

## Article

---

« Phytoplancton du lac municipal de Yaoundé (Cameroun) : Succession écologique et structure des peuplements »

N. Kemka, T. Njine, S. H. Zébazé Togouet, D. Niyitegeka, M. Nola, A. Monkiedje, J. Demannou et S. Foto Menbohan

*Revue des sciences de l'eau / Journal of Water Science*, vol. 17, n° 3, 2004, p. 301-316.

Pour citer cet article, utiliser l'information suivante :

URI: <http://id.erudit.org/iderudit/705535ar>

DOI: 10.7202/705535ar

Note : les règles d'écriture des références bibliographiques peuvent varier selon les différents domaines du savoir.

---

Ce document est protégé par la loi sur le droit d'auteur. L'utilisation des services d'Érudit (y compris la reproduction) est assujettie à sa politique d'utilisation que vous pouvez consulter à l'URI <https://apropos.erudit.org/fr/usagers/politique-dutilisation/>

---

Érudit est un consortium interuniversitaire sans but lucratif composé de l'Université de Montréal, l'Université Laval et l'Université du Québec à Montréal. Il a pour mission la promotion et la valorisation de la recherche. Érudit offre des services d'édition numérique de documents scientifiques depuis 1998.

Pour communiquer avec les responsables d'Érudit : [info@erudit.org](mailto:info@erudit.org)

# Phytoplancton du lac municipal de Yaoundé (Cameroun): succession écologique et structure des peuplements

Phytoplankton of the Yaounde municipal lake (Cameroon): ecological succession and populations structure

N. KEMKA\*<sup>2</sup>, T. NJINÉ<sup>1</sup>, S. H. ZÉBAZÉ TOGOUET<sup>1</sup>, D. NIYITEGEKA<sup>1</sup>,  
M. NOLA<sup>1</sup>, A. MONKIEDJE<sup>1</sup>, J. DEMANOU<sup>1</sup>, S. FOTO MENBOHAN<sup>1</sup>

Reçu le 20 mars 2002, accepté le 8 janvier 2004\*\*.

## SUMMARY

The Yaounde municipal lake (3°52'N, 11°32'E) is a shallow hypertrophic water body ( $Z_{\max} = 4.3$  m), situated downtown Yaounde. It is an artificial lake resulting from a dam constructed in 1951 across a small river named Mingoa. Like many other water bodies in urbanised areas, this ecosystem switched rapidly from being mesotrophic to hypertrophic during the 1980's, due to the expansion of human activity and an inefficient treatment of wastewater in its catchment area. This study was carried out with the objective to analyse the ecological succession and the spatio-temporal fluctuations of the phytoplankton population structure in this shallow equatorial lake. Samples were collected at weekly intervals from November 1996 to December 1997, at a station near its central zone (depth = 3.5 m), using an opaque horizontal PVC Van Dorn sampler. Sampling operations were conducted at the following levels: surface; - 0.5 m; - 1 m; - 1.5 m and - 2.5 m.

Individual phytoplankton from 1% iodine acid preserved subsamples (BOURRELLY, 1990) were enumerated with an inverted microscope (Olympus CK2) at 200X magnification, using a Sedgwick-Rafter counting cell, according to UTHERMÖHL (1958). At least 400 individuals (colonies, bundles or trichomes, depending on existing life forms) were counted on each subsample. Specific biomass was then obtained using the biovolume method. To evaluate the population structure dynamics, the SHANNON and WEAVER (1949) specific diversity index method and the evenness (PIELOU, 1966) method were computerized using specific biomass, the evenness being the

1. Université de Yaoundé 1, Laboratoire de Biologie Générale – B.P. 812 – Yaoundé – Cameroun.

2 Institut de Recherches Géologiques et Minières – Centre de Recherches Hydrologiques – B.P. 4110 Nlongkak – Yaoundé – Cameroun.

\* Correspondance: E-mail : kemkan@yahoo.fr.

\*\* Les commentaires seront reçus jusqu'au 30 avril 2005.

ratio between the real and the maximal diversity ( $\log_2 S$ , where  $S$  is the number of species). Also, rank-frequency diagrams were carried out in logarithmic co-ordinates according to FRONTIER (1969), using integrated samples obtained from grab samples collected over the entire water column.

