

Pauly, D. 1994. Un mécanisme explicatif des migrations des poissons le long des côtes du Nord-Ouest africain, p. 235-244. In M. Barry-Gérard, T. Diouf and A. Fonteneau (eds.) L'évaluation des ressources exploitables par la pêche artisanale sénégalaise. Tome 2. Documents scientifiques présentés lors du symposium, 8-13 février 1993, Dakar, Sénégal. ORSTOM Éditions, Paris. 424 p.

Un mécanisme explicatif des migrations des poissons le long des côtes du Nord-Ouest africain.

D. Pauly.

RÉSUMÉ :

Cet article fait une présentation sommaire d'une théorie sur la croissance des poissons mettant en évidence que la surface branchiale des poissons pose une contrainte à l'apport en oxygène et que la température est un facteur d'accroissement de la demande en oxygène. À partir de ces constatations, et compte tenu des variations saisonnières importantes de la température à la surface de l'eau au large des côtes sénégal-mauritaniennes, sont déduites un certain nombre d'hypothèses-règles qui permettent d'expliquer certaines caractéristiques des migrations des poissons pélagiques le long des côtes et des mouvements côte-large des espèces sédentaires. Cet article suggère que les recherches visant à tester ces hypothèses et leurs implications au niveau du secteur de la pêche constitueront un progrès important pour la recherche halieutique dans cette région et dans d'autres régions du monde.

ABSTRACT :

A theory of fish growth is briefly presented which emphasises gill surface area as constraint to oxygen supply, and temperature as driving oxygen demand. From this, and given the high seasonal variations of sea surface temperature off Senegal and Mauritania, a number of rule-like hypotheses are derived which explain various characteristics of the alongshore migrations of pelagic fish, and of the inshore/offshore movements of sedentary species. It is suggested that research devoted to testing these hypotheses and their implication for the fisheries sector would much advance fisheries research in the region and elsewhere.

INTRODUCTION

Le présent article suggère qu'il existe un mécanisme, lié au métabolisme des poissons, qui peut expliquer pourquoi les migrations latitudinales (Nord-Sud, Sud-Nord) prédominent le long des côtes sénégal-mauritaniennes. Le modèle présenté ici est très schématique et peut certainement être adapté pour rendre compte d'un plus grand nombre d'observations. Par ailleurs, ce modèle, procédant de principes biologiques fondamentaux, peut servir à formuler des hypothèses quantitatives solides faciles à tester (c'est-à-dire, faciles à vérifier ou à réfuter) et donc susceptibles d'étendre nos connaissances concernant les migrations des poissons le long des côtes sénégal-mauritaniennes.

PRINCIPES FONDAMENTAUX

Les principes fondamentaux du mécanisme décrit ici tirent leur origine de la théorie proposée par Pauly (1979, 1981) et rappelée aux chapitres 9 et 10 de Longhurst et Pauly (1987).

La vie, vue sous l'angle protéique, est précaire car les protéines se dénaturent spontanément (chaque protéine a sa demi-vie propre, allant de quelques heures à plusieurs mois) en fonction de la température. Ce phénomène de dénaturation s'accroît à mesure de l'élévation de la température ambiante (Schrödinger, 1944). Tout organisme vivant doit alors compenser ces pertes en synthétisant de nouvelles protéines — même quand il ne grossit pas et maintient seulement son propre poids. Le maintien, et bien-sûr la croissance pondérale, exigent pour l'organisme aérobie de l'énergie sous forme d'ATP provenant de la nourriture et de l'oxygène.

Vue l'augmentation de la dénaturation protéique et par conséquent la demande accrue en énergie de maintien en fonction de l'élévation de la température, on admet que l'accroissement de la température réduit « l'énergie » (nourriture et oxygène) disponible pour la croissance somatique.

L'oxygène, pour remplir sa fonction métabolique, doit se trouver à l'intérieur du corps du poisson (il faut toutefois noter que l'oxygène ne peut être emmagasiné à l'intérieur d'un organisme qu'en quantité insignifiante). C'est pour ces raisons, ainsi que d'autres avancées par Pauly (1979, 1981) que nous avons les postulats suivants :

Consommation en O_2 \propto surface des branchies ...1^{a)}

et

Surface des branchies \propto (poids du poisson)^d ...2)

où chez les poissons $0,50 \leq d \leq 0,95$ (Pauly 1979, 1981).

