

*Succession de dominance
de trois espèces d'Acartia
dans un estuaire hyperhalin : la Casamance*

Papa Samba DIOUF (1) et Anis DIALLO (1)

RÉSUMÉ

L'estuaire de la Casamance est situé au sud du Sénégal. À la fin de la saison sèche, la salinité peut atteindre en amont 172 ‰.

Dans ce milieu, trois espèces d'Acartia (A. plumosa, A. clausi et A. grani) présentent une succession de dominance dans le temps et dans l'espace. Ces espèces sont en compétition et la salinité et/ou la température déterminent l'espèce dominante. Quand la salinité est supérieure à 48 ‰, A. grani est l'espèce dominante. Lorsque la salinité est inférieure à 34 ‰, A. plumosa est plus abondante. Quand la salinité est comprise entre 34 et 48 ‰, A. clausi est plus abondante si la température est inférieure à 24 °C. Si la température dépasse 24 °C, A. plumosa domine dans la gamme de salinité allant de 34 à 41 ‰. Entre 41 et 48 ‰, les espèces A. plumosa et A. grani peuvent être l'une ou l'autre plus abondantes.

MOTS-CLÉS : *Acartia* — Zooplancton — Succession — Dominance — Estuaire tropical — Compétition — Salinité — Température.

ABSTRACT

DOMINANCE SUCCESSION OF THREE ACARTIA SPECIES IN A HYPERHALINE ESTUARY : THE CASAMANCE

The Casamance estuary is located in the southern part of Senegal. By the end of the dry season, salinity may reach upstream 172 ‰. In this environment, three species of Acartia (A. plumosa, A. clausi and A. grani) show a temporal and spatial succession of dominance. These species are in competition : salinity and/or temperature determine the dominant species. When salinity is higher than 48 ‰, A. grani is the dominant species. At salinities lower than 34 ‰, A. plumosa is more abundant. When salinity is higher than 34 ‰ and lower than 48 ‰, A. clausi is more abundant if the temperature is lower than 24 °C, whereas when the temperature is higher than 24 °C, A. plumosa dominates in salinities of 34 to 41 ‰. In salinity conditions ranging from 41 ‰ to 48 ‰, either of the two species, A. grani and A. plumosa, may be the more abundant.

KEY WORDS : *Acartia* — Zooplankton — Succession — Dominance — Tropical estuary — Competition — Salinity — Temperature.

(1) Centre de recherches océanographiques de Dakar-Thiaroye, BP 2241, Dakar, Sénégal.

INTRODUCTION

Le genre *Acartia* joue un rôle très important dans la production secondaire des milieux paraliques où très souvent, une ou plusieurs espèces d'*Acartia* sont dominantes ou co-dominantes (TURNER, 1984). Dans les estuaires ouest-africains, ce genre est particulièrement abondant et constitue en de nombreuses zones plus de 70% de l'effectif total du zooplancton (BAINBRIDGE, 1960; PAGE, 1984; SERET, 1985; DIOUF et DIALLO, 1987).

En outre, ce genre constitue une composante fondamentale de la nourriture d'un grand nombre de juvéniles et d'adultes de poissons planctonophages (HEDGPETH, 1967; TURNER, 1984; GAERTNER, 1985), d'où l'intérêt de l'étude.

La Casamance est un estuaire à fort gradient de salinité, ce qui permet de mettre en évidence, mieux qu'ailleurs, l'influence des facteurs de milieu.

1. PRÉSENTATION DU MILIEU

La Casamance est un petit fleuve côtier situé au sud du Sénégal. Sa zone estuarienne, relativement vaste, s'étend sur plus de 220 km (fig. 1).

La profondeur diminue d'une manière générale de l'aval vers l'amont (PAGÈS *et al.*, 1987).

Du fait du déficit pluviométrique que connaît le

Sénégal depuis plus de deux décennies, de la faible pente de l'estuaire et de l'évaporation, la salinité a considérablement augmenté et atteint des valeurs très élevées (172‰ en juillet 1986 à Dianah Malari).

Contrairement aux estuaires normaux, la salinité augmente de l'aval vers l'amont (fig. 2) sur une grande partie de l'estuaire. Les salinités les plus basses sont enregistrées de septembre à novembre, suite aux apports d'eaux douces provenant des pluies, les plus élevées entre mai et juillet, à la fin de la saison sèche (fig. 3).

La température de l'eau varie saisonnièrement, avec des maxima de 31 à 32 °C de mai à novembre et des minima de l'ordre de 21 à 22 °C de décembre à avril (fig. 4). Il faut signaler que l'estuaire ne présente généralement pas de stratifications verticales en ce qui concerne la température et la salinité (PAGÈS *et al.*, 1987).

Le pH varie peu dans la zone d'étude et la plupart des valeurs oscillent entre 7,25 et 7,75 (PAGÈS *et al.*, 1987).

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Six stations ont été étudiées : 5, 13, 18, 27, 29, 35 (fig. 1). Ces stations font partie d'une grille utilisée par tous les chercheurs de l'équipe pluridisciplinaire qui était chargée d'étudier l'estuaire de la Casamance; ceci dans un souci d'harmonisation.