Cell densities were highest in the uppermost meter of the water column at the beginning of the rainy season, due to the exponential development of species such as *Planktothrix mougeotii*, *Chlamydomonas* sp., *Eudorina elegans*, *Euglena gracilis*, *Gonyostomum semen*, *Euglena texta*, *Phacus helicoïdes*, *Closterium limneticum*, *Cryptomonas ovata*, *Peridinium* cf. *gutwinskiï*, *Trachelomonas hispida* var. *crenulato-collis* and *Cyclotella meneghiniana*. The specific diversity index varied 0.68 and 4.64 bits/ $\mu\text{g}$ , and values gradually decreased from the first uppermost meter to the bottom of the water column. Evenness varied from 0.14 to 0.84 with a somewhat similar spatio-temporal variation as the diversity index. Low values of these descriptors generally correspond to the presence of a highly dominant species. The rank-frequency diagrams were mainly S-shaped, indicating the predominance of one species which in this study was either *Chlamydomonas* sp or *Planktothrix mougeotii*.

A simultaneous analysis of the ecological succession and the spatio-temporal variations of the phytoplanktonic structure revealed that the functioning of this ecosystem was essentially allogenic in nature and was strongly influenced by the supply of decayed organic matter from the Mingoa stream, and effluents from ministerial buildings and hotels located near the lake. This permanent supply of abundant biogenic elements, coupled with the low depth of the ecosystem, makes it vulnerable. Ecological succession, frequently limited to the pioneer stages (1 and 1'), reflected the briefness of different phases of phytoplankton growth, and the consequences of disturbances regularly undergone by the phytoplankton community. The second stage was scarcely reached while the third was absent. These successions were mainly controlled by rainfall, as well as wind, which is responsible for the mixing of such a shallow water column.

These results can be considered important for the Yaounde municipal lake and other water bodies close to densely populated areas in Cameroon for which there is no management plan. Urgent actions need to be carried out to rehabilitate this ecosystem that fluctuates between the eutrophic and hyper-trophic status.

**Key words:** *phytoplankton, specific diversity, evenness, rank-frequency diagrams, hypereutrophic lake, central Africa.*

## RÉSUMÉ

L'évolution spatio-temporelle, qualitative et quantitative du peuplement phytoplanktonique a été suivie au lac municipal de Yaoundé. Pour cela des prélèvements hebdomadaires ont été effectués de novembre 1996 à décembre 1997, au niveau d'une station de la zone centrale du lac.

Trois descripteurs (indice de diversité spécifique, régularité et diagrammes rangs-fréquences) ont été utilisés pour l'analyse de la dynamique de la structure du peuplement. L'indice de diversité spécifique obtenu à partir des biomasses spécifiques, par la formule dérivée de celle de SHANNON et WEAVER (1949), est compris entre 0,68 et 4,64 bits/ $\mu\text{g}$ . La régularité (PIELOU, 1966) varie de 0,14 à 0,84 ; les faibles valeurs correspondant dans l'ensemble à la présence des espèces fortement dominantes. Les profils des diagrammes rangs-fréquences, établis en coordonnées log-log, associés aux faibles valeurs de la diversité, sont essentiellement caractéristiques des stades pionniers (1 et 1') de l'évolution d'un lac tel que décrits par MARGALEF (1967) et FRONTIER (1976). Le stade 2 est rare alors que le stade 3 est absent.

Une analyse simultanée basée sur les variations spatio-temporelles de la densité cellulaire et de l'indice de diversité spécifique, sur les valeurs de la

régularité, et sur les profils des diagrammes rangs-fréquences révèle le caractère immature permanent des populations phytoplanctoniques inféodées à ce biotope, et caractérise ainsi un milieu eutrophe à hypereutrophe où aucun stade d'équilibre n'est atteint. La richesse du milieu en éléments biogènes et sa faible profondeur ( $Z_{\max} = 4,3$  m) sont à l'origine de sa vulnérabilité. L'événement susceptible d'interrompre la succession des populations s'est avéré être le brassage des eaux, provoqué aussi bien par les pluies que les vents dont l'énergie cinétique est fréquemment suffisante pour entraîner un brassage complet d'une colonne d'eau de hauteur aussi faible.