Finalement, nous définissons à partir de l'équation de von Bertalanffy (1938) et de sa définition de P_∞ comme poids asymptotique,

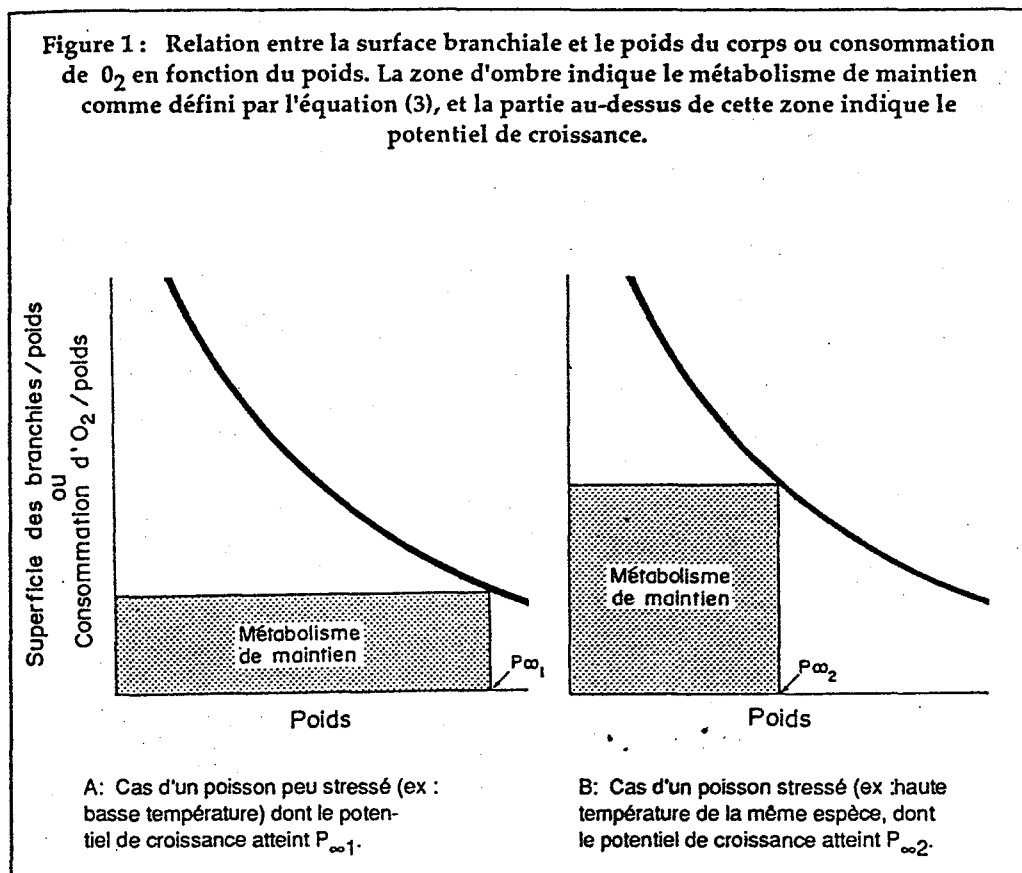
^{a)} le symbole \propto signifie « proportionnel à ... »

Un mécanisme explicatif des migrations des poissons le long des côtes du Nord-Ouest africain

Consommation en O_2 à P_∞ = métabolisme de maintien ...3)

Donc:

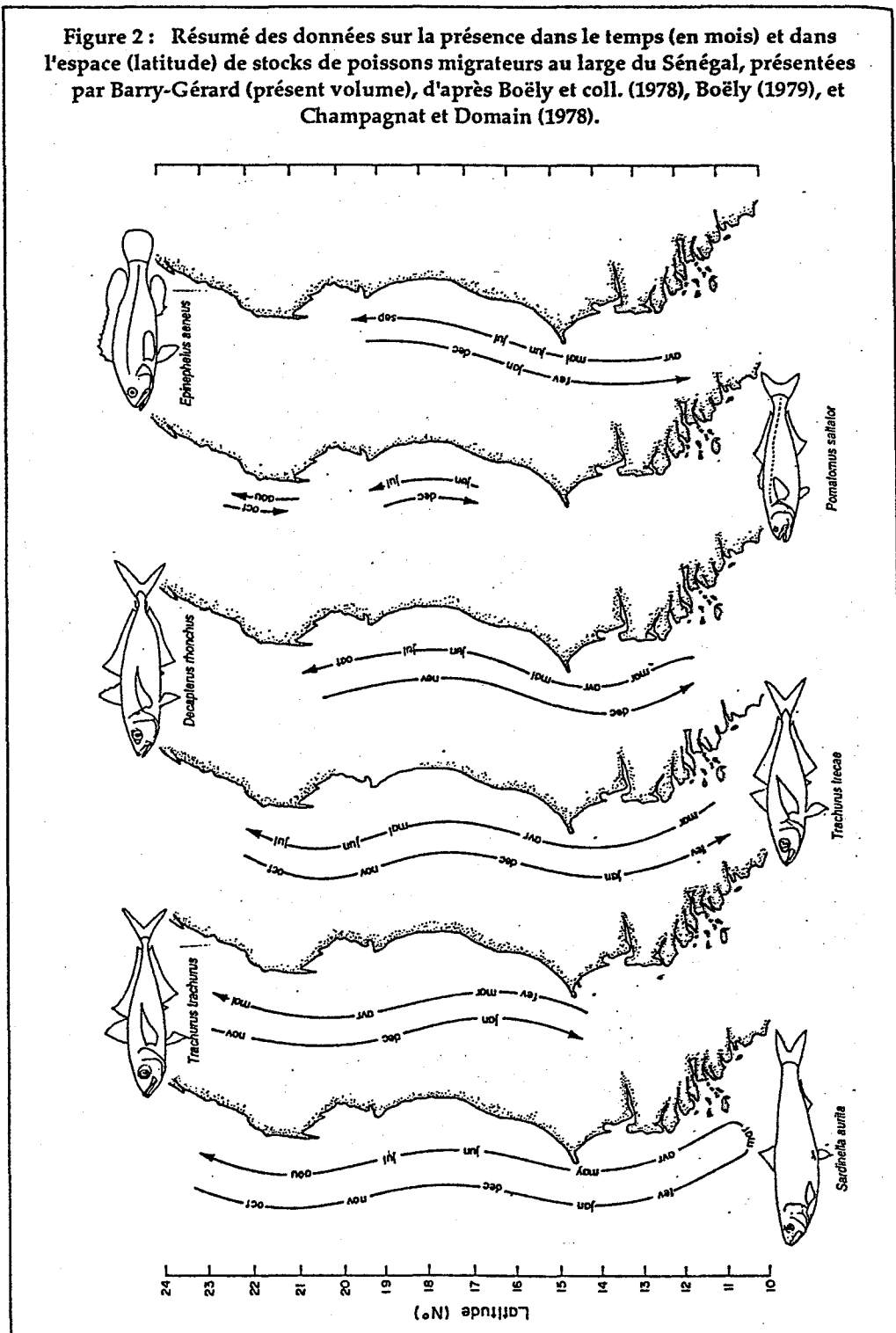
- (i) Le potentiel de croissance d'un poisson décroît en fonction de sa taille (atteint le zéro à P_∞ , Figure 1); et
- (ii) un poisson stressé (c'est-à-dire, un poisson dont le métabolisme de maintien est élevé) a, pour toutes tailles, un potentiel de croissance plus faible qu'un autre poisson non stressé (voir Figures 1A et B).



APPLICATIONS AUX POISSONS MIGRATEURS

Dans un environnement où la température est soumise à de fortes oscillations saisonnières, il est essentiel, pour ces raisons, que les poissons puissent échapper aux températures très élevées (voir plus haut) et, pour d'autres raisons, qu'ils puissent également échapper aux températures extrêmement basses. (Ces autres raisons ont

Figure 2 : Résumé des données sur la présence dans le temps (en mois) et dans l'espace (latitude) de stocks de poissons migrateurs au large du Sénégal, présentées par Barry-Gérard (présent volume), d'après Boëly et coll. (1978), Boëly (1979), et Champagnat et Domain (1978).



Un mécanisme explicatif des migrations des poissons le long des côtes du Nord-Ouest africain.

quand on considère la difficulté que représente la différenciation des espèces « migratrices » des espèces dites « sédentaires » et de leurs schémas migratoires respectifs. J'espère cependant que le schéma proposé ici s'avérera utile pour structurer les données disponibles concernant les variations saisonnières et interannuelles de la distribution des clupéidés, carangidés et autres poissons du Nord-Ouest africain, et leur disponibilité aux pêcheurs. J'espère qu'il permettra de vérifier et, le cas échéant, de corriger certains schémas migratoires douteux, notamment pour les espèces dites « d'affinité guinéennes » (Garcia, 1982). J'espère finalement qu'il servira de complément et non d'alternative au schéma déjà proposé pour les préadultes de *Thunnus albacares*, *T. obesus* et *Katsuwonus pelamis*, qui n'apparaissent au large de la côte sénégalaise que lorsque la température de l'eau atteint 22 °C (A. Fonteneau, com. pers.).

REMERCIEMENTS

Je remercie les Dr Jacqueline MacGlade, Alain Fonteneau et Philippe Cury pour les suggestions qu'ils ont bien voulu apporter à la première version de cet article, Villy Christensen pour une suggestion concernant la Figure 3, Mariama Barry-Gérard pour ses réflexions concernant certains schémas migratoires publiés douteux, Claude Roy pour nous avoir communiqué les données du COADS et Catherine Lhomme-Binudin (ICLARM) pour sa contribution à la préparation de la version française.

