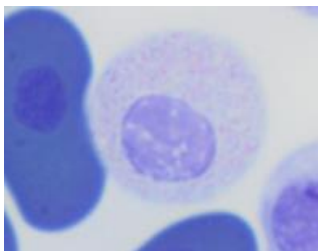
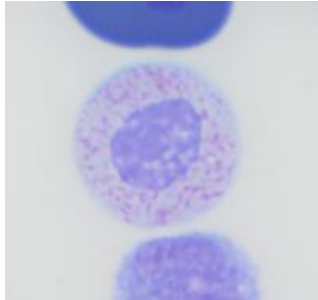
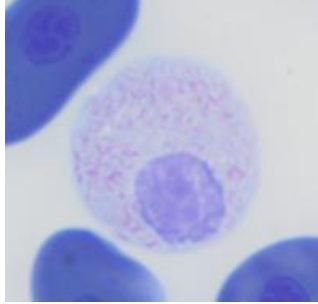
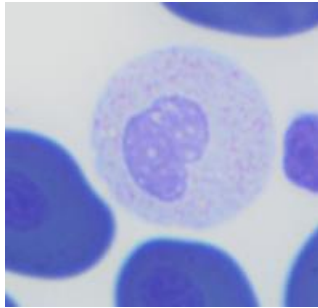


Carcharhinus plumbeus

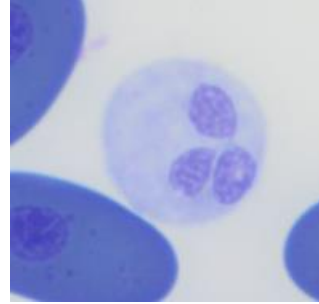
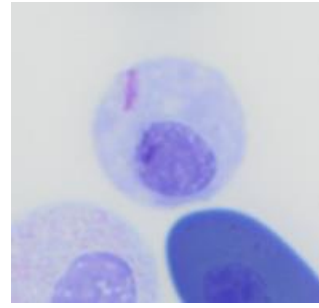
Eosinophile



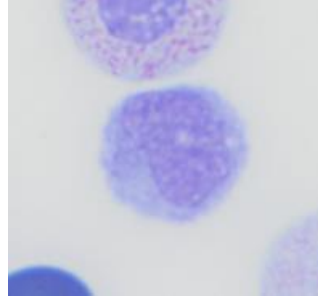
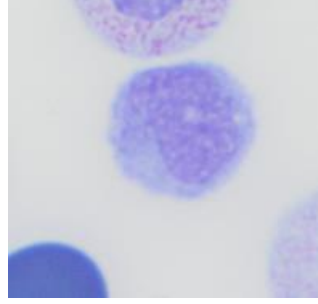
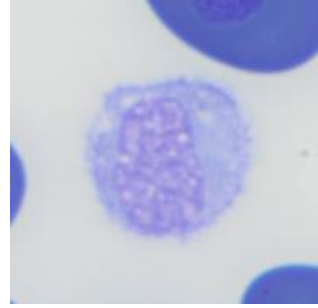
Hétérophile



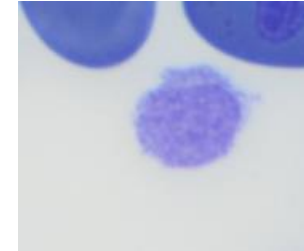
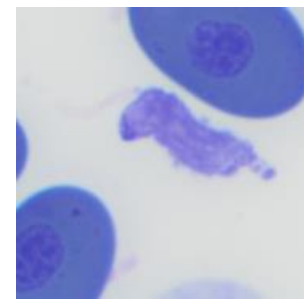
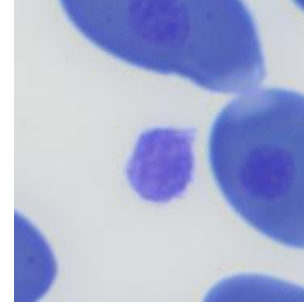
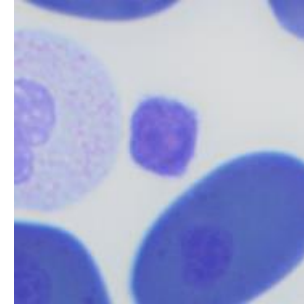
Neutrophile



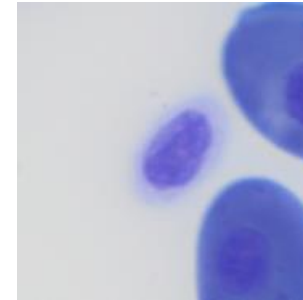
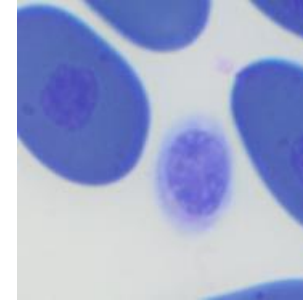
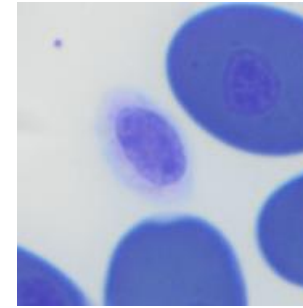
Monocyte



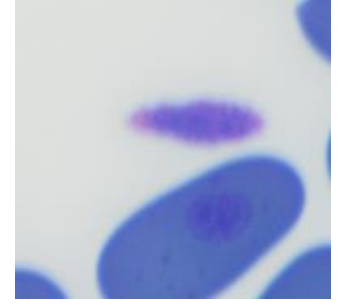
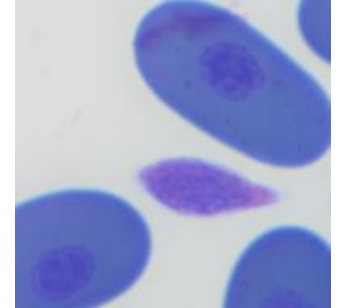
Lymphocyte



Thrombocyte



Thrombocyte
granulé



Carcharhinus melanopterus

Eosinophile

Hétérophile

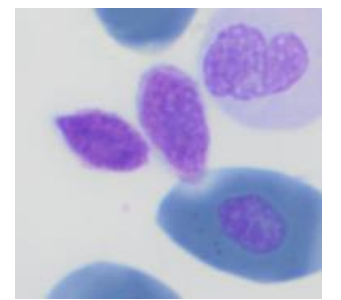
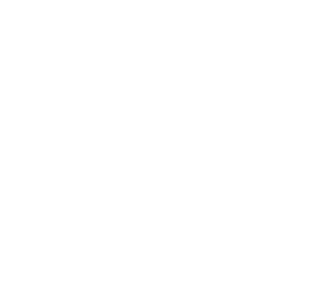
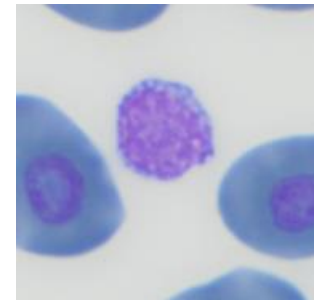
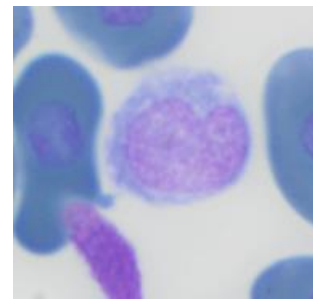
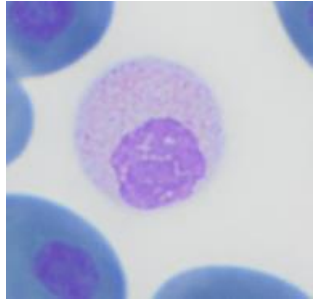
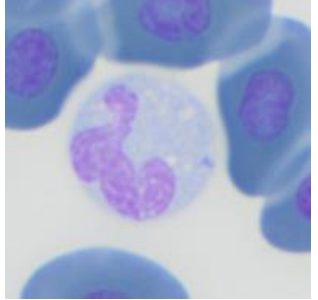
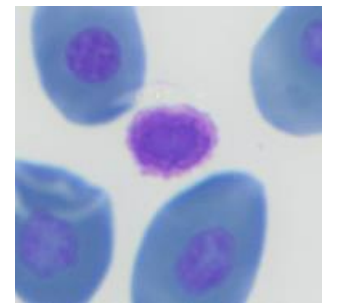
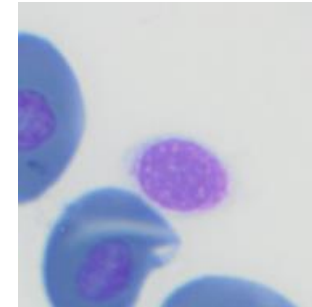
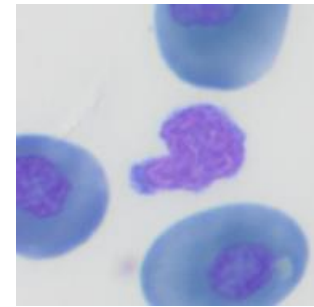
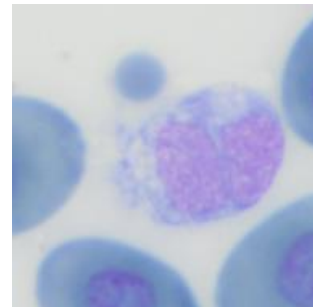
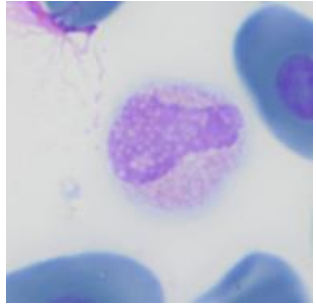
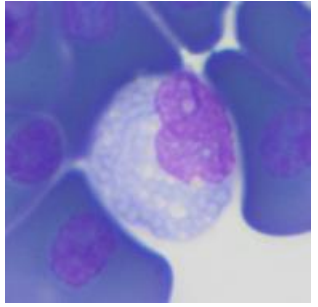
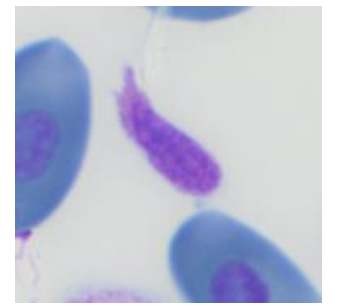
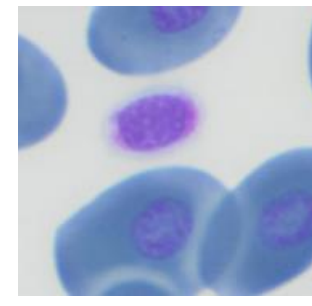
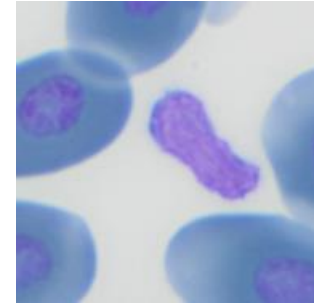
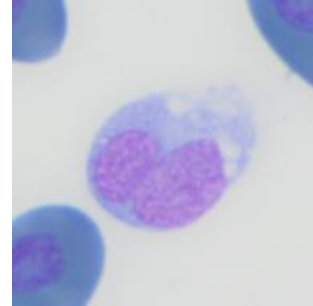
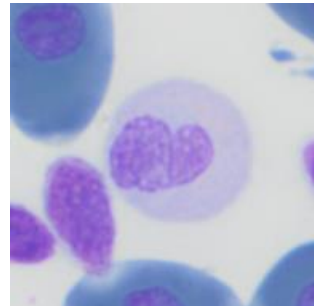
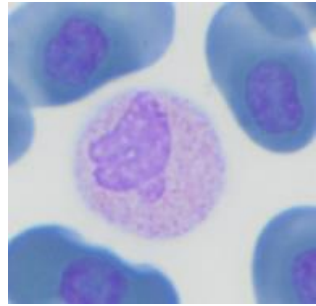
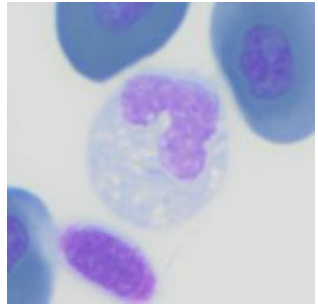
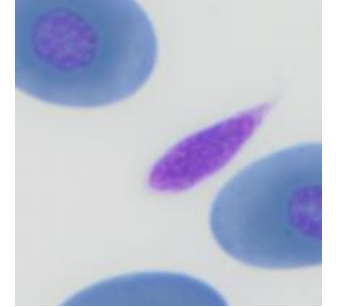
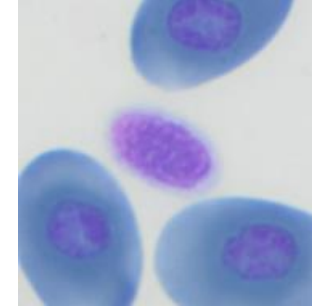
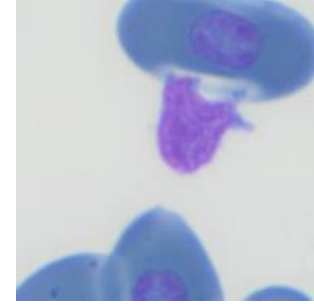
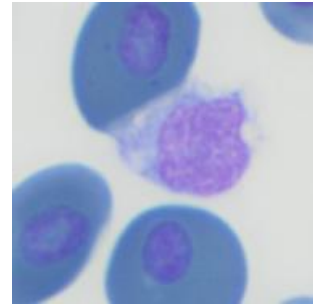
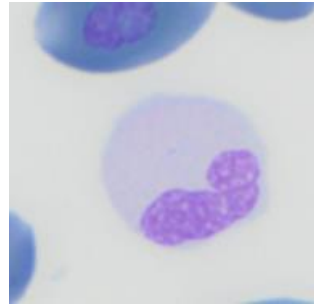
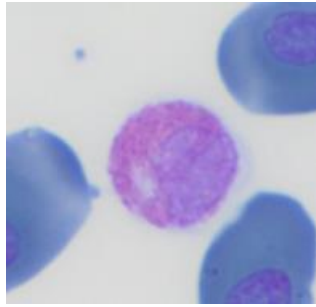
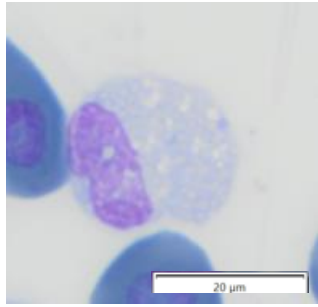
Neutrophile