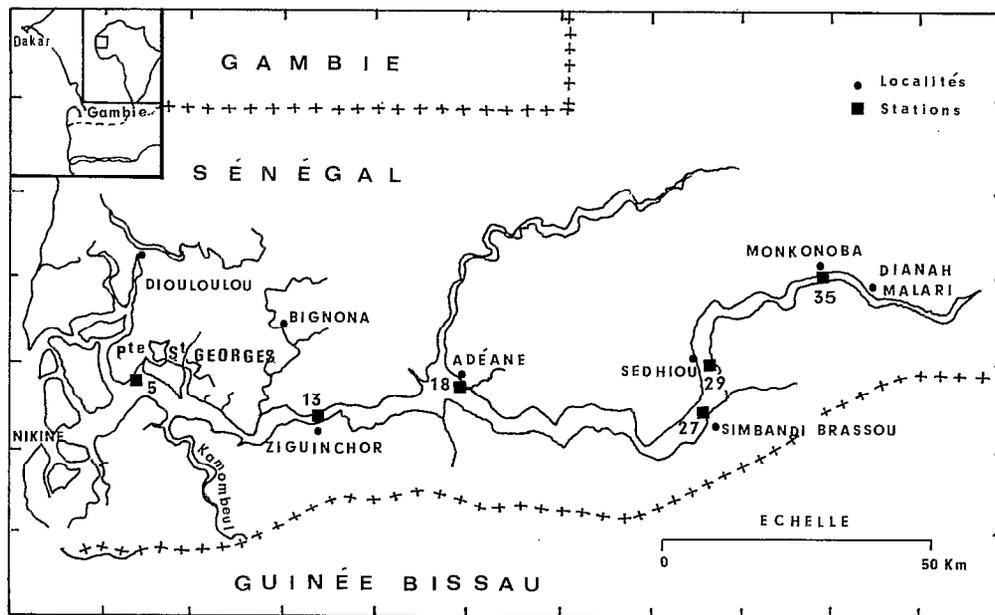


FIG. 1. — L'estuaire de la Casamance. *The Casamance estuary.*

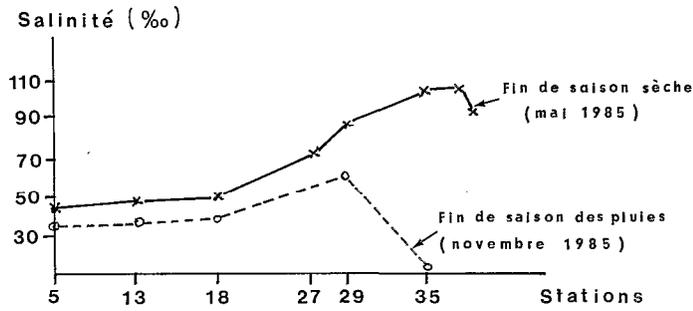


FIG. 2. — Profils longitudinaux de la salinité. *Salinity profiles along the estuary.*

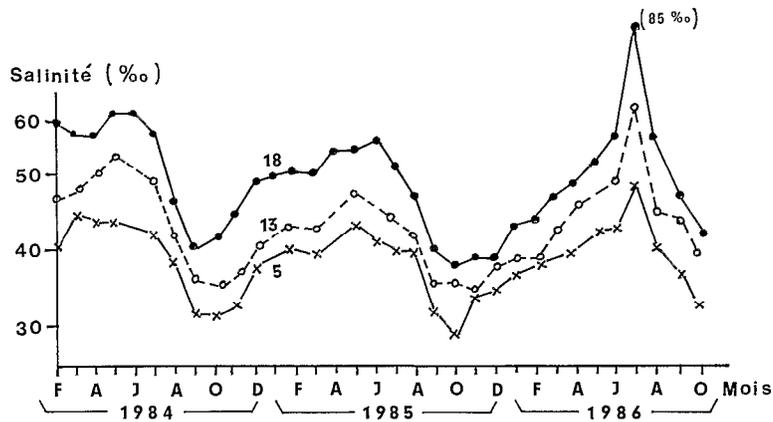


FIG. 3. — Variations saisonnières de la salinité à Pointe Saint-Georges (station 5), Ziguinchor (station 13) et Adéane (station 18). *Salinity seasonal variations at Pointe Saint-Georges (station 5), Ziguinchor (station 13) and Adeane (station 18).*

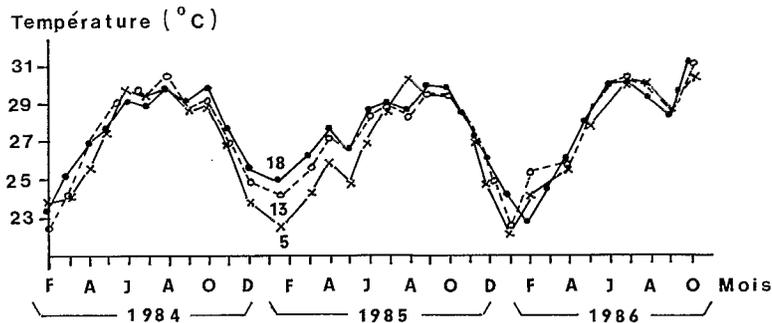


FIG. 4. — Variations saisonnières de la température de l'eau à Pointe Saint-Georges, Ziguinchor et Adéane. *Seasonal variations of temperature at Pointe Saint-Georges, Ziguinchor and Adeane.*

TABLEAU I
Cotation d'abondance
Abundance quotation

Cotes	Effectifs comptés	Cotes intermédiaires	effectifs comptés
0	0		
1	1 à 3	1,5	3 ou 4
2	4 à 17	2,5	environ 18
3	18 à 80	3,5	environ 80
4	80 à 350	4,5	environ 350
5	350 à 1500	5,5	environ 1500
6	1500 à 6500	6,5	environ 6500
7	6500 à 27000	7,5	environ 27000
8	27000 à 120000	8,5	environ 125000

Les trois premières ont été échantillonnées une fois par mois de décembre 1984 à octobre 1986. À partir de février 1986, une couverture des six stations a été faite mensuellement afin d'étudier la succession spatiale des *Acartia*.

Chaque station est échantillonnée pendant douze heures avec un trait toutes les trois heures (8 h, 11 h, 14 h, 17 h et 20 h). À chaque trait, la salinité est mesurée avec un réfractomètre (Atago S 10), éventuellement après dilution par de l'eau déionisée pour les valeurs élevées. Quelques échantillons servaient à recalibrer les mesures de terrain, par mesure de la salinité au laboratoire au moyen d'un salinomètre à induction (Grundy 6230). Simultanément, la température est mesurée avec un thermomètre à mercure de 0,1 °C de précision.

La récolte des échantillons de zooplancton a été faite avec un filet cylindroconique de 53 cm de diamètre et de 200 μ de vide de maille, construit sur le modèle international WP 2 (Anon., 1968).

Le zooplancton d'une station est caractérisé par la moyenne des cinq traits.

Les traits sont réalisés de la façon suivante : la vitesse de la barque étant approximativement fixée à 3,5 km/h, le câble permettant la traction est déroulé jusqu'à ce que le filet soit près du fond ; il est alors trainé dans cette position pendant trois minutes, puis remonté. L'ensemble de l'opération dure cinq à six minutes. Le volume d'eau filtré est connu grâce à un débitmètre. Une analyse détaillée de la méthodologie a été faite par DIOUF (1985).

Le zooplancton d'une station est caractérisé par la moyenne des cinq traits.

Pour les figures 5 et 6, nous avons utilisé l'échelle $\text{Log}^2 (x + 1)$ (DIOUF et DIALLO, 1987); x étant le nombre d'individus par m^3 .