RÉFÉRENCES

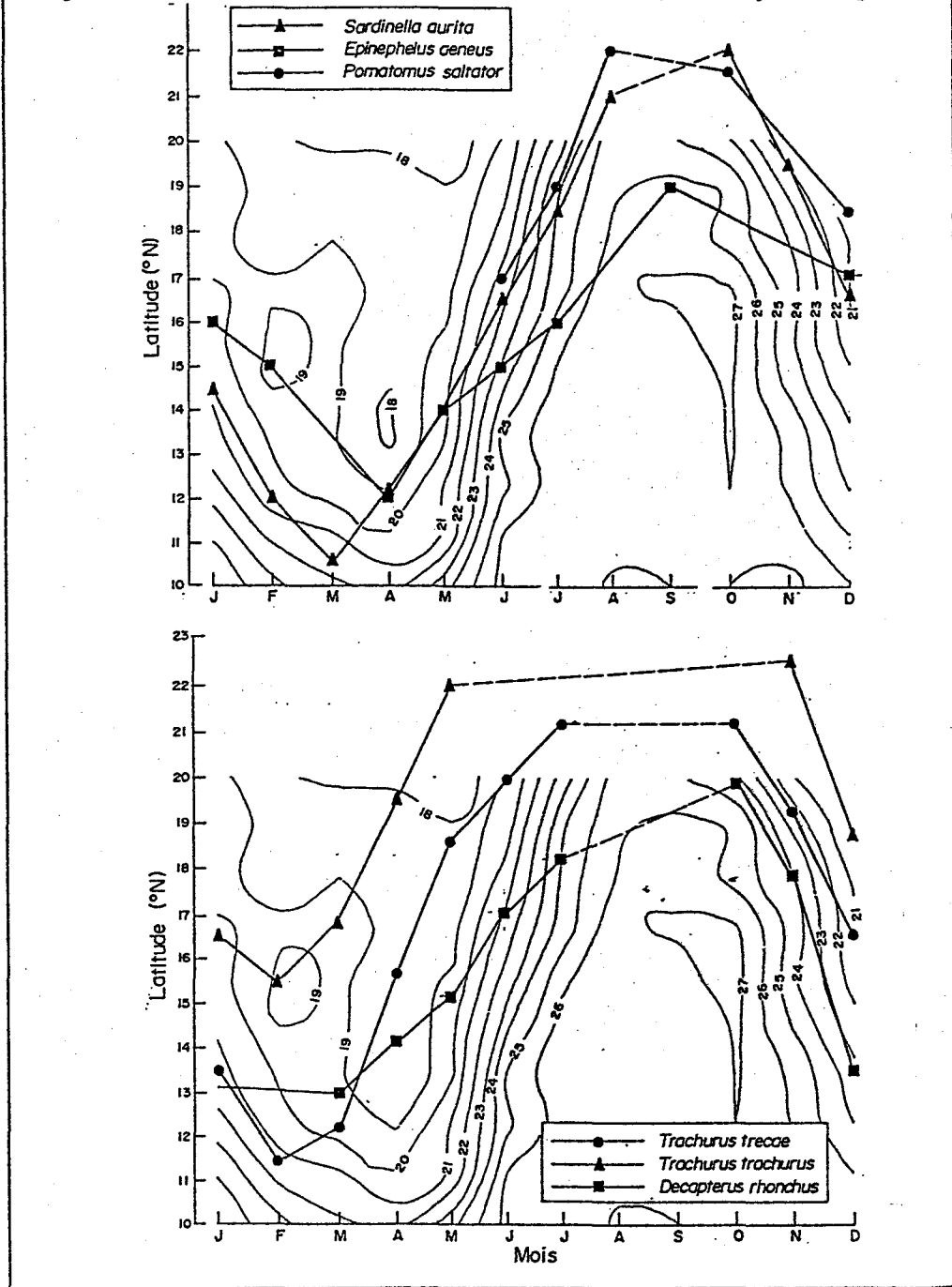
- Anon. 1944. World Atlas of sea surface temperatures. 2nd Ed. Office US Navy No 225.
- Arreguin-Sanchez, F. 1992. Growth and seasonal recruitment of *Octopus maya* on Campeche Bank, Mexico. *NAGA, the ICLARM Quarterly* 15(2):31-34.
- Barry-Gérard, M. Migrations des poissons le long du littoral sénégalais (présent volume).
- Boëly, T. 1979. Biologie des deux espèces de sardinelles (*Sardinella aurita* Valenciennes 1987 et *Sardinella maderensis* Lowe 1841) des côtes sénégalaises. *La Pêche maritime*, juillet 1979:426-430.
- Boëly, T., J. Chabanne et P. Fréon. 1978. Schéma migratoire, aires de concentration et périodes de reproduction des principales espèces de poissons pélagiques côtiers dans la zone sénégalomauritanienne. p. 63-70. In *Rapport du groupe de travail ad hoc sur les poissons pélagiques côtiers ouest-africains de la Mauritanie au Libéria (26°N à 5°N)*. COPACE/PACE sér. 78/10.
- Bertalanffy, L. von. 1988. A quantitative theory of organic growth (*Inquiries on growth laws II*). *Human Biology* 10(2):181-213.
- Champagnat, C. et F. Domain. 1978. Migrations des poissons démersaux le long des côtes ouest-africaines de 10° à 24° de latitude Nord. *Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr.* 16 (3-4):239-261.
- Ehrhardt, N.M., P.S. Jacquemin, F. Garcia, G. Gonzalez, J.M. Lopez, S. Ortiz et A. Solis. 1983. On the fishery and biology of the giant squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, Mexico. *FAO Fish Tech. Pap.* 231: 306-340
- Garcia, S. 1982. Distribution, migration and spawning of the main fish resources in the Northern CECAF area. *CECAF/ECAF Series* 82/25.
- Longhurst, A. et D. Pauly. 1987. Ecology of Tropical Oceans. *Academic Press, San Diego*. 407 p.