Monocyte

Lymphocyte

Thrombocyte

Thrombocyte
granulé



Triakis semifasciata

Eosinophile

Hétérophile

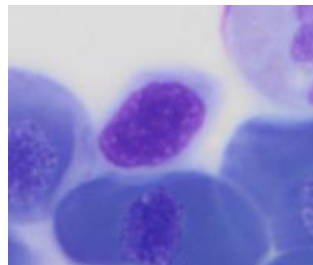
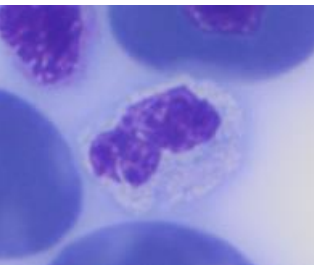
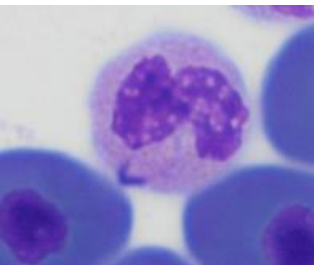
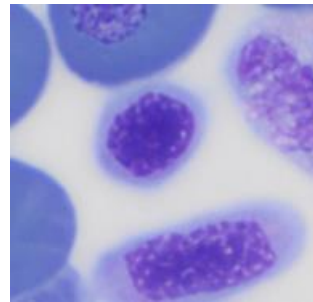
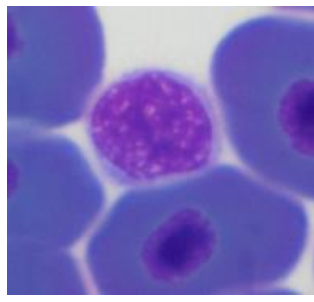
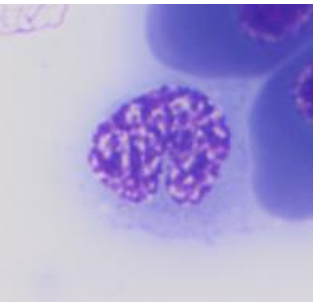
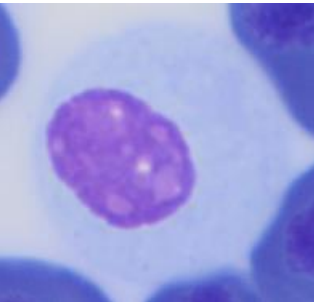
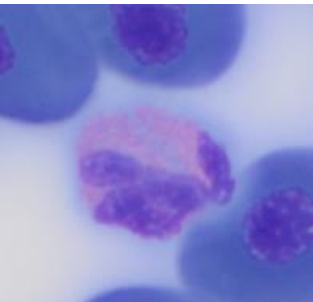
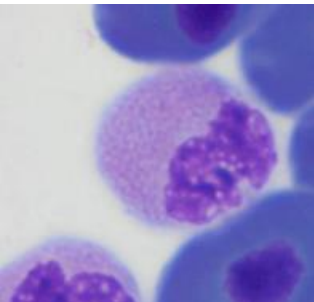
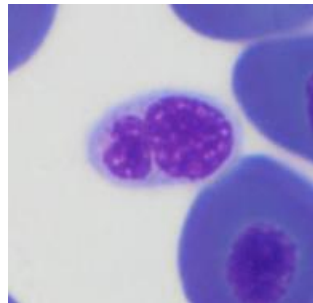
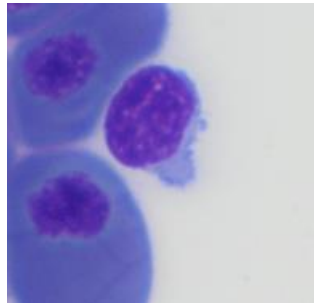
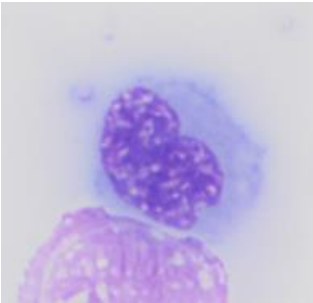
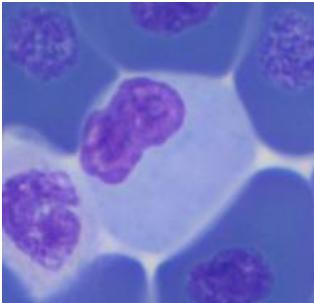
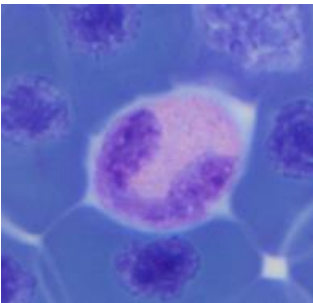
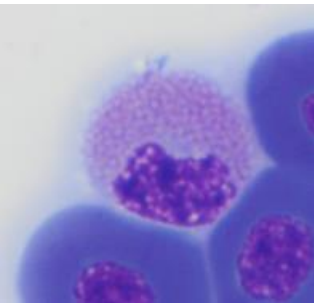
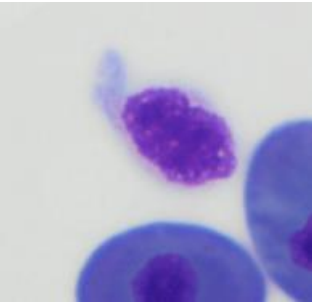
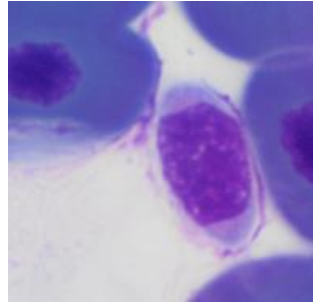
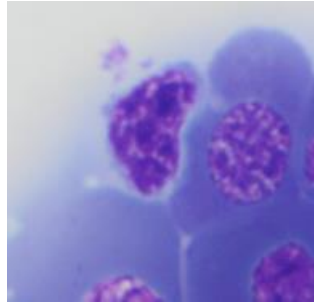
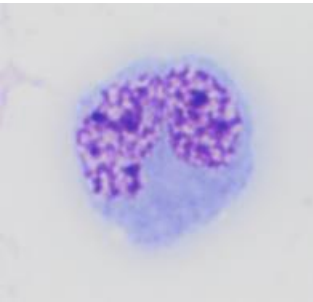
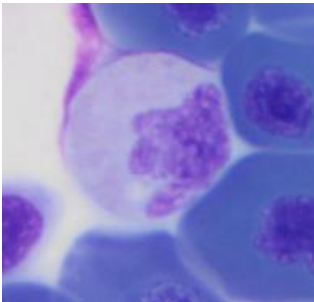
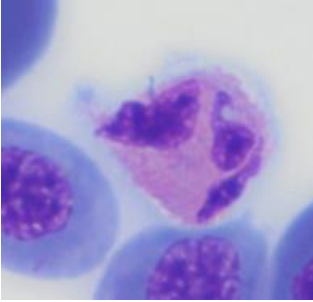
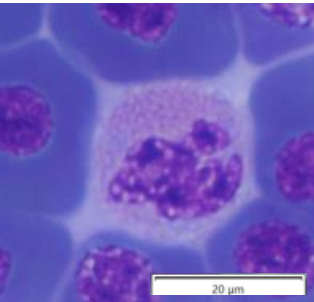
Neutrophile