Afin d'avoir une vue synthétique de l'effet de la température et de la salinité, une analyse factorielle

des correspondances (logiciel Genstat) a été effectuée sur les données des stations 5, 13 et 18. Les variables originelles ont été codées selon une cotation quantitative. C'est ainsi que pour l'abondance du zooplancton, nous avons adopté la cotation de FRONTIER (1974) (tabl. I). Trois classes de température, et quatre de salinité, ont été choisies (tabl. II).

3. RÉSULTATS

3.1. Succession temporelle

La distribution dans le temps des *Acartia* a été étudiée de décembre 1984 à octobre 1986 à la Pointe Saint-Georges (station 5), Ziguinchor (station 13) et Adéane (station 18) (fig. 5).

Il apparaît d'une manière très nette une succession de dominance des trois espèces à ces stations.

À la Pointe Saint-Georges, *A. grani* est absent durant la période d'étude et le cycle de dominance

TABLEAU II
Cotation de la température et de la salinité
Temperature and salinity quotation

Températures	Cotes
≤ 26	0
$26 < T \leq 30$	1
> 30	2
Salinités (‰)	Cotes
≤ 34	0
$34 < S \leq 41$	1
$41 < S \leq 49$	2
> 49	3

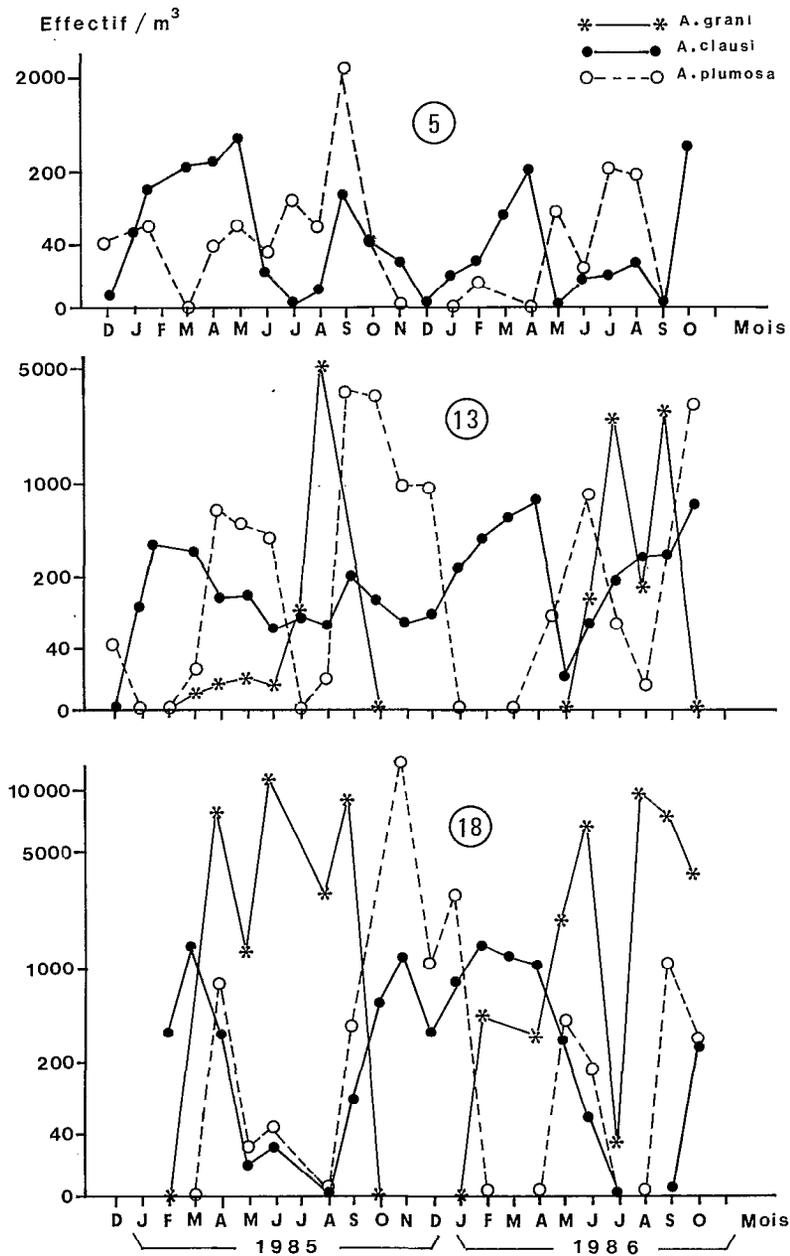


FIG. 5. — Variations mensuelles de l'effectif/m³ d'*A. plumosa*, d'*A. grani* et d'*A. clausi* (les effectifs sont représentés sur une échelle Log² aux trois stations : 5, 13 et 18). Monthly variations of the number of individuals/m³ of *A. grani*, *A. plumosa* and *A. clausi* at stations 5, 13 and 18 (the abundance is represented on a Log² scale at the three stations : 5, 13 and 18).

concerne *A. plumosa* et *A. clausi*. Aux deux autres stations, les trois espèces interviennent dans le cycle.

Dans le but de montrer l'évolution globale des trois espèces dans la zone allant de la station 5 à la station 18, nous avons calculé une moyenne men-

suelle de l'effectif/m³. En confrontant les variations de cette moyenne à celles de la température et de la salinité de la station 13 — qui occupe une position médiane dans la partie concernée (fig. 6), il apparaît que la dominance d'*A. grani* coïncide avec les fortes