Evaluation des ressources exploitables par la pêche artisanale sénégalaise

- MacCall, A.D. 1990. Dynamic geography of marine fish population. *Washington Sea Grant Program. University of Washington Press, Seattle*, 153 p.
- Pauly, D. 1979. Gill size and temperature as governing factors in fish growth: a generalization of von Bertalanffy's growth formula, *Berichte des Instituts für Meereskunde an der Universität Kiel*. No. 63, xv+156 p. (Thèse de doctorat).
- Pauly, D. 1981. The relationships between gill surface area and growth performance in fish: a generalization of von Bertalanffy's theory of growth. *Meeresforschung/Reports on Marine Research* 28(4):251-282.
- Pauly, D. 1984. A mechanism for the juvenile-to-adult transition in fishes. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 41:280-284.
- Pauly, D. 1985. The population dynamics of short-lived species, with emphasis on squids. *NAFO Scientific Council Studies No. 9:143-154*.
- Pauly, D. 1987. A review of the ELEFAN system for analysis of length-frequency data in fish and aquatic invertebrates, p. 7-34. In D. Pauly et G.R. Morgan (éds.) *Length-based models in fisheries research*. ICLARM Conference Proceedings 13.
- Roper, C.F.E., M.J. Sweeney et C.E. Nauen. 1984. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species of interest to fisheries. *FAO Species Catalogue No 3, Rome*.
- Schrödinger, E. 1944. *What is Life? Cambridge University Press, Cambridge*.
- Shulman, G.E. 1974. *Life cycles of fish: physiology and biochemistry. Isr. Progr. Sci. Transl. Wiley and Sons. 258 p.*



Figure 3 : Figure illustrant la manière dont les migrations des poissons de la Figure 2 tendent à les maintenir, selon leurs espèces et leur taille, dans une amplitude thermique étroite. Etabli d'après des températures moyennes de surface de la mer pour la période 1950-1990, tirées de la série de donnée COADS (Claude Roy, comm. pers.).



Un mécanisme explicatif des migrations des poissons le long des côtes du Nord-Ouest africain

trait au fonctionnement du système enzymatique des poissons et autres organismes, déterminant les températures préférées et les limites inférieures de température, tolérées et létales).

Vue la réduction du potentiel de croissance due à l'augmentation de la taille des poissons (Figure 1) et vues les équations (1) à (3) :

- (iii) plus un poisson sera gros, plus l'amplitude de sa migration sera importante. Inversement, l'amplitude de migration des petits poissons sera faible et les plus petits poissons ne migreront pas du tout et resteront dans leur nurserie.
- (iv) les plus gros poissons auront tendance à quitter des eaux qui se réchauffent, et donc à commencer leurs migrations saisonnières plus tôt que les poissons de plus petite taille ;

Ces déductions sont bien documentées dans la littérature (voir par exemple Champagnat et Domain (1978) ; elles sont liées au fait que les gros poissons mûrissent plus tôt que les petits pendant la période de ponte, un phénomène facilement explicable dans le cadre de la théorie présentée plus haut (Pauly, 1984).