Monocyte

Lymphocyte

Thrombocyte

Thrombocyte
granulé



Mustelus asterias

Eosinophile

Hétérophile

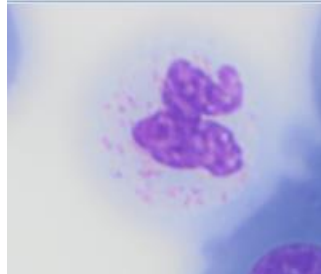
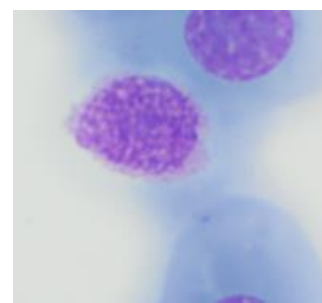
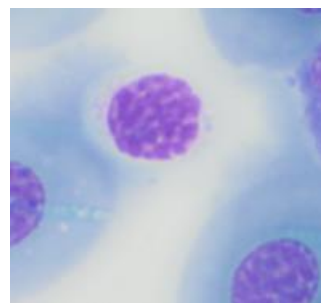
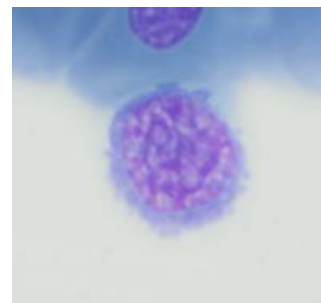
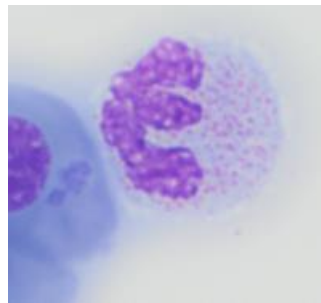
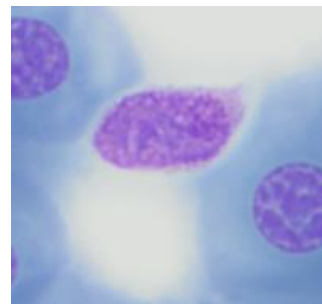
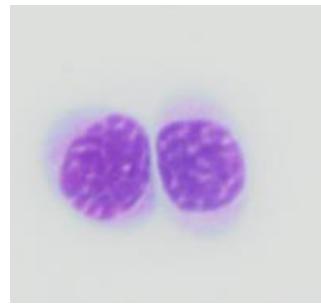
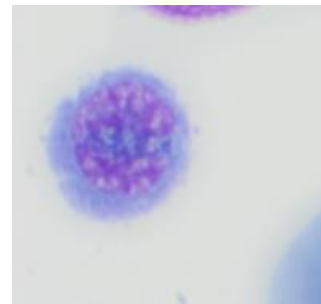
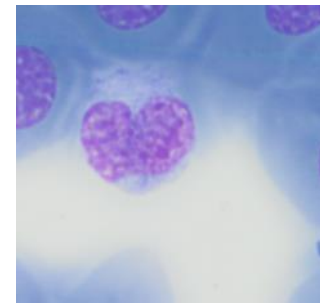
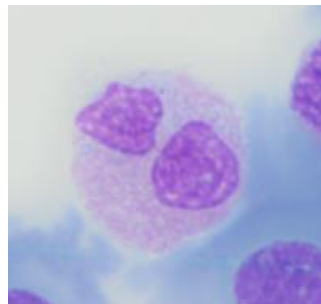
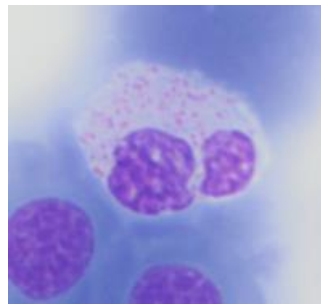
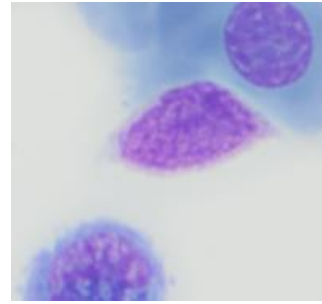
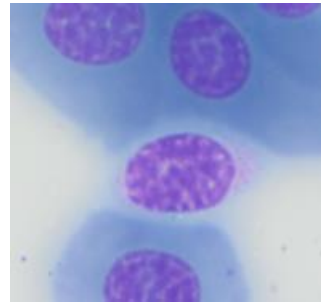
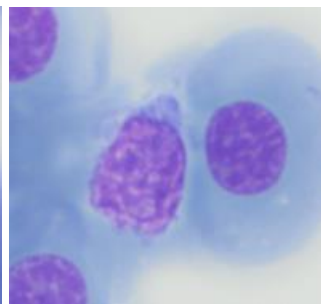
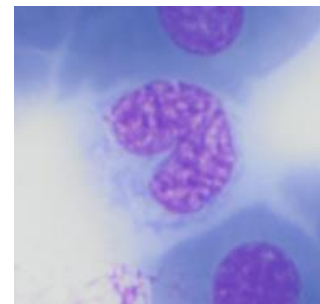
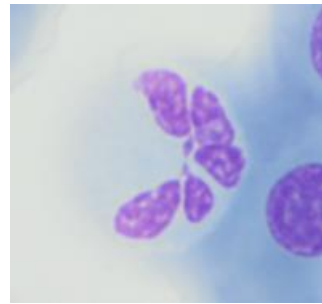
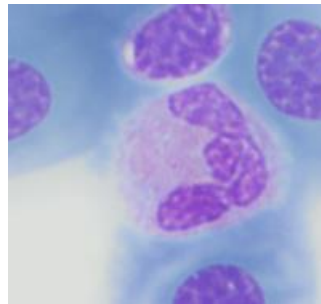
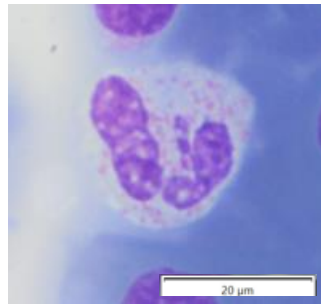
Neutrophile

Monocyte

Lymphocyte

Thrombocyte

Thrombocyte
granulé



Orectolobus hutchinsi

Eosinophile

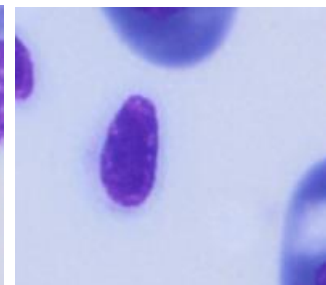
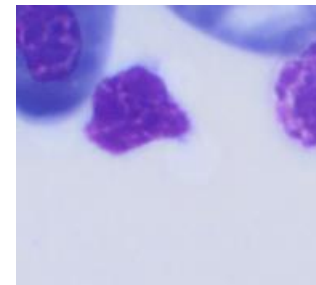
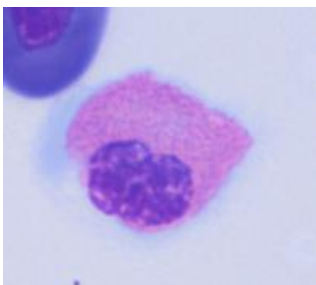
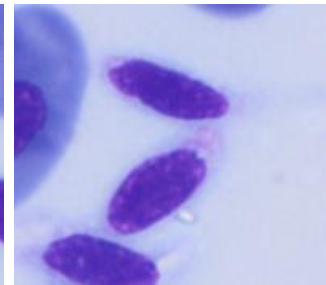
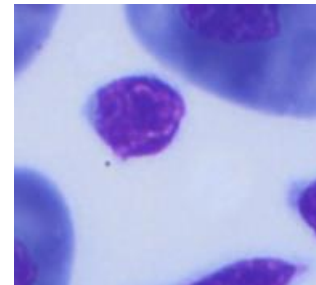
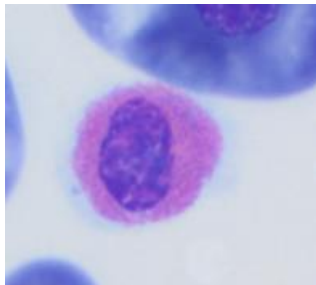
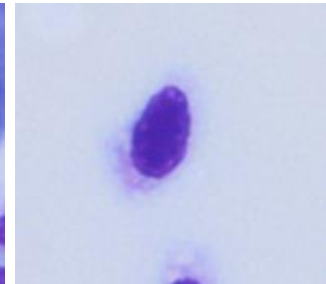
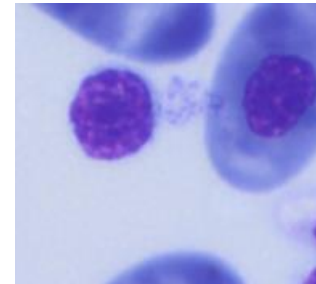
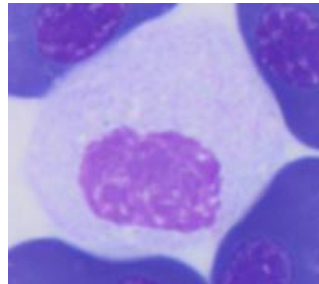
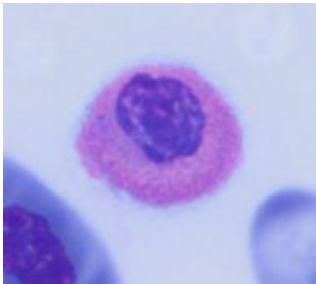
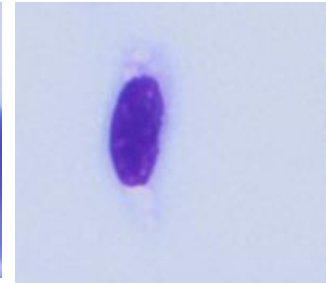
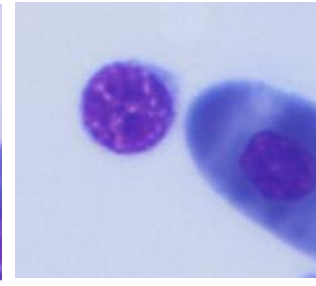
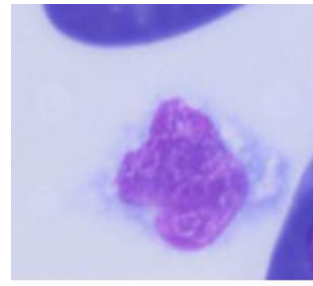
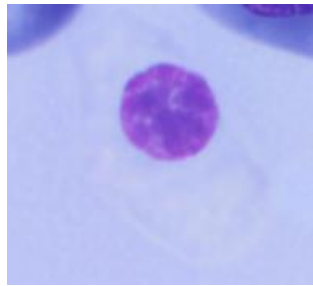
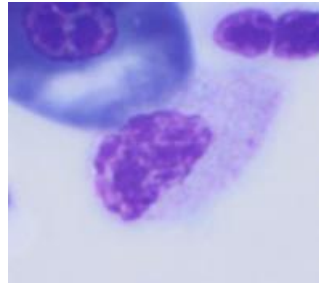
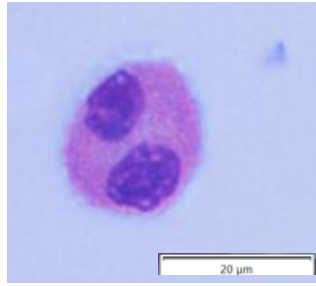
Hétérophile