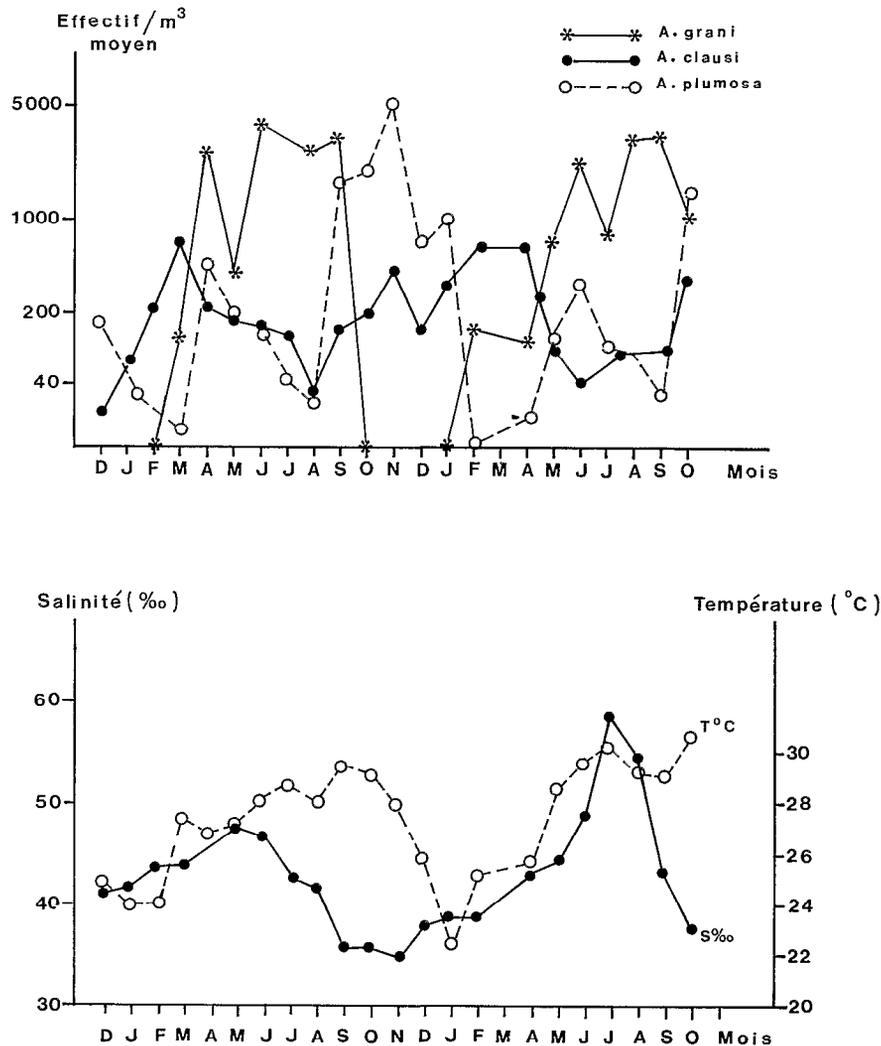


FIG. 6. — Variations mensuelles de l'effectif/m³ moyen (stations 5, 13, 18) des *Acartia*, de la température et de la salinité à Ziguinchor. Monthly variations of the average number of individuals/m³ (stations 5, 13 and 18) and of temperature and salinity at Ziguinchor.

salinités, celle d'*A. plumosa* avec les salinités relativement faibles, et celle d'*A. clausi* avec les salinités intermédiaires. À ce niveau (fig. 6), le rôle de la température n'apparaît pas nettement.

3.2. Succession spatiale

Durant la période où les salinités sont les plus faibles (septembre à novembre), *A. plumosa* est l'espèce dominante aux stations 5 et 13 alors qu'*A. grani* est dominante de la station 18 à la station 29 (fig. 7A). En période de salinités intermédiaires et de

basses températures (février à avril) (fig. 7B), *A. clausi* supplante *A. plumosa* aux stations 5 et 13 alors que *A. grani* domine dans la partie amont. En période de fortes salinités et de températures élevées (mai, juin et juillet) (fig. 7C) *A. grani* voit son aire de répartition s'étendre vers l'aval et se restreindre vers l'amont. Durant cette période, la salinité est de l'ordre de 45‰ à la Pointe Saint-Georges et supérieure à 70‰ en amont d'Adéane. Ces fortes salinités ne sont pas favorables au zooplancton (DIOUF et DIALLO, 1987).

D'une manière générale, la dominance d'*A. plumosa* et d'*A. clausi* diminue de l'aval vers

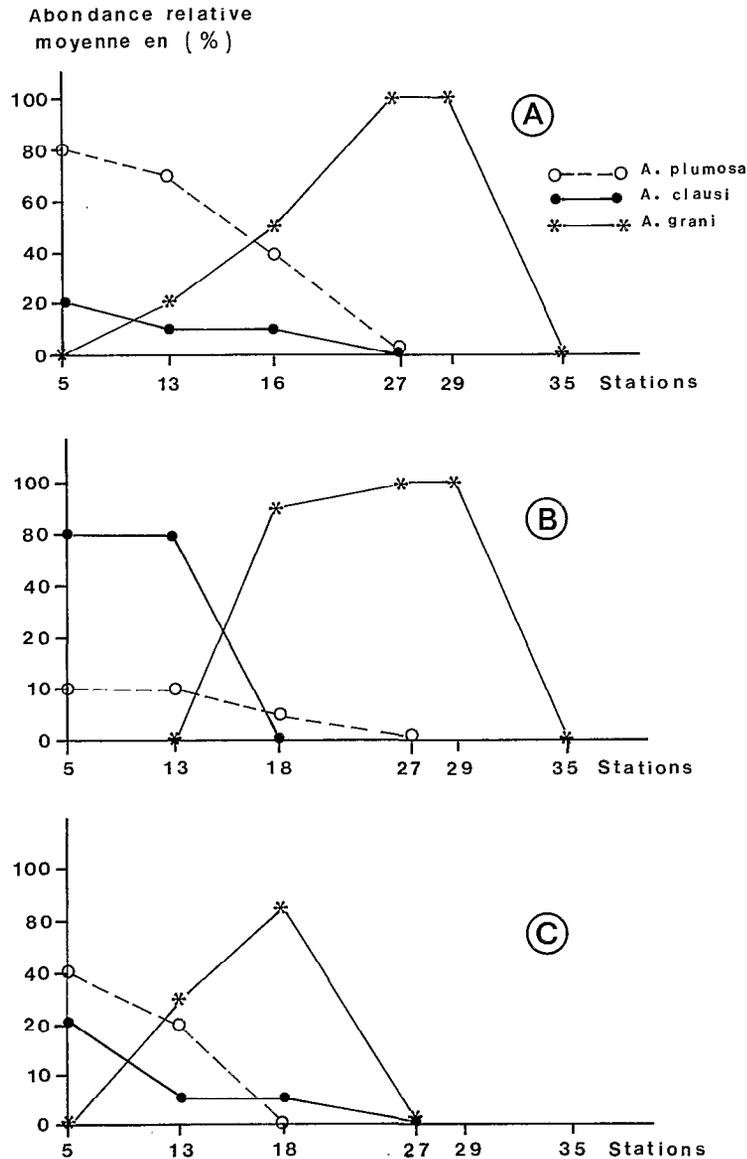


FIG. 7. — Variations spatiales de l'abondance relative des trois espèces d'*Acartia* durant la saison la moins salée (A), en période de salinité intermédiaire (B) et en saison salée (C). *Spatial variations of the relative abundance of the three species of Acartia during the less salty season (A), the periode of intermediale salinity (B) and the salty season (C).*

l'amont tandis que celle d'*A. grani* évolue en sens inverse.