Par ailleurs, quand les effets densito-dépendants sont prédominants au centre de la distribution d'un stock (Mc Call 1990), il est possible de suggérer que :

- (v) lorsque la biomasse d'un stock décroît, l'amplitude migratoire des poissons appartenant à ce stock décroît également, et inversement si le stock augmente.

Cet exposé ne prétend pas faire une vérification de ces hypothèses. Toutefois, pour illustrer leur potentiel de structuration et d'explication des données disponibles sur la migration des poissons sénégalais, deux nouvelles figures ont été réalisées à partir de schémas migratoires dans Barry-Gérard (même volume). La première (Fig. 2), procédant de six de ses schémas migratoires, indique les mois pendant lesquels six espèces de poissons migrateurs sont présentes en différents points de la côte sénégalaise. La Figure 3 offre une interprétation des schémas migratoires de la Figure 2 : les poissons en question tentent de se maintenir aux mêmes températures tout au long de l'année.

Les données de température utilisées à des fins d'illustration se rapportent à une année moyenne (1950-1990) ; la concordance des trajectoires de migration à des amplitudes thermiques spécifiques serait mieux établie si les schémas migratoires et le régime des températures avaient pu être définis d'après des données relevées en même temps.

Quoiqu'il en soit, nous constatons que les sardinelles (petits poissons) se maintiennent dans des eaux bien plus chaudes que celles où l'on trouve *Trachurus spp* (plus grands poissons), que les poissons pélagiques entreprennent des migrations aux amplitudes plus importantes que les migrations de *Epinephelus aeneus*, la seule espèce démersale considérée ici (éventuellement parce qu'elle est exposée, en profondeur, à des variations de température moins importantes que ne le sont les poissons pélagiques), etc.

Un mécanisme explicatif des migrations des poissons le long des côtes du Nord-Ouest africain

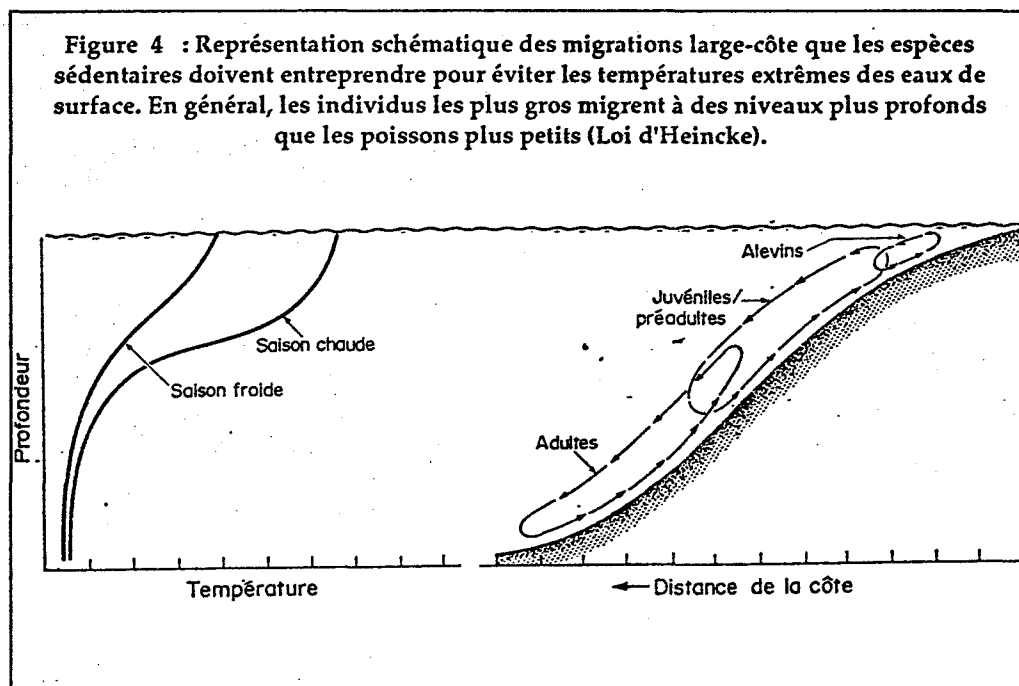
De plus, dans la mesure où des données de température, relevées parallèlement aux schémas migratoires, sont disponibles, les températures préférées (ou optimales) peuvent être estimées pour diverses espèces et groupes de taille à partir de tracés comme dans la Figure 3.

De même, les limites septentrionales et méridionales des migrations des poissons sénégalais pourraient être estimées — même quand elles se produisent dans des pays voisins — à partir des limites septentrionales et méridionales de certains isothermes comme dans la Figure 3. Les conséquences pour la gestion des ressources dans le contexte international sont évidentes.

APPLICATIONS AUX ESPÈCES DITES « SÉDENTAIRES »

Les poissons et les invertébrés (par exemple les poulpes) qui ne sont pas équipés pour entreprendre de grandes migrations longitudinales, ne peuvent échapper aux eaux chaudes (ou trop froides) en nageant en direction du Nord ou du Sud. L'alternative est pour eux d'entreprendre des migrations saisonnières des eaux côtières aux eaux profondes et vice-versa, c'est-à-dire, d'échapper aux eaux de surface chaudes en migrant vers les eaux de profondeur froides, ou inversement lorsque les eaux de surface se refroidissent.

Par analogie aux prédictions faites au point (iii) ci-dessus, nous pouvons prédire que les individus adultes migreront vers de plus grandes profondeurs que ne feront les juvéniles et préadultes, phénomène connu sous le nom de la Loi de Heincke (Longhurst et Pauly, 1987 - voir Figure 4).



Evaluation des ressources exploitables par la pêche artisanale sénégalaise

Comme complément de la Loi de Heincke, et si les températures sont, au Nord, généralement plus basses qu'au Sud, nous aurons aussi, vue l'équation (3):

(vi) pour les stocks dits « sédentaires » qui entreprennent des migrations essentiellement côte-large-côte, le P_{∞} est plus élevé au Nord qu'au Sud.

Cette règle, qui bien-sûr est inversée dans l'hémisphère Sud, est bien vérifiée dans la littérature, notamment pour les céphalopodes (Tableau 1).

Latitude	Sepiathemis lessoniana		Illex coindetii		Illex illecebrosus				Todarodes sagittarius		Nototodarius sloani		Dosidicus gigas	
					Femelles		Mâles							
	cm	kg	cm	kg	cm	kg	cm	kg	cm	kg	cm	kg	cm	kg
Nord, élevées	36	1,4	37		31	1,6	27	0,4	49	64	-	-	-	-
Basses	33	1,2	26		20	0,2	18	0,1	32	37	32	0,6	100	18,8
Sud, élevées	-	-	-		-	-	-	-	-	-	42	1,8	150	62,0

Tableau 1 : Tailles maximales^{a)} de différentes espèces de céphalopodes en fonction de la température, et donc de la latitude.

Il faut aussi signaler que lorsque la biomasse d'un stock sédentaire s'accroît (comme ce fut probablement le cas pour le poulpe du Nord-Ouest africain dans les années 80), non seulement les migrations deviennent plus amples mais les saisons de ponte et de recrutement tendent à se prolonger (voir plus haut). Ceci aurait pour effet que les recrues commencent leur croissance à différentes périodes du cycle saisonnier des températures, suscitant, en fonction des variations saisonnières, diverses manifestations de la même courbe de croissance sous-jacente (Pauly, 1985 ; Arreguin-Sanchez, 1992). Ceci devrait être considéré lorsqu'on fait des études de croissance, de même que la possibilité d'utiliser la racine cubique du poids comme approximation de la « longueur », pour adapter une version « saisonnière » du modèle de von Bertalanffy (Pauly 1985, 1987) aux données de fréquences de taille qui seraient disponibles.

DISCUSSION

L'hypothèse proposée ici est particulièrement bien adaptée aux systèmes côtiers de l'Ouest africain où les pêches et l'océanographie sont dominées par un signal saisonnier très important (l'un des plus importants au niveau mondial, Anon 1944) ainsi que par de forts gradients thermiques latitudinaux (Barry-Gérard, même volume).

Les six prédictions bâties à partir de l'hypothèse de base sont elles-mêmes des hypothèses solides et falsifiables en principe, surtout si l'on veille à les quantifier préalablement.

Toutefois, la vérification de ces hypothèses exigera beaucoup de soin, surtout

^{a)} longueur du manteau et poids de Roper et coll. (1984), à l'exception des poids de *D. gigas*, qui proviennent d'Ehrhardt et coll. (1983).

Un mécanisme explicatif des migrations des poissons le long des côtes du Nord-Ouest africain

quand on considère la difficulté que représente la différenciation des espèces « migratrices » des espèces dites « sédentaires » et de leurs schémas migratoires respectifs. J'espère cependant que le schéma proposé ici s'avérera utile pour structurer les données disponibles concernant les variations saisonnières et interannuelles de la distribution des clupéidés, carangidés et autres poissons du Nord-Ouest africain, et leur disponibilité aux pêcheurs. J'espère qu'il permettra de vérifier et, le cas échéant, de corriger certains schémas migratoires douteux, notamment pour les espèces dites « d'affinité guinéennes » (Garcia, 1982). J'espère finalement qu'il servira de complément et non d'alternative au schéma déjà proposé pour les préadultes de *Thunnus albacares*, *T. obesus* et *Katsuwonus pelamis*, qui n'apparaissent au large de la côte sénégalaise que lorsque la température de l'eau atteint 22°C (A. Fonteneau, com. pers.).

REMERCIEMENTS

Je remercie les Dr Jacqueline MacGlade, Alain Fonteneau et Philippe Cury pour les suggestions qu'ils ont bien voulu apporter à la première version de cet article, Villy Christensen pour une suggestion concernant la Figure 3, Mariama Barry-Gérard pour ses réflexions concernant certains schémas migratoires publiés douteux, Claude Roy pour nous avoir communiqué les données du COADS et Catherine Lhomme-Binudin (ICLARM) pour sa contribution à la préparation de la version française.

RÉFÉRENCES

- Anon. 1944. World Atlas of sea surface temperatures. 2nd Ed. Office US Navy No 225.
- Arreguín-Sanchez, F. 1992. Growth and seasonal recruitment of *Octopus maya* on Campeche Bank, Mexico. *NAGA, the ICLARM Quarterly* 15(2):31-34.
- Barry-Gérard, M. Migrations des poissons le long du littoral sénégalais (présent volume).
- Boëly, T. 1979. Biologie des deux espèces de sardinelles (*Sardinella aurita* Valenciennes 1987 et *Sardinella maderensis* Lowe 1841) des côtes sénégalaises. *La Pêche maritime*, juillet 1979:426-430.
- Boëly, T., J. Chabanne et P. Fréon. 1978. Schéma migratoire, aires de concentration et périodes de reproduction des principales espèces de poissons pélagiques côtiers dans la zone sénégalomauritanienne. p. 63-70. In *Rapport du groupe de travail ad hoc sur les poissons pélagiques côtiers ouest-africains de la Mauritanie au Libéria (26°N à 5°N)*. COPACE/PACE sér. 78/10.
- Bertalanffy, L. von. 1988. A quantitative theory of organic growth (*Inquiries on growth laws II*). *Human Biology* 10(2):181-213.
- Champagnat, C. et F. Domain. 1978. Migrations des poissons démersaux le long des côtes ouest-africaines de 10° à 24° de latitude Nord. *Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr.* 16 (3-4):239-261.
- Ehrhardt, N.M., P.S. Jacquemin, F. Garcia, G. Gonzalez, J.M. Lopez, S. Ortiz et A. Solis. 1983. On the fishery and biology of the giant squid *Dosidocus gigas* in the Gulf of California, Mexico. *FAO Fish Tech. Pap.* 231: 306-340.
- Garcia, S. 1982. Distribution, migration and spawning of the main fish resources in the Northern CECAF area. *CECAF/ECAF Series* 82/25.
- Longhurst, A. et D. Pauly. 1987. Ecology of Tropical Oceans. *Academic Press, San Diego*. 407 p.

Evaluation des ressources exploitables par la pêche artisanale sénégalaise

- MacCall, A.D. 1990. Dynamic geography of marine fish population. *Washington Sea Grant Program. University of Washington Press, Seattle*, 153 p.
- Pauly, D. 1979. Gill size and temperature as governing factors in fish growth: a generalization of von Bertalanffy's growth formula, *Berichte des Instituts für Meereskunde an der Universität Kiel. No. 63, xv+156 p. (Thèse de doctorat)*.
- Pauly, D. 1981. The relationships between gill surface area and growth performance in fish: a generalization of von Bertalanffy's theory of growth. *Meeresforschung/Reports on Marine Research 28(4):251-282*.
- Pauly, D. 1984. A mechanism for the juvenile-to-adult transition in fishes. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer 41:280-284*.
- Pauly, D. 1985. The population dynamics of short-lived species, with emphasis on squids. *NAFO Scientific Council Studies No. 9:143-154*.
- Pauly, D. 1987. A review of the ELEFAN system for analysis of length-frequency data in fish and aquatic invertebrates, p. 7-34. In D. Pauly et G.R. Morgan (éds.) *Length-based models in fisheries research*. ICLARM Conference Proceedings 13.
- Roper, C.F.E., M.J. Sweeney et C.E. Nauen. 1984. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species of interest to fisheries. *FAO Species Catalogue No 3, Rome*.
- Schrödinger, E. 1944. *What is Life? Cambridge University Press, Cambridge*.
- Shulman, G.E. 1974. Life cycles of fish: physiology and biochemistry. *Isr. Progr. Sci. Transl. Wiley and Sons. 258 p.*