Neutrophile

Monocyte

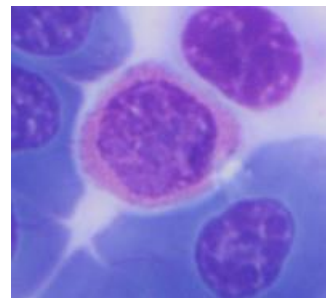
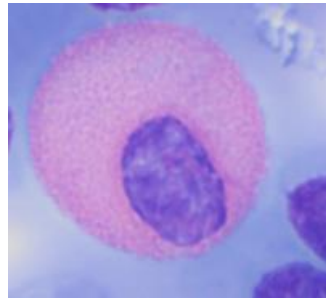
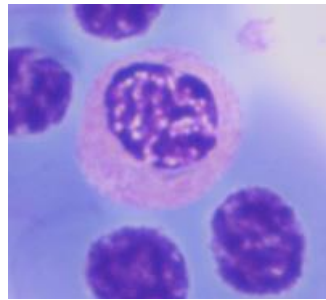
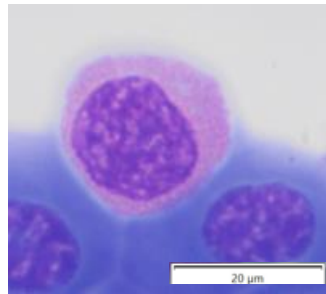
Lymphocyte

Thrombocyte

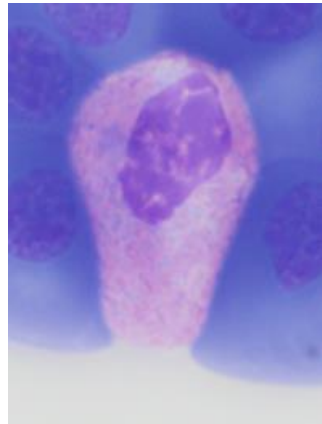


Heterodontus francisci

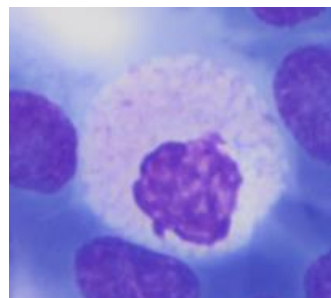
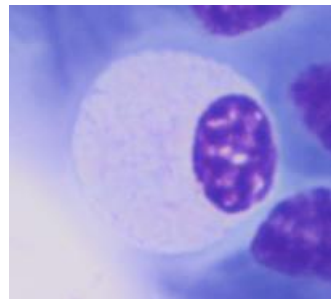
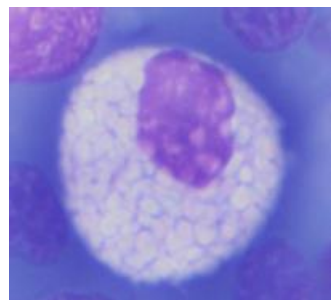
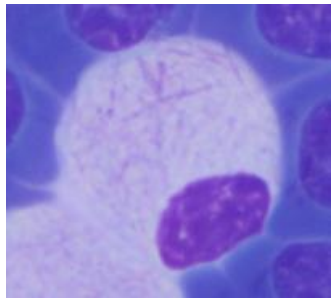
Eosinophile



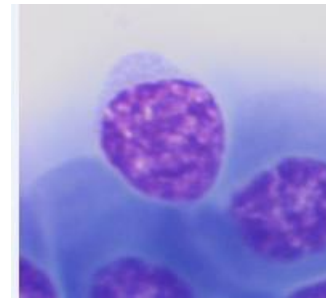
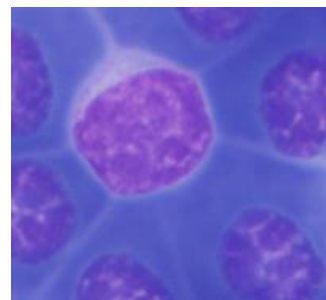
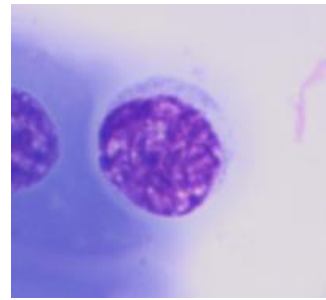
Hétérophile



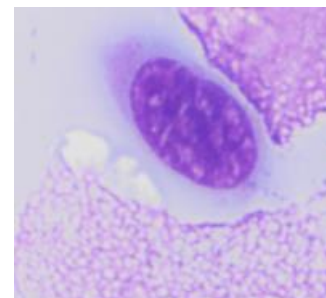
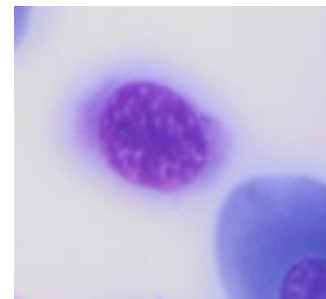
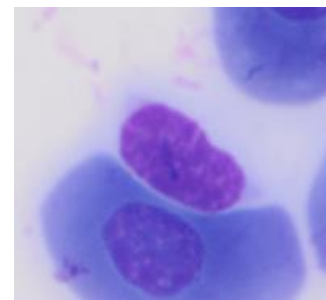
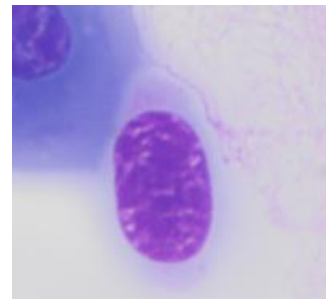
Neutrophile



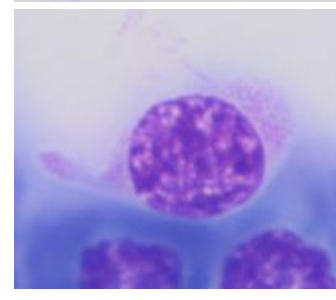
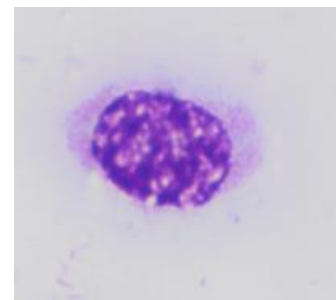
Lymphocyte