3.3. Action de la salinité et de la température

Pour mieux appréhender l'action de la salinité et de la température, nous avons représenté l'évolution

de l'abondance relative du zooplancton en fonction de ces deux facteurs (fig. 8A, B, C et fig. 9A, B, C).

En Casamance, *A. plumosa* n'arrive à dominer les autres espèces que quand la salinité des eaux est inférieure à 49‰ (fig. 8A). Un coefficient de corrélation de $-0,44$ ($n = 81$) a été trouvé entre l'abondance relative d'*A. plumosa* et la salinité (1).

(1) Significatif au seuil de 0,01.

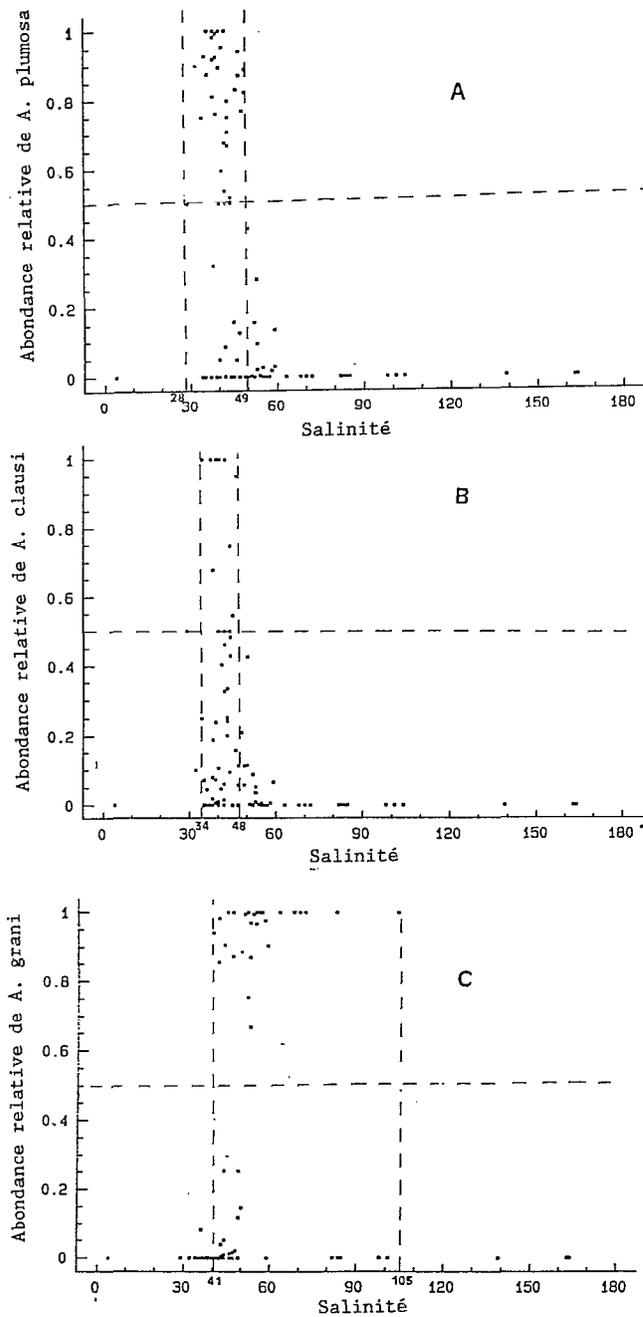


FIG. 8. — Variations de l'abondance relative des *Acartia* en fonction de la salinité. Au-dessus de la ligne horizontale en pointillé qui part de l'abondance relative 0,5, l'espèce considérée domine les deux autres. Les deux lignes verticales en pointillé délimitent la gamme de salinité dans laquelle l'espèce considérée est susceptible de dominer les deux autres. *Variations of the relative abundance of Acartia in relation with the salinity. Above the horizontal dotted line which begins at the relative abundance 0,5, the considered species dominates the two others. The two vertical dotted lines delimit the salinity range in which the considered species may dominate the two others.*