**Mots clés :** *phytoplancton, diversité spécifique, régularité, diagrammes rangs-fréquences, lac hypereutrophe, Afrique centrale.*

## 1 - INTRODUCTION

Situé en plein cœur de la ville de Yaoundé, le lac municipal de Yaoundé a jusqu'en 1975 fait la joie et la fierté des populations locales et des touristes par son club nautique. Suite à son exposition prolongée aux effluents non traités provenant du lotissement SIC de « Grand-Messa » (NJINÉ *et al.*, 2001), et aux eaux résiduaires de l'hôtel des députés et autres constructions sur son bassin-versant, ce plan d'eau présente aujourd'hui un statut eutrophe à hypereutrophe (KEMKA *et al.*, 2003). Sa situation en milieu urbain prédisposerait son fonctionnement à des perturbations assez fréquentes, en même temps que sa faible profondeur le rendrait vulnérable à l'action du vent et aux actions anthropiques.

C'est dans ce contexte de fréquentes perturbations physiques, chimiques et biologiques, que nous nous sommes interrogés sur l'évolution du niveau de structuration du peuplement phytoplanctonique de cet écosystème. Le problème de la structuration du peuplement phytoplanctonique et par conséquent de la stabilité/maturité des écosystèmes aquatiques a fait l'objet de nombreuses études en milieu marin (MARGALEF, 1961, 1968 ; TRAVERS, 1971) et en milieu lacustre (LTIS, 1974 ; DEVAUX, 1976, 1980 ; LAZZARO, 1981 ; SOMMER *et al.*, 1986 ; AMBLARD, 1992). Il en ressort que la périodicité du phytoplancton apparaît comme une succession autogénique pouvant être coupée par des perturbations allogéniques de l'environnement physique, susceptibles de changer la direction de la succession (REYNOLDS, 1988a). C'est la raison pour laquelle les successions phytoplanctoniques dans les lacs de petite taille, non stratifiés, très sensibles à l'action du vent ou dans les étangs sont imprévisibles (AMBLARD, 1988, 1992). Elles présentent en effet des stades juvéniles dans la mesure où la succession autogénique est fréquemment brisée et dépend essentiellement de la stochasticité météorologique (SOMMER *et al.*, 1986). Mais la majeure partie des prospections réalisées a porté sur des milieux oligo- ou mésotrophes. Par rapport aux plans d'eau eutrophes ou hypereutrophes généralement peu profonds, ces derniers sont caractérisés par leur plus grande stabilité physique, facteur qui favorise l'évolution de l'écosystème vers des états de plus grande maturité. Par ailleurs, dans ces milieux relativement pauvres en éléments biogènes, et surtout en régions tempérées, le développement des principales espèces phytoplanctoniques suit un

schéma général relativement constant d'une année à l'autre (DEVAUX, 1980). Une telle reproductibilité dans le temps de séquences d'apparition des espèces phytoplanctoniques est plus aléatoire dans des lacs eutrophes, thermiquement non stratifiés et à flux élevé de matières (SOMMER *et al.*, 1986), et où la taxocénose atteint rarement un niveau de structuration élevé et durable (AMBLARD, 1987, 1992).

L'objectif de la présente étude est donc de déterminer la structure des populations phytoplanctoniques du lac municipal de Yaoundé, et de suivre l'évolution de cette dernière au cours d'un cycle annuel de prélèvements. Trois descripteurs classiques de la structure des peuplements, l'indice de diversité spécifique, la régularité et les diagrammes rangs-fréquences, ont été utilisés, conformément à DEVAUX (1980) et AMBLARD (1987) qui préconisent l'emploi simultané de plusieurs descripteurs pour une meilleure appréciation du degré de maturité d'un écosystème lacustre.

Enfin, les résultats présentés ici font partie d'une étude globale du lac municipal de Yaoundé, alliant la qualité physico-chimique, la dynamique, la structure et l'activité métabolique des différents compartiments planctoniques de ce plan d'eau.