Thrombocyte



Thrombocyte
granulé



Raja clavata

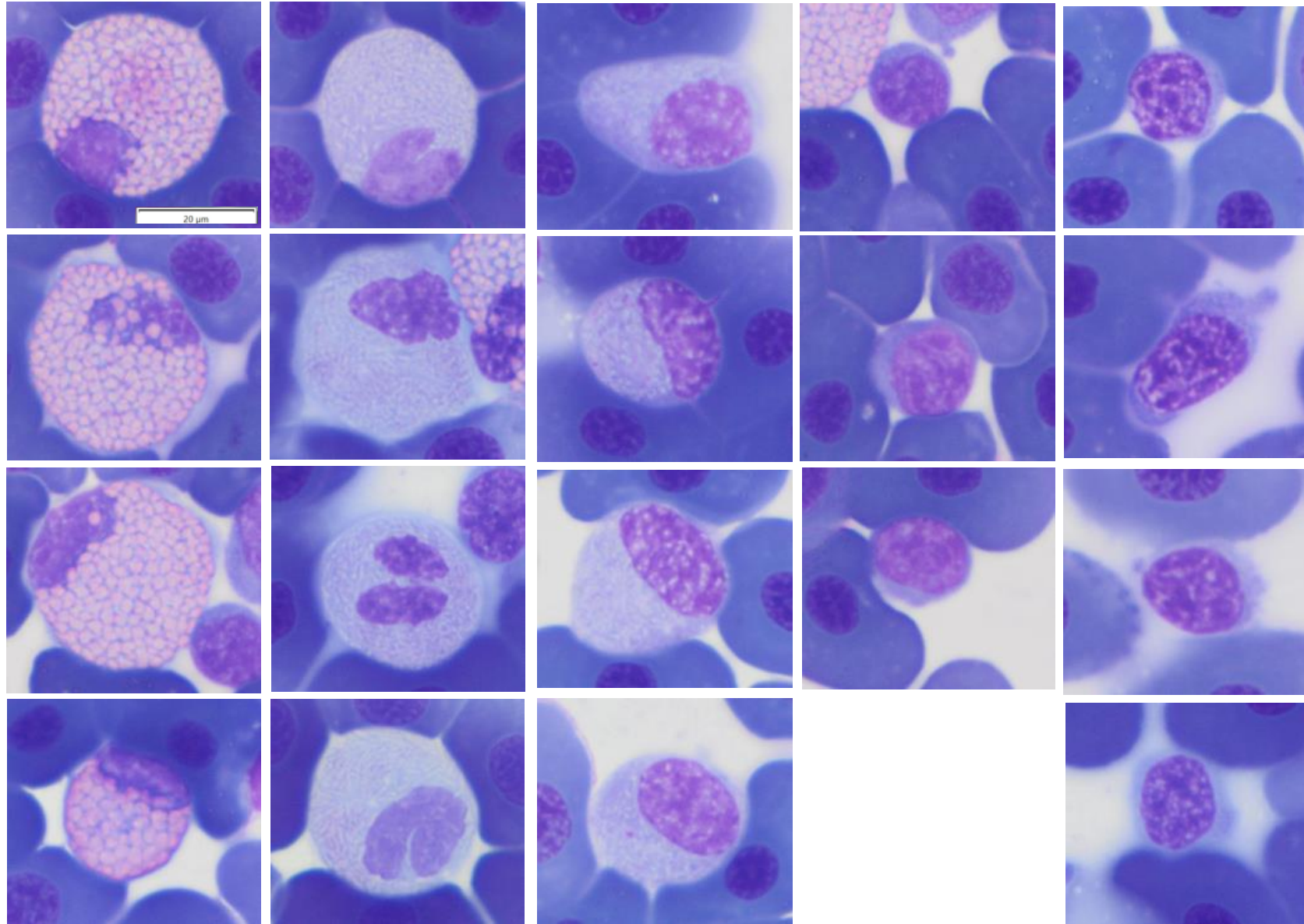
Eosinophile

Hétérophile

Monocyte

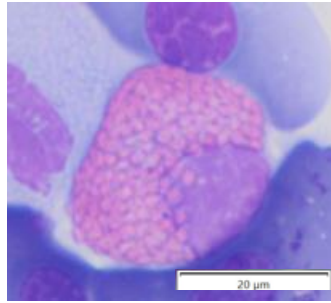
Lymphocyte

Thrombocyte

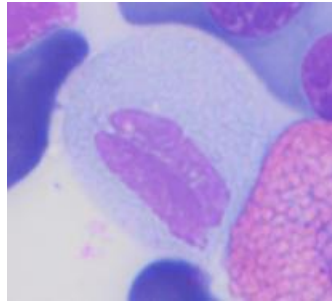


Raja montagui

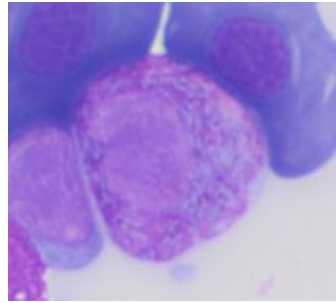
Eosinophile



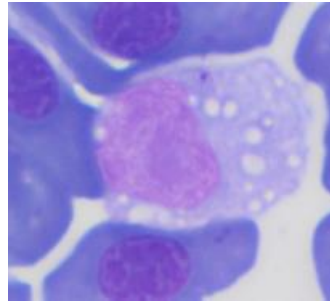
Hétérophile



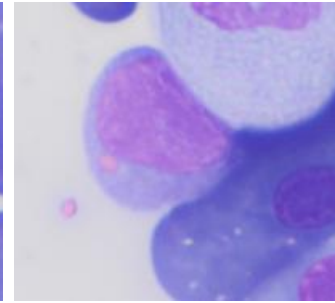
Basophile



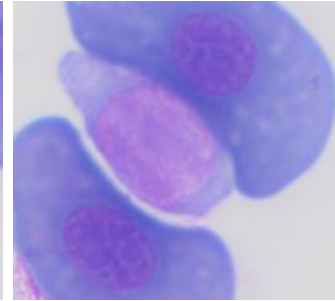
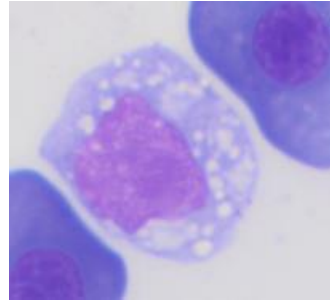
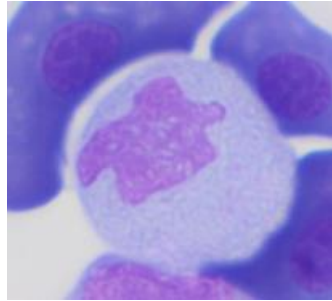
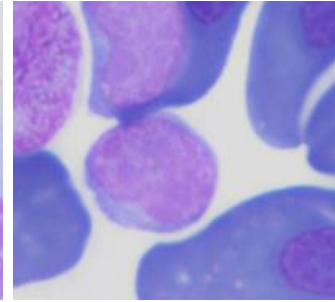
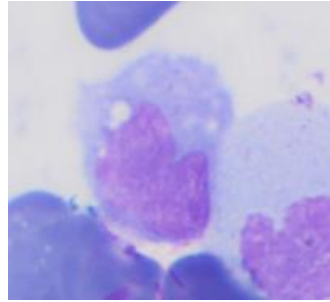
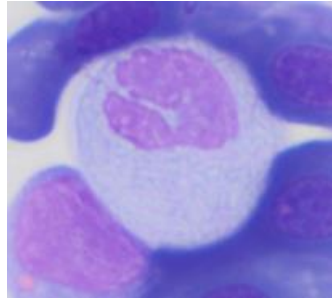
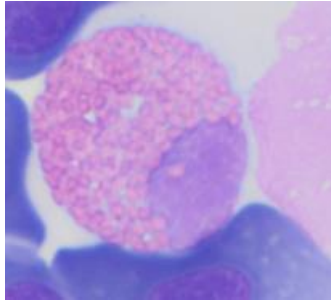
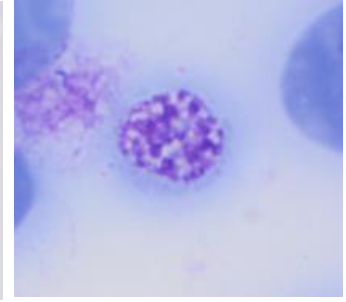
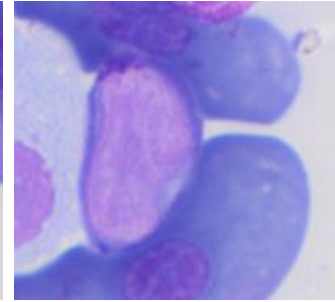
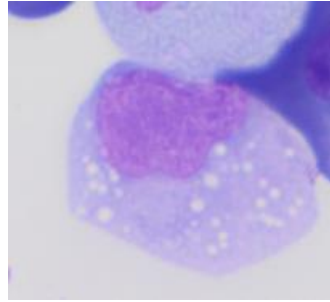
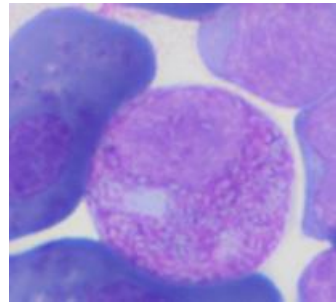
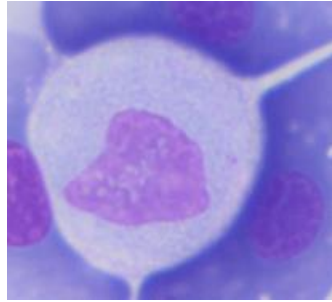
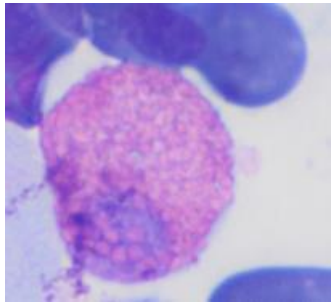
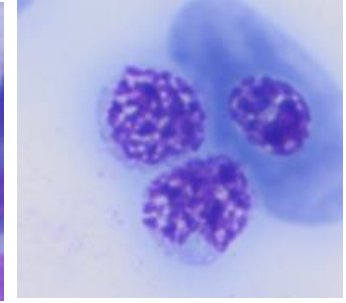
Monocyte



Lymphocyte



Thrombocyte



Aetobatus ocellatus

Eosinophile

Hétérophile

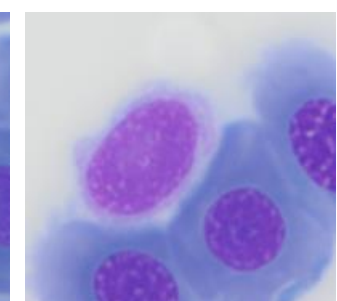
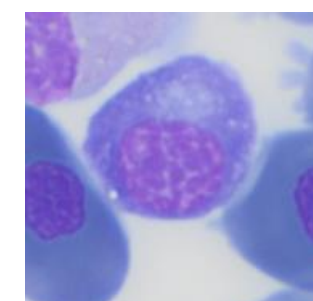
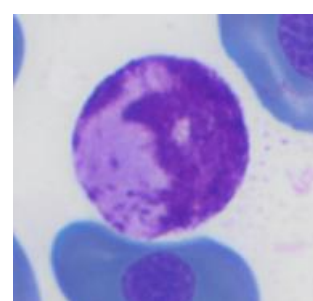
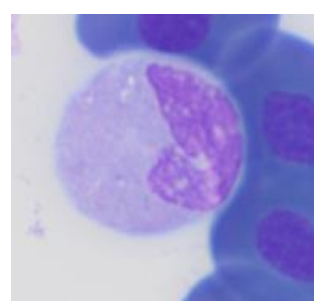
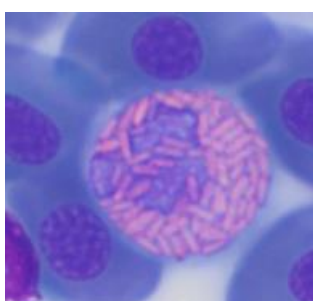
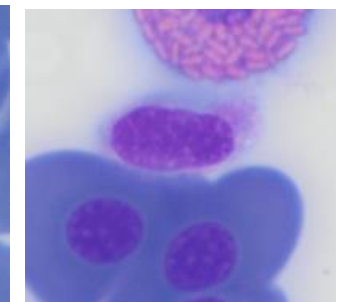
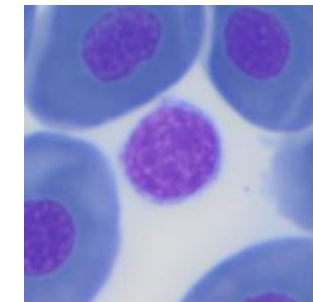
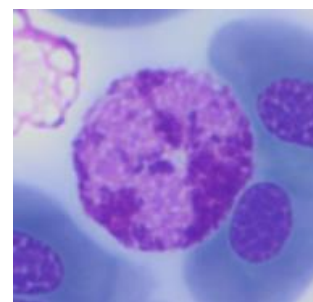
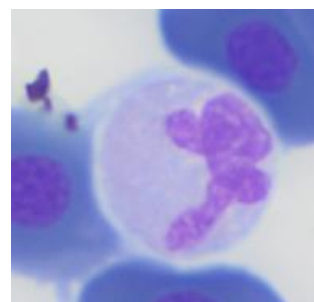
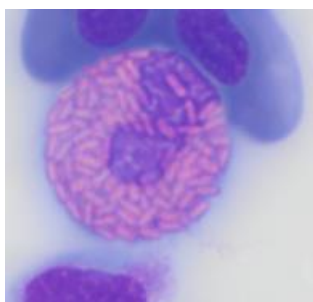
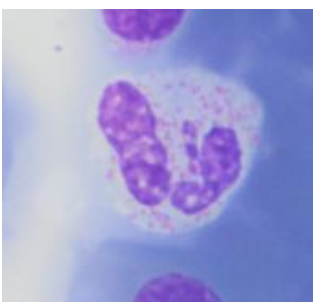
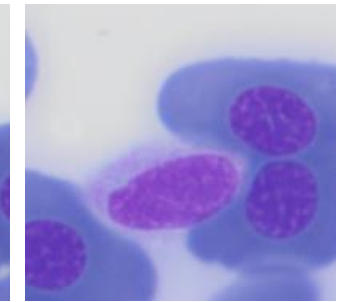
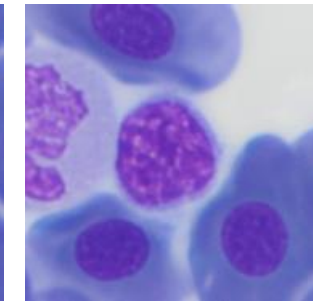
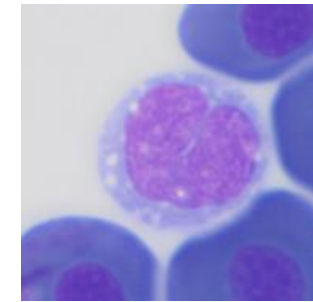
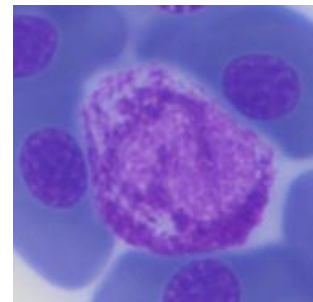
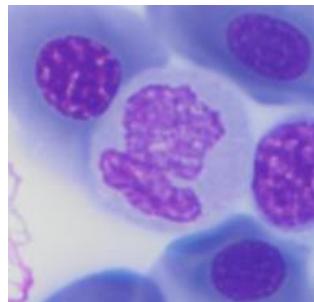
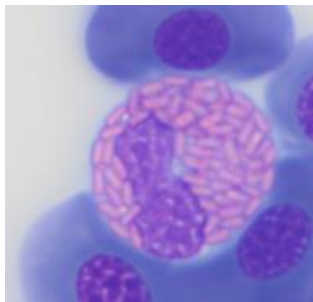
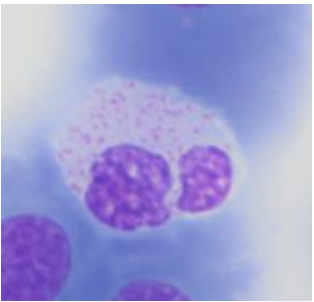
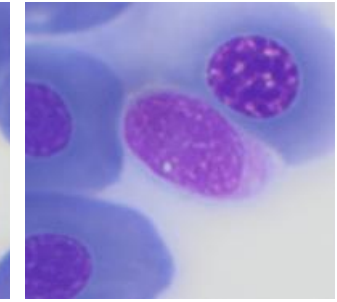
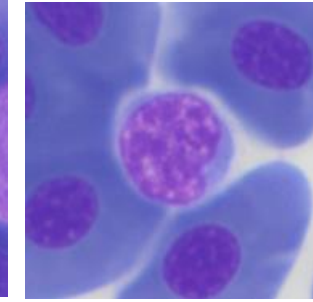
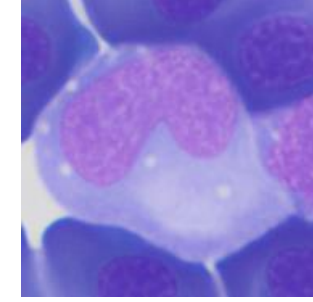
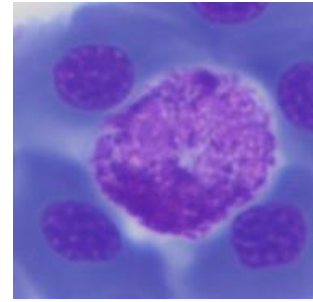
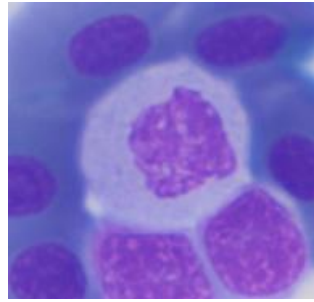
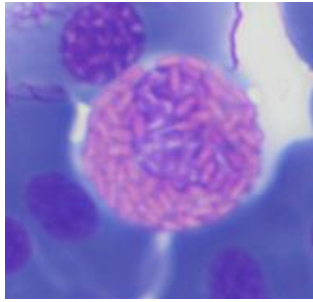
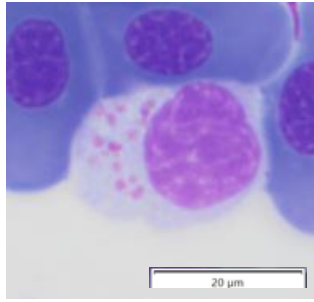
Neutrophile