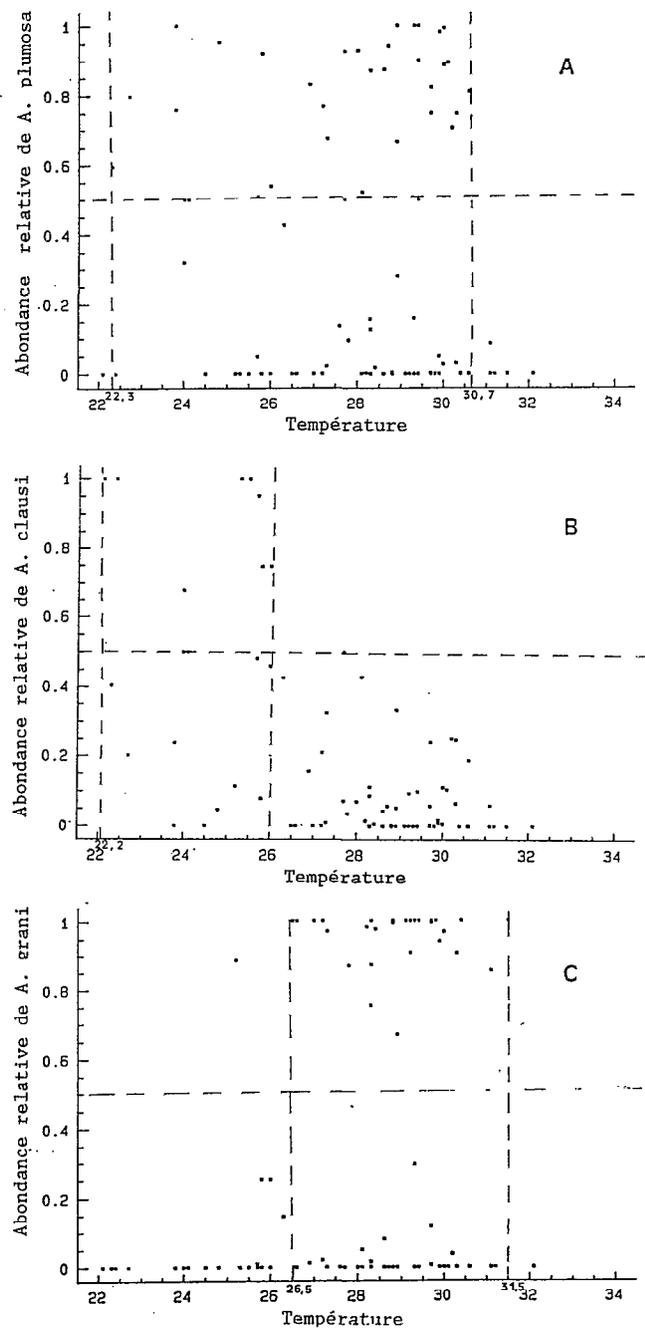


FIG. 9. — Variations de l'abondance relative des *Acartia* en fonction de la température. Au-dessus de la ligne horizontale en pointillé qui part de l'abondance relative 0,5, l'espèce considérée domine les deux autres. Les deux lignes verticales en pointillée délimitent la gamme de température dans laquelle l'espèce considérée est susceptible de dominer les deux autres. *Variations of the relative abundance of Acartia in relation with the temperature. Above the horizontal dotted line which begins at the relative abundance 0.5, the considered species dominates the two others. The two vertical dotted lines delimit the temperature range in which the considered species may dominate the two others.*

Nos observations sur le comportement de cette espèce en fonction de la salinité sont en accord avec celles de SERET (1985) au Sine Saloum au Sénégal.

Les températures enregistrées en Casamance ne paraissent pas avoir un effet très marqué sur *A. plumosa* (fig. 9A) espèce qui a une tolérance thermique assez large (BINET et DESSIER, 1971) : il n'y a pas de corrélation significative (1) entre l'abondance relative d'*A. plumosa* et la température ($r = 0,04$; $n = 81$).

A. clausi ne domine les deux autres espèces d'*Acartia* en Casamance qu'à des salinités comprises entre 34‰ et 48‰. Cette espèce semble favorisée par des températures relativement basses (fig. 9B). Nous avons trouvé un coefficient de corrélation de $-0,5$ ($n = 81$) entre l'abondance relative d'*A. clausi* et la température (1). La préférence d'*A. clausi* pour les températures relativement basses a été mise en évidence par plusieurs auteurs (CONOVER, 1956; BAINBRIDGE, 1960; JEFFRIES, 1962 et 1967).

A. grani domine dans les eaux dont la salinité varie entre 41‰ et 105‰ (fig. 8C). Son abondance relative est positivement corrélée à la salinité ($r = 0,58$; $n = 81$) (1). Le bon développement de cette espèce à ces salinités élevées a été déjà signalé par SERET (1985) et DIOUF et DIALLO (1987). *A. grani* semble également préférer les températures élevées ($r = 0,36$; $n = 81$) (1).

3.4. Analyse factorielle des correspondances (fig. 10)

Le pourcentage de variance expliqué par les deux premiers axes est respectivement 63,2 et 22,0% soit 85,2% pour le plan factoriel.

Les variables qui ont les plus fortes contributions absolues pour l'axe 1 sont l'abondance d'*A. grani* et celle d'*Acartia plumosa*. L'axe 1 discrimine d'une part les échantillons prélevés en période de salinité élevée et d'autre part ceux récoltés durant la période où la salinité est la plus faible. Dans le premier groupe d'échantillons (salinité élevée), *A. grani* domine alors que dans le second (salinité plus basse) c'est *A. plumosa* qui est plus abondant. Cet axe 1 oppose *A. grani* et *A. plumosa* mais également le barycentre des observations faites en saison salée et celui de la saison déssalée. Il sépare également le barycentre des stations situées en aval qui ont le plus souvent des salinités relativement peu élevées, des stations amont où l'hyperhalinité est presque constante.

Les variables présentant les plus fortes contribu-

tions absolues pour l'axe 2 sont l'abondance d'*A. plumosa* et celle d'*Acartia clausi*.

L'axe 2 oppose *A. clausi* et *A. plumosa*. Il sépare d'une part les échantillons récoltés en période de salinités « intermédiaires » ($35 < S \text{‰} < 42$) et de basses températures, dans lesquels l'espèce *A. clausi* est abondante, et d'autre part les échantillons prélevés en période de salinités intermédiaires et de températures élevées, mais aussi ceux prélevés en période de faibles salinités dans lesquels l'espèce *A. plumosa* est abondante.

L'axe 2 oppose les barycentres de la saison froide et de la saison chaude.

DISCUSSION

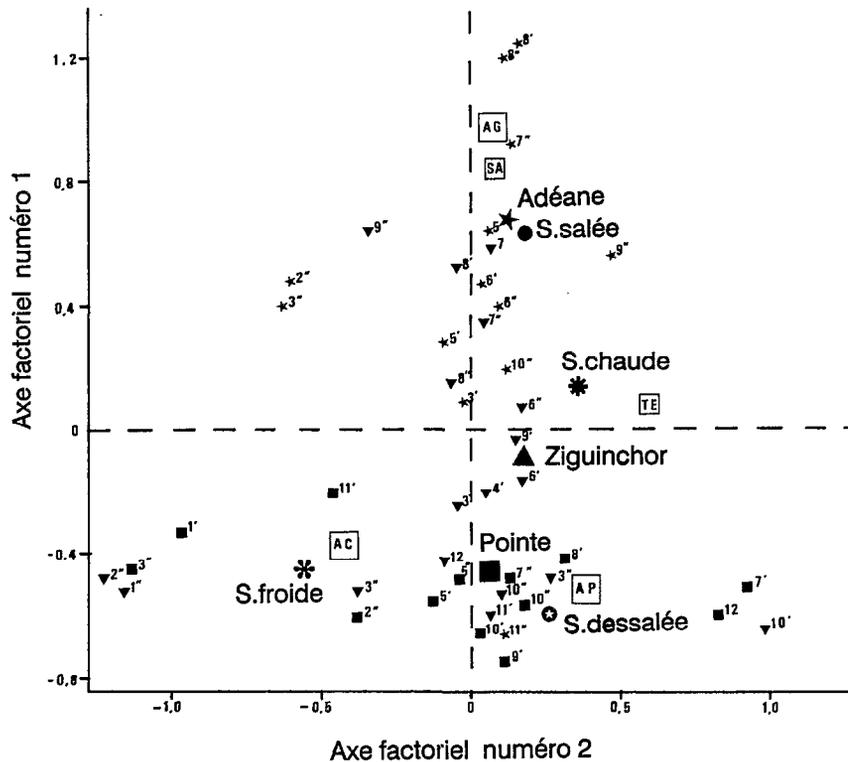
Plusieurs cas de successions d'espèces d'*Acartia* ont été étudiés. En Afrique du Sud, WOOLDRIDGE et MELVILLE-SMITH (1979) mettent en évidence le remplacement d'*A. longipatella*, espèce d'hiver, par *A. natalensis* qui est plutôt estival. Dans la baie de Raritan et dans les étangs de Charleston Green Hill (Etats-Unis), *A. clausi*, qui est abondant en hiver et au printemps, alterne des cycles de dominance avec une espèce d'été et d'automne, *A. tonsa* (JEFFRIES, 1962). La succession de ces deux espèces a été mentionnée dans d'autres estuaires de l'Atlantique central (CONOVER, 1956; HERMAN *et al.*, 1968; SAGE et HERMAN, 1972). DEVEY (1948) a observé un cycle similaire pour ces mêmes espèces dans le grand étang de Tisbury. Au Japon, UEDA (1987) a décrit la succession d'*A. hudsonica* et d'*A. omori*. En Australie, GREENWOOD (1981) mentionne le même phénomène entre *A. tranteri* et *A. pacifica*. En Espagne, ALCARAZ (1983) fait état du remplacement mutuel de quatre espèces d'*Acartia* le long de l'axe de la Ria de Vigo.