## 2 – MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 2.1 Site d'étude et échantillonnage

Le lac municipal de Yaoundé (3°52'N, 11°32'E) est en réalité un vaste étang de retenue, créé en 1951 par un barrage sur la rivière Mingoa. Ses caractéristiques morphométriques sont présentées dans le tableau I. Sa superficie originelle de 78 000 m<sup>2</sup> s'est trouvée progressivement réduite suite à l'avancée en milieu pélagique des macrophytes tels que *Ipomea aquatica*, *Cyclosorus striatus*, *Pistia stratiotes*, *Leersia hexandra*, *Commelina benghalensis*, *Impatiense irvingii*, *Nymphaea alba*. Il est alimenté principalement par le Mingoa qui lui sert également d'émissaire.

Le climat yaoundéen (SUCHEL, 1972) est de type équatorial, chaud et humide, mais atténué par l'altitude. Ce climat est caractérisé par des précipitations modérées (1576 mm/an) et une température qui varie peu au cours du temps. Les caractéristiques climatiques permettent de distinguer 4 saisons de durées variables d'une année à l'autre (KUETE, 1977), et dont la répartition générale est la suivante : une grande saison sèche (mi-novembre – mi-mars), une petite saison de pluies (mi-mars – fin juin), une petite saison sèche (Juillet – mi-août), et une grande saison de pluies (mi-août – mi-novembre). Les variations météorologiques (vents et pluviométrie) relevées à la station météorologique de l'aéroport militaire de Yaoundé pendant la période d'étude sont présentées à la figure 1.

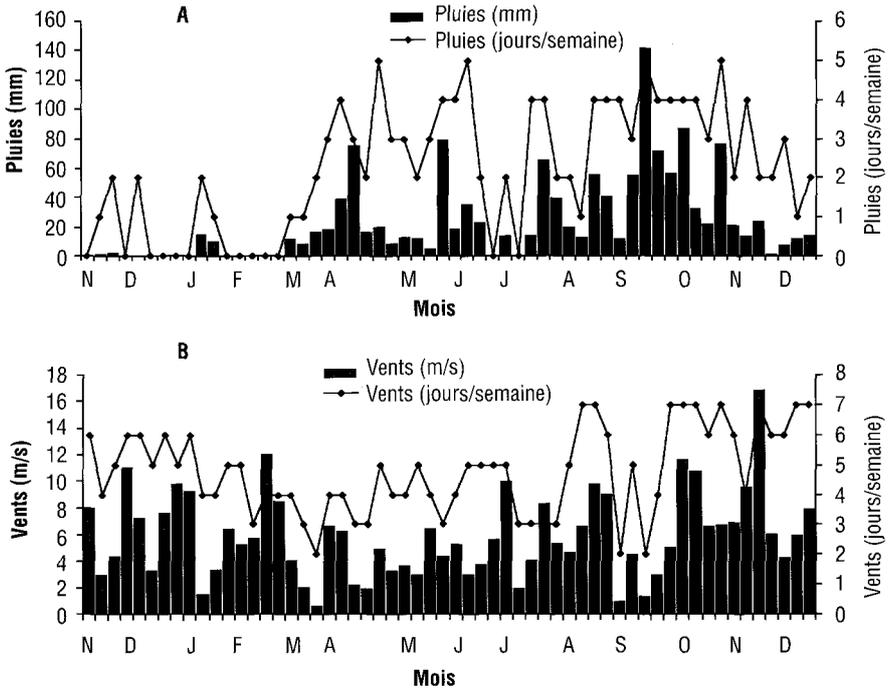
Cette étude a été réalisée de novembre 1996 à décembre 1997. Les prélèvements hebdomadaires ont été effectués à la verticale d'une station dans la zone centrale du lac, à l'aide d'une bouteille de type Van Dorn opaque montée

horizontalement, en raison de la faible profondeur du plan d'eau. L'échantillonnage a été réalisé en surface, à 0,5 ; 1, 1,5 et 2,5 m de profondeur.

**Tableau 1** Caractéristiques morphométriques du lac municipal de Yaoundé.

**Table 1** Morphometric characteristics of the Yaounde municipal lake.

Caractéristiques	Valeurs
Altitude du plan d'eau	710.8 m
Longueur maximale de la zone pélagique	538.5 m
Largeur maximale de la zone pélagique	237 m
Superficie de la zone pélagique	$6,5 \cdot 10^4 \text{ m}^2$
Superficie couverte par l'herbier	$1,45 \cdot 10^4 \text{ m}^2$
Superficie totale (A)	$7,95 \cdot 10^4 \text{ m}^2$
Volume total (V)	$19 \cdot 10^4 \text{ m}^3$
Profondeur maximale ( $Z_{\max}$ )	4,3 m
Profondeur moyenne ( $Z_m$ )	2,4 m
Le rapport $Z / Z_{\max}$	0,55
Superficie du bassin versant	$80 \cdot 10^3 \text{ m}^2$
Indice de creux du lac ( $Z_{\max} / \sqrt{A}$ )	0,0152



**Figure 1** Pluviométrie (A) et régime des vents (B) dans la région de Yaoundé de novembre 1996 à décembre 1997.

*Rainfall (A) and wind regime (B) in the Yaounde region from November 1996 to December 1997.*

## 2.2 Quantification du phytoplancton

Les dénombrements cellulaires dans les échantillons fixés au lugol (BOURRELLY, 1990) ont été effectués au microscope inversé (Olympus CK<sub>2</sub>), dans des cuves de type Sedgwick-Rafter selon la méthode d'UTERMÖHL (1958). Le minimum d'unités (cellule, filament, cénobe ou colonie) dénombrées par répliquât d'un échantillon a été fixé à 400, afin d'avoir une exactitude de  $\pm 10\%$  à 95 % d'intervalle de confiance (LUND *et al.*, 1958). Les biomasses spécifiques ont ensuite été calculées par la méthode des biovolumes, les mensurations étant faites sur une centaine d'individus par espèce. Pour la conversion du biovolume en biomasse fraîche, nous avons utilisé la relation  $1 \mu\text{g} = 10^6 \mu\text{m}^3$ . Comme TRAVERS (1971), ALEYA *et al.* (1988), nous avons représenté les variations spatio-temporelles de la densité des populations phytoplanctoniques par des isoplethes, après transformation logarithmique des données.

## 2.3 Structure du peuplement phytoplanctonique

Le caractère annuel de l'étude nous a permis de réaliser une dynamique de la structure de la communauté d'algues planctoniques identifiées. Pour y parvenir, nous avons utilisé trois descripteurs:

L'indice de diversité est une mesure de la distribution des effectifs spécifiques au sein du peuplement total (VIERA DA SILVA, 1979). Il renseigne donc indirectement sur le niveau de maturation du peuplement ; les peuplements pionniers étant caractérisés par un faible nombre d'espèces à effectifs élevés (stratégies *r*) alors qu'à « maturité », le peuplement est composé de nombreuses espèces présentant chacune des effectifs plus faibles (stratégies *K*). Dans la première situation, l'indice de diversité est faible alors qu'il est élevé dans la deuxième. Lorsqu'il est relatif à des échantillons provenant successivement d'un même peuplement, ces variations permettent d'apprécier le degré de maturation du peuplement (ILTIS, 1974). L'indice de diversité  $H'$  dérivé de celui de SHANNON et WEAVER (1949) par l'utilisation des biomasses spécifiques a été utilisé. Nous l'avons calculé selon la formule (1) établie par SOMMER (1993) :

$$(1) \quad H' = - \sum_{i=1}^S p_i \times \log_2 p_i$$

où  $p_i$  = biomasse de l'espèce *i* / biomasse totale de l'échantillon,

$S$  = nombre d'espèces de l'échantillon,

$H'$  exprime la diversité spécifique en bits /  $\mu\text{g}$ .

Pour caractériser la structure et le stade d'évolution des populations phytoplanctoniques étudiées, nous avons également tenu compte de la régularité (PIELOU, 1966), définie par le rapport entre la diversité réelle et la diversité maximale. Cette