Basophile

Monocyte

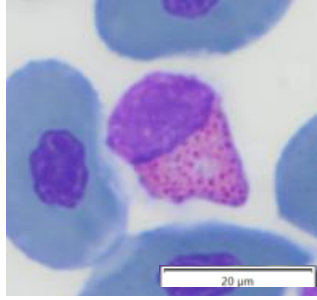
Lymphocyte
Plasmocyte

Thrombocyte

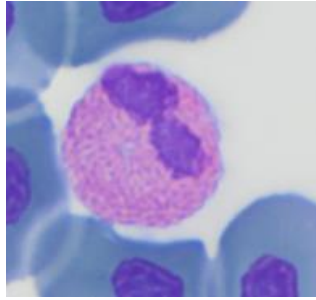


Myliobatis aquila

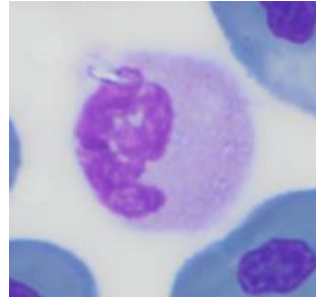
Eosinophile



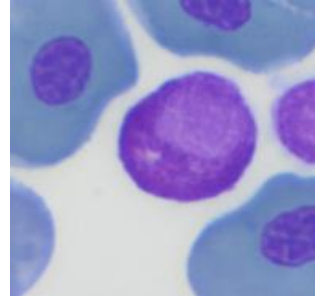
Hétérophile



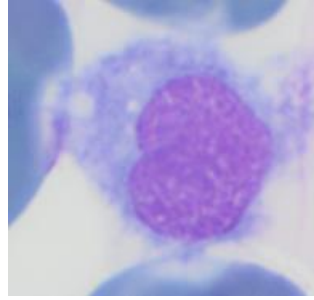
Neutrophile



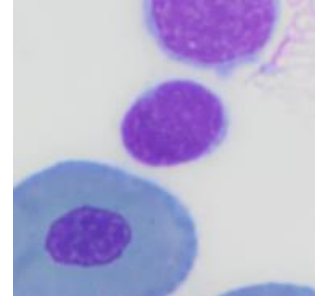
Basophile



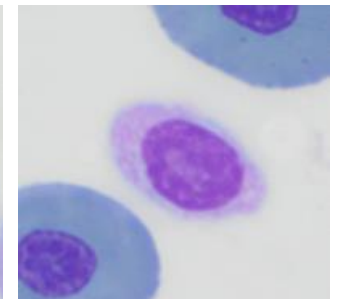
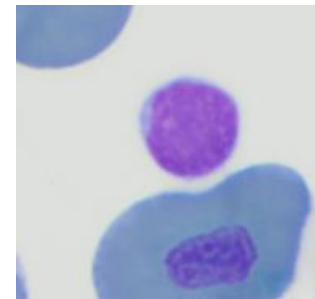
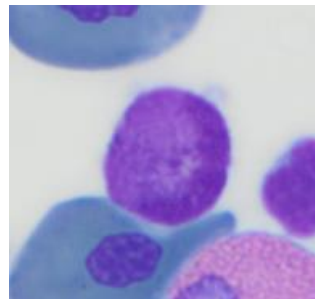
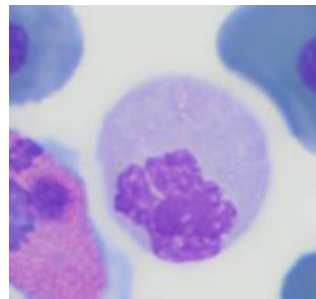
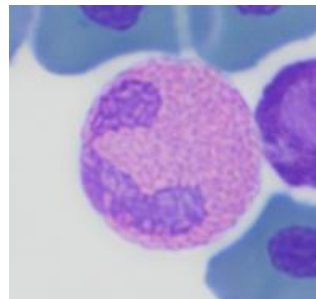
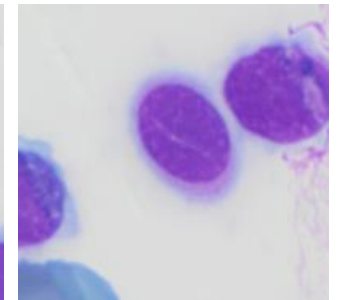
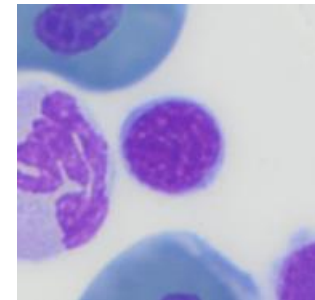
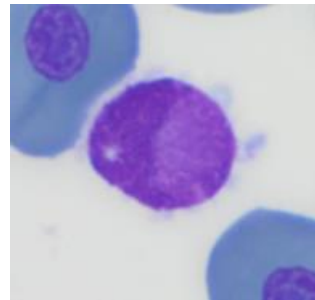
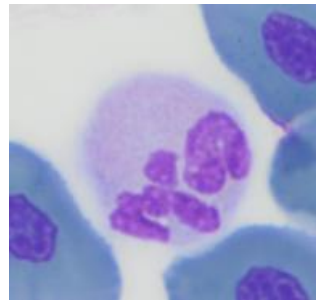
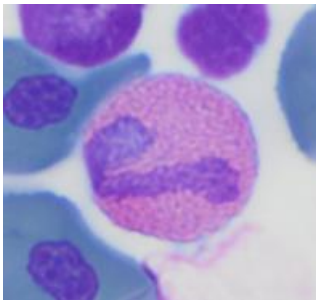
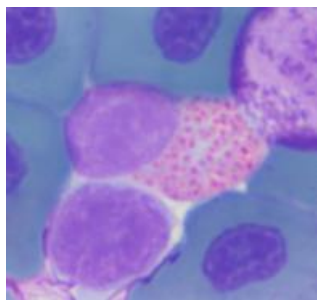
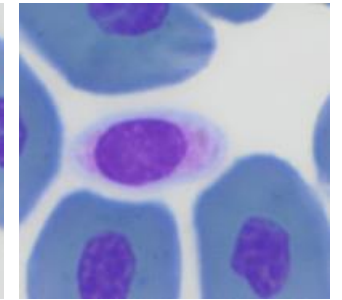
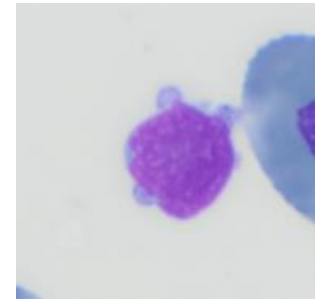
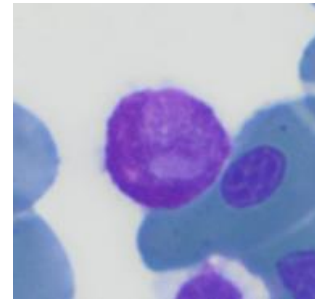
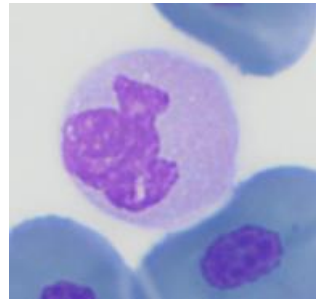
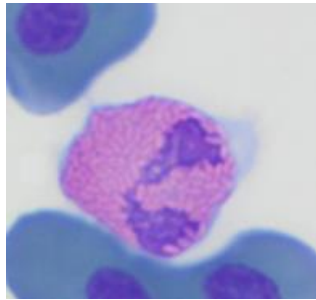
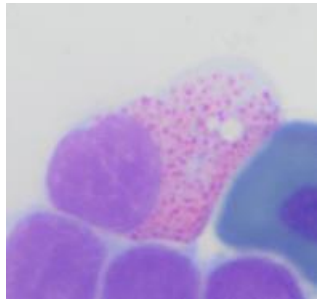
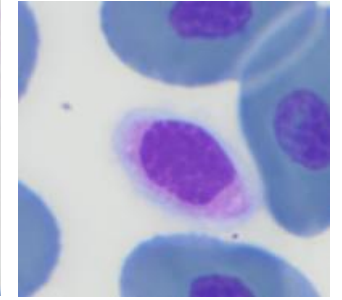
Monocyte



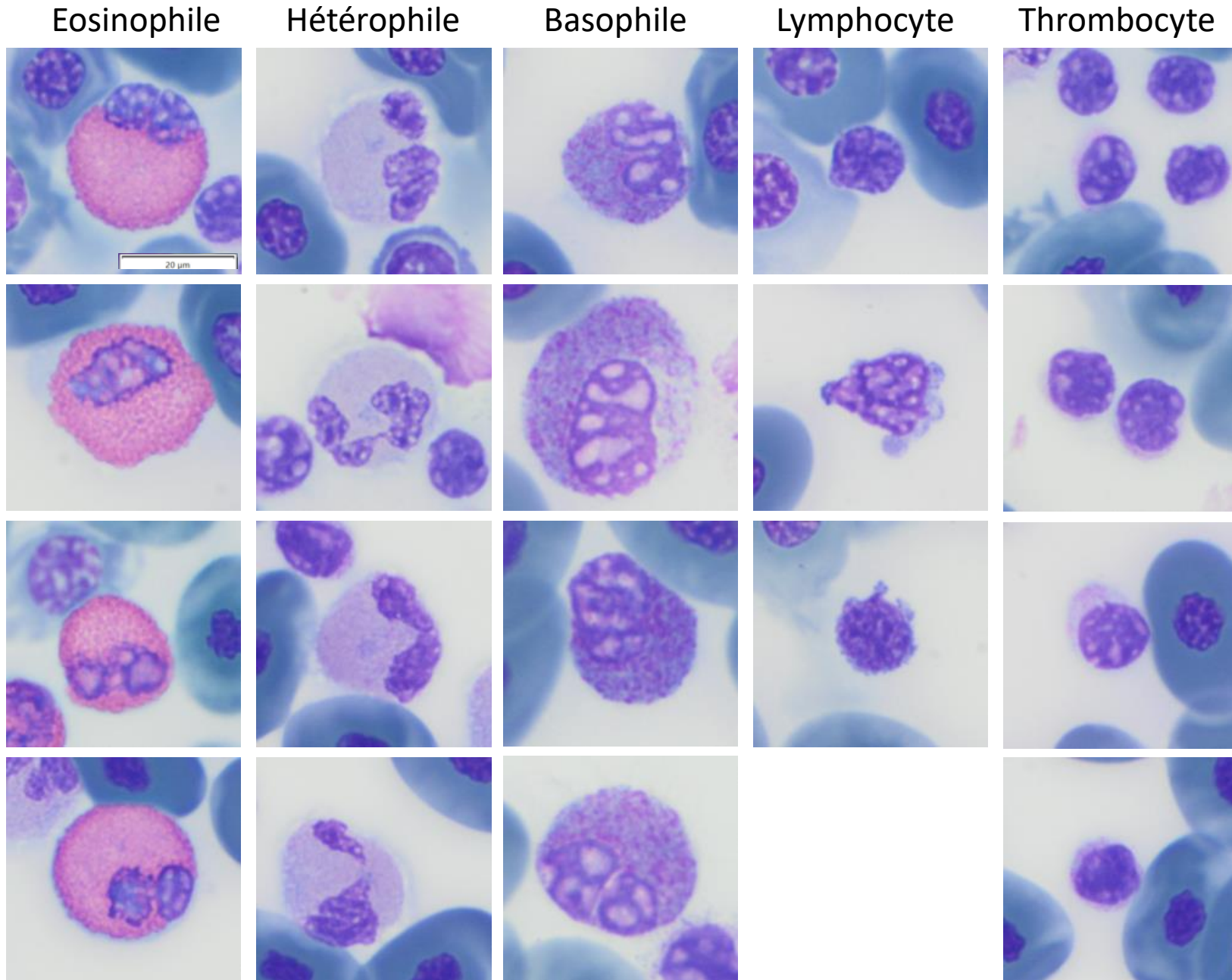
Lymphocyte



Thrombocyte

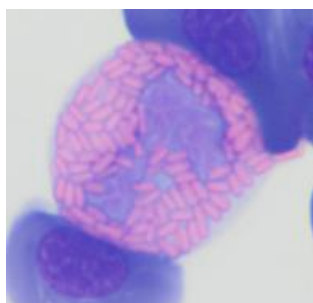
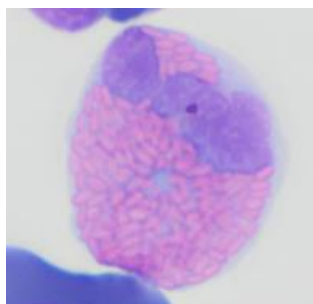
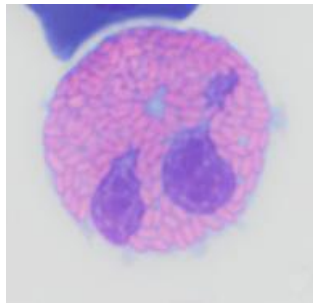
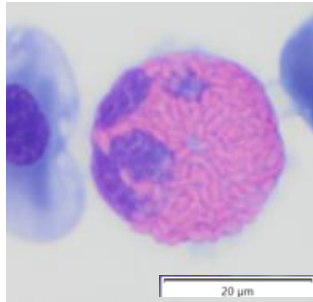


Pteroplatytrygon violacea

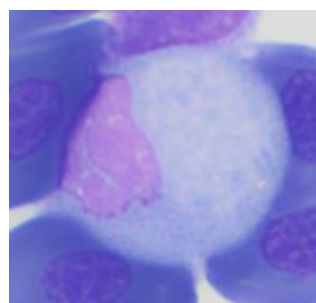
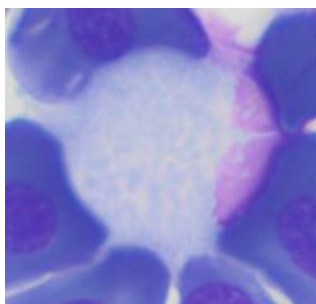
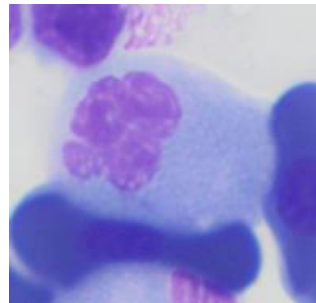
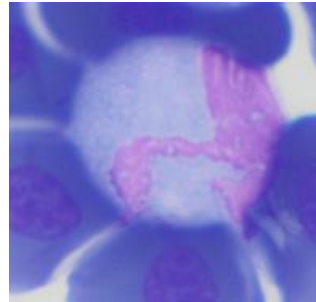


Potamotrygon motoro

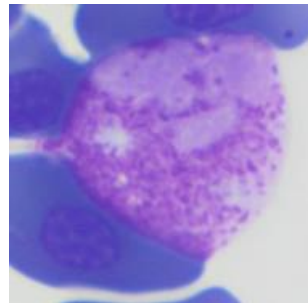
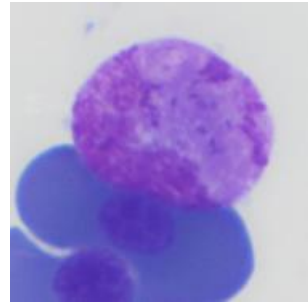
Hétérophile



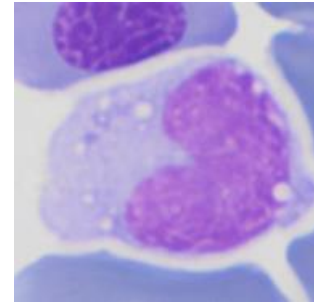
Neutrophile



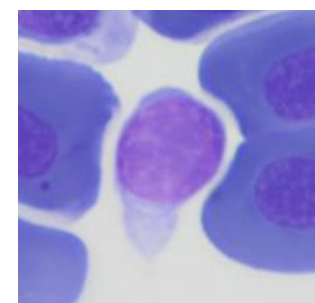
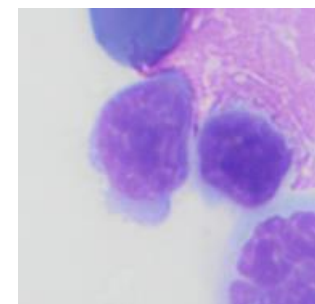
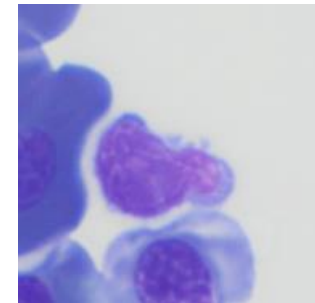
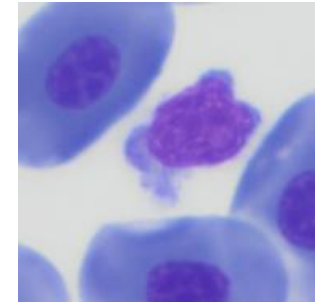
Basophile



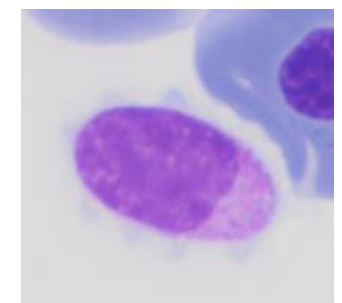
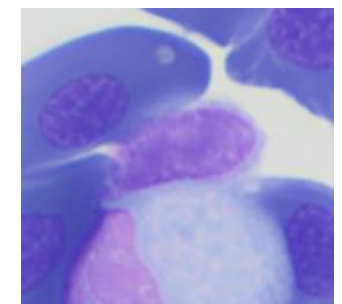
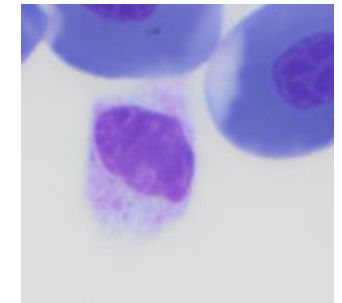
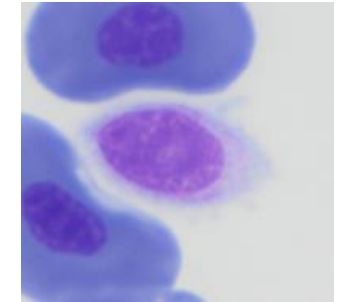
Monocyte



Lymphocyte

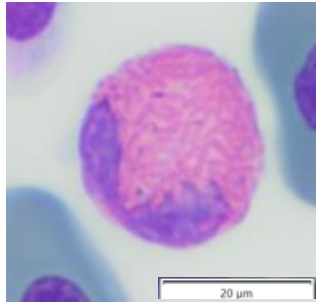


Thrombocyte

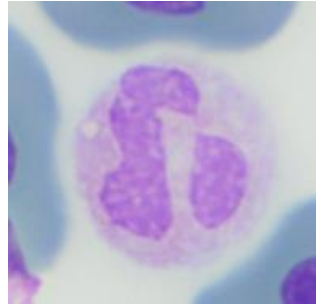


Mobula hypostoma

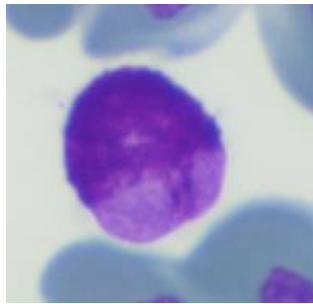
Eosinophile



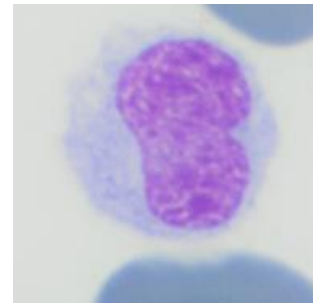
Hétérophile



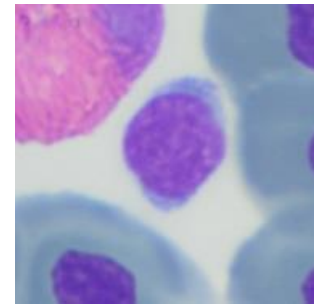
Basophile



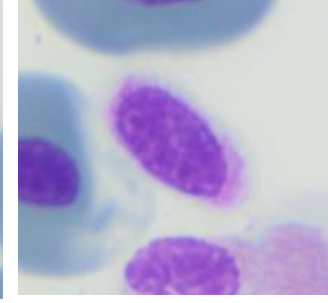
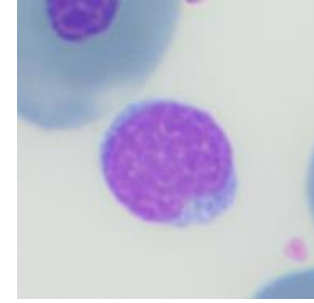
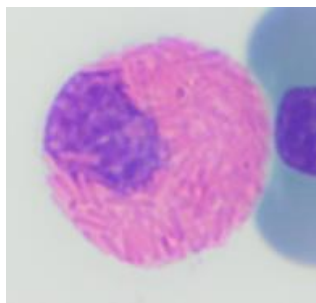
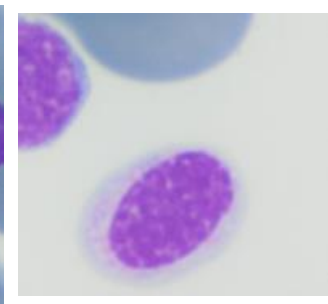
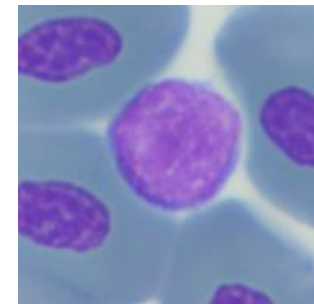
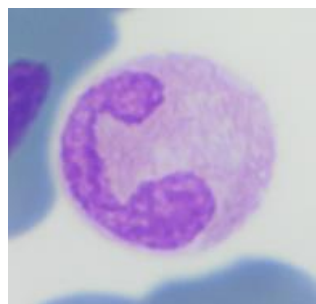
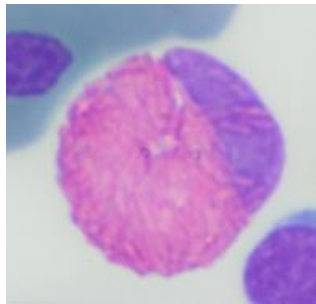
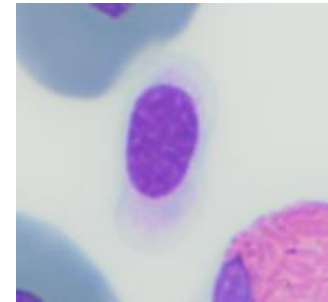
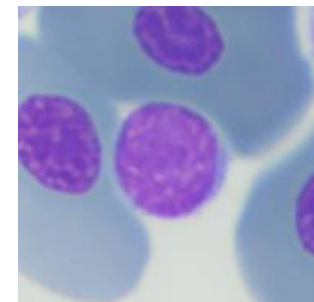
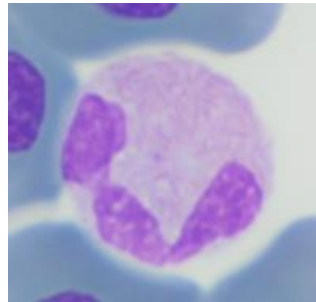
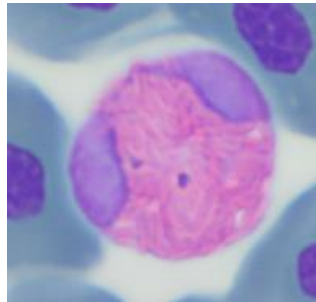
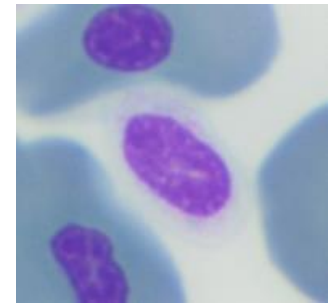
Monocyte



Lymphocyte

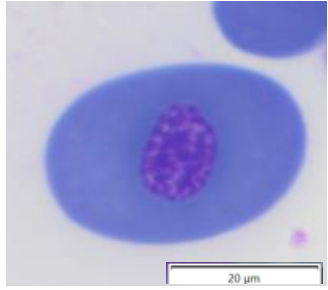


Thrombocyte

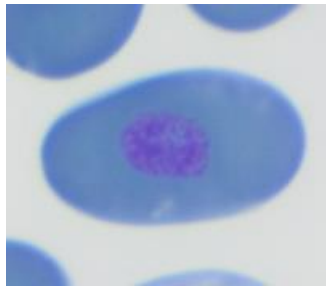


Erythrocytes

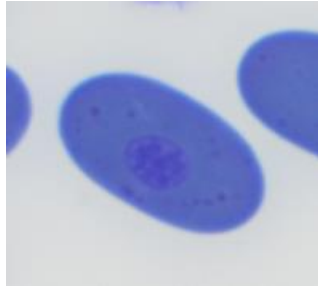
S. canicula



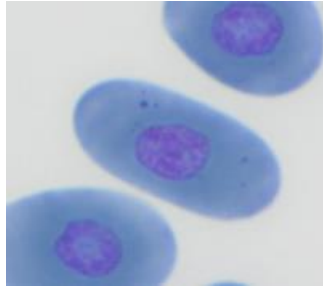
S. stellaris



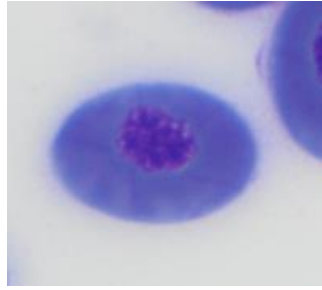
C. plumbeus



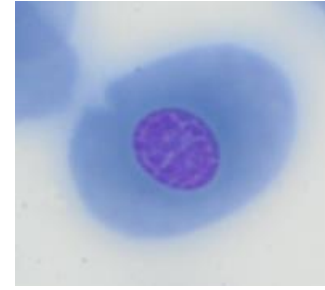
C. melanopterus



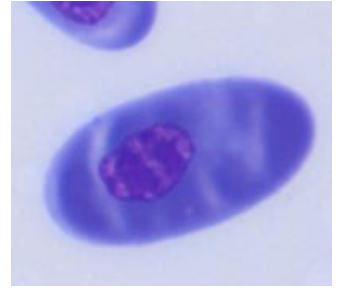
T. semifasciata



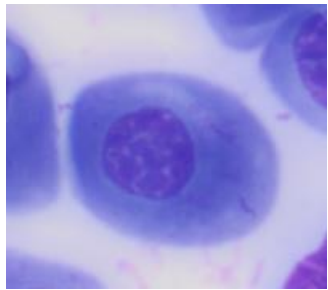
M. asterias



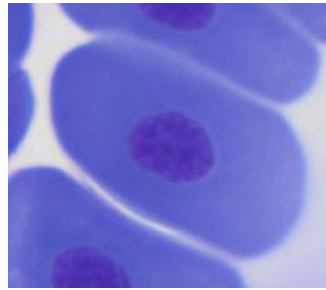
O. hutchinsi



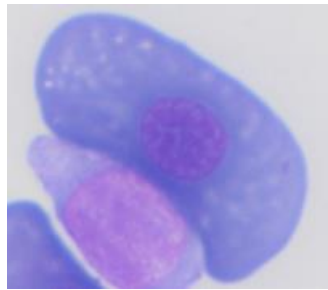
H. francisci



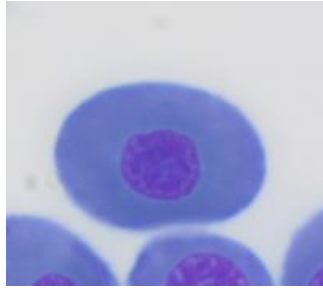
R. clavata



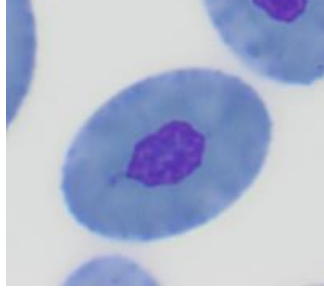
R. montagui



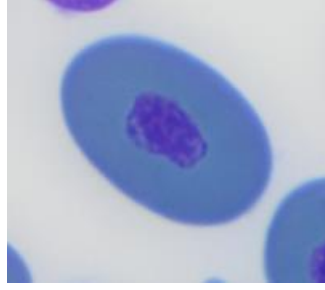
A. ocellatus



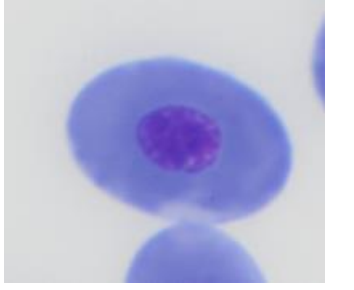
M. aquila



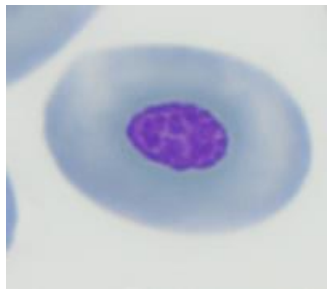
P. violacea



P. motoro



M. hypostoma



BIOCHIMIE ET HEMATOLOGIE COMPAREES DES ELASMOBRANCHES, CREATION D'UN ATLAS HEMATOLOGIQUE

Auteur

PERRET-THIRY Clément

Résumé

L'objectif de ce travail est de présenter la physiologie des principaux systèmes biologiques des Elasmobranches afin d'identifier des marqueurs biochimiques et hématologiques pertinents et utilisables en pratique, dans le but d'identifier des défaillances organiques. Nous présentons en outre les profils biochimiques étendus à 25 paramètres de 14 espèces d'Elasmobranches de la collection de Nausicaa. Enfin, un atlas hématologique commenté regroupe les observations microscopiques réalisées sur les frottis sanguins de 15 espèces d'Elasmobranches.

Mots-clés

Hématologie, Biochimie, Élasmobranche, Requin, Raie

Jury

Président du jury : Pr **CALENDER Alain**

Directeur de thèse : Dr **BURONFOSSE Thierry**

2ème assesseur : Dr **RAMERY Eve**