Dans la plupart de ces cas, la température et/ou la salinité sont considérées comme les facteurs explicatifs. Cependant d'après nos observations dans d'autres milieux de la région, notamment sur l'estuaire de la Gambie, et d'après les travaux d'autres auteurs (BAINBRIDGE, 1960; GAERTNER, 1985; PAGE, 1984), il apparaît que chacune de ces espèces est capable en l'absence des autres de bien se développer à des températures et/ou des salinités auxquelles elle était éliminée en Casamance.

Les deux variables, température et salinité, sont donc insuffisantes pour rendre compte des successions spatio-temporelles observées en Casamance : la compétition pour les ressources trophiques doit être invoquée.

D'une manière générale, les espèces d'*Acartia* sont omnivores (TURNER, 1984) et les différences trophiques sont faibles (GREENWOOD, 1981). TRANTER et

(1) Significatif au seuil de 0,01.



- * Echantillons récoltés à Adéane.
- ▼ Echantillons récoltés à Ziguinchor.
- Echantillons récoltés à la Pointe Saint-Georges.
- Adéane = barycentre des échantillons récoltés à Adéane.
- Ziguinchor = barycentre des échantillons récoltés à Ziguinchor.
- Pointe = barycentre des échantillons récoltés à la Pointe Saint-Georges.
- S. salée = barycentre des échantillons récoltés durant la saison salée.
- S. dessalée = barycentre des échantillons récoltés durant la saison dessalée.
- S. chaude = barycentre des échantillons récoltés durant la saison chaude.
- S. froide = barycentre des échantillons récoltés durant la saison froide.

FIG. 10. — Analyse factorielle des correspondances. AG = *A. grani*; AP = *Acartia plumosa*; AC = *A. clausi*; SA = salinité; TE = température. Les nombres indiquent les mois auxquels les échantillons ont été récoltés, le signe'' indique l'année 1986, le signe' l'année 1985. L'absence de signe indique l'année 1984. Correspondence analysis. AG = *A. grani*; AP = *Acartia plumosa*; AC = *A. clausi*; SA = salinity; TE = temperature. The numbers indicate the months during which the samples were collected, the mark'' indicates the year 1986, and the mark' the year 1985. The lack of mark indicates the year 1984.

ABRAHAM (1971), après un examen détaillé de sept espèces d'*Acartia* dont *A. clausi* et *A. plumosa*, concluent qu'elles ont des pièces buccales identiques et utilisent probablement le même type d'aliment. De plus, les pièces buccales des trois espèces de la Casamance ont une forme voisine ce qui, selon TRANTER et ABRAHAM (1971), suggère que le type

d'aliment est le même; d'où une compétition pour les ressources trophiques. Cette compétition interspécifique a déjà été signalée dans l'estuaire du Saloum par SERET (1985).

Ces trois espèces sont en compétition et c'est la salinité ou la température ou une combinaison des deux qui détermine l'issue de la compétition :

TABLEAU III

Conditions halines et thermiques déterminant la dominance des espèces
Salinity and temperature conditions determining species dominance

Salinités Températures	< 34‰	34 - 41‰	41 - 48‰	> 48‰
Basse T < 24°C	<i>A. plumosa</i>	<i>A. clausi</i>	<i>A. clausi</i>	<i>A. grani</i>
Intermédiaire 24 ≤ T < 28°C	<i>A. plumosa</i>	<i>A. plumosa</i>	<i>A. grani</i> ou <i>A. plumosa</i>	<i>A. grani</i>
Elevée T > 28°C	<i>A. plumosa</i>	<i>A. plumosa</i>	<i>A. grani</i> ou <i>A. plumosa</i>	<i>A. grani</i>

chacune de ces espèces ayant des optima thermiques et halins à l'intérieur desquels elle est plus efficace que les autres.

Quand *A. grani* et *A. plumosa* sont présents à des températures comprises entre 24 et 32 °C, la salinité détermine l'espèce dominante : les salinités inférieures à 41 ‰ sont favorables à *A. plumosa* alors qu'au-dessus de 49 ‰ c'est *A. grani* qui devient plus abondant. Entre 41 et 49 ‰, chacune des deux espèces peut dominer. Aux températures relativement faibles, de l'ordre de 22-24 °C, *A. grani* est supplanté par *A. plumosa* tant que ce dernier peut supporter la salinité.

Entre *A. grani* et *A. clausi*, c'est surtout la température qui détermine l'espèce dominante : *A. grani* supportant mal les basses températures, alors qu'*A. clausi* s'y développe mieux (CONOVER, 1956). Cependant quand la salinité devient trop élevée, de l'ordre de 55 à 60 ‰, *A. clausi* disparaît quelle que soit la température.

Concernant *A. plumosa* et *A. clausi*, le premier est eurytherme alors que l'autre ne se développe bien qu'aux basses températures. Aux basses températures également, *A. clausi* ne peut dominer que quand la salinité est intermédiaire (entre 34 et 48 ‰). Le tableau III résume les conditions halines et thermiques qui déterminent la dominance d'une espèce donnée.

À la station 5, les salinités n'atteignent jamais des valeurs très élevées ce qui explique l'élimination d'*A. grani* par les deux autres espèces. À cette station l'alternance de cycle de dominance se fait entre *A. plumosa* et *A. clausi*. Durant les mois allant

de janvier à mai, les températures ne sont pas très élevées (22 à 27 °C) et les salinités sont relativement moyennes (40 à 45 ‰), *A. clausi* est dominant. En 1985, année durant laquelle les salinités ont été légèrement plus fortes qu'en 1984, la dominance d'*A. clausi* a commencé un peu plus tôt. De mai à octobre les températures sont élevées et *A. plumosa* domine.

À la station 13, on voit apparaître *A. Grani* qui devient dominant durant les mois les plus salés.

Par rapport à la station 13, on constate une augmentation de la dominance d'*A. grani* à la station 18. Ceci est à mettre en relation avec les salinités plus élevées qu'on y trouve.

La répartition spatiale de la dominance des *Acartia* dans la Casamance dépend apparemment en grande partie de la salinité. Durant la saison la moins salée (fig. 7A), les salinités relativement faibles aux stations 5 et 13 favorisent le développement d'*A. plumosa* qui est alors l'espèce la plus abondante. Quand les salinités sont intermédiaires (fig. 7B) (février, mars), *A. clausi* supplante *A. plumosa* et devient dominant aux stations 5 et 13.

En amont de la station 18, les salinités ont presque toujours été élevées au cours de la période d'étude ce qui explique qu'*A. grani* a toujours été dominant.

La diminution de la dominance d'*A. clausi* et d'*A. plumosa*, ainsi que l'augmentation de celle d'*A. grani* de l'aval vers l'amont, sont à mettre en relation avec le gradient positif de salinité qui existe de l'embouchure vers l'amont.

Manuscrit accepté par le Comité de Rédaction le 30 juin 1990

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALCARAZ (M.), 1983. — Coexistence and segregation of congeneric pelagic copepods : spatial distribution of the *Acartia* complex in The Ria of Vigo (NW of Spain). *J. Plankton Res.*, 5 (6) : 891-900.
- Anonyme, 1968. — Zooplankton sampling. *Unesco Monogr. Oceanogr.*, 2, 174 pp.
- BAINBRIDGE (V.), 1960. — The plankton of inshore waters off Freetown, Sierra Leone. *Colon. off. Fish. Publ.*, 13 : 1-48.
- BINET (D.) et DESSIER (A.), 1971. — Premières données sur les copépodes pélagiques de la région congolaise. I. Liste des espèces et notes écologiques. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, XV (2) : 89-109.
- CONOVER (R. J.), 1956. — Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. VI. Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 15 : 156-233.
- DEEVEY (G. B.), 1948. — The zooplankton of Tisbury Great pond. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 12 (1) : 1-44.
- DIOUF (P. S.), 1985. — Variations spatio-temporelles du zooplancton de la Casamance. *Mém. Conf. CRODT*, 69 pp.
- DIOUF (P. S.) et DIALLO (A.), 1987. — Variations spatio-temporelles du zooplancton d'un estuaire hyperhalin : la Casamance. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 20 (3-4) : 257-269.
- FRONTIER (S.), 1974. — Contribution à la connaissance d'un écosystème néritique tropical : étude descriptive et statistique du peuplement zooplanctonique de la région de Nosy-Be (Madagascar). Thèse Doct. État Univ. Aix-Marseille, 268 pp., *multigr.*
- GAERTNER (M.), 1985. — Étude du zooplancton côtier de la baie de Dakar et son utilisation par les poissons comme source de nourriture. Thèse Doct. 3^e Cycle Univ. Bretagne occidentale, 141 pp., *multigr.*
- GREENWOOD (J. G.), 1981. — Occurrence of congeneric pairs of *Acartia* and *Pseudodiaptomus* species (Copepoda, Calanoida) in Moreton Bay, Queensland. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 13 (5) : 591-596.
- HEDGPETH (J. W.), 1967. — Ecological aspect of the Laguna madre, a hyperhaline estuary. *Am. Assoc. Adv. Sci. Publ.*, 83 : 407-419.
- HERMAN (S. S.), MIHURSKY (J. A.) and Mc ERLAND (A. J.), 1968. — Zooplankton and environmental characteristics of the Patuxent River estuary 1963-1965. *Chesapeake Sci.*, 9 : 67-82.
- JEFFRIES (H. P.), 1962. — Succession of two *Acartia* species in estuaries. *Limnol. Oceanogr.*, 7 : 354-364.
- JEFFRIES (H. P.), 1967. — Saturation of congeneric associates. In : Estuaries. *Am. Assoc. Adv. Sci. Publ.*, 83 : 500-508.
- PAGE (D.), 1984. — Zooplankton In : Plankton assemblages of the Gambia River, West Africa. *Work. Doc. GRBS*, 50 : 8-45.
- PAGÈS (J.), DEBENAY (J.-P.) et LEBRUSQ (J.-Y.), 1987. — L'environnement estuarien de la Casamance. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 20 (3-4) : 191-202.
- SAGE (L. E.) and HERMAN (S. S.), 1972. — Zooplankton of the Sandy Hook Bay area. *N. J. Chesapeake Sci.*, 13 : 29-39.
- SERET (C.), 1985. — Zooplancton de l'estuaire du Sine Saloum. *Rapp. Unesco Sci. Mer*, 32 : 67-71.
- TRANter (D. J.) and ABRAHAM (S.), 1971. — Coexistence of species of Acartiidae in the Cochin Backwater, a monsoon estuarine lagoon. *Mar. Biol.*, 11 : 222-241.
- TURNER (J. T.), 1984. — Feeding ecology of some zooplankters that are important prey items of larval fish. *NOAA tech. Rep. NMFS*, 7, 28 pp.
- UEDA (H.), 1987. — Temporal and spatial distribution of the two closely related species, *Acartia omorii* and *Acartia hudsonica* (Copepoda, Calanoida), in a small inlet water of Japan. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 24 (5) : 691-700.
- WOOLDRIDGE (T.) and MELVILLE-SMITH (R.), 1979. — Copepod succession in two South African estuaries. *J. Plank. Res.*, 1 (2) : 329-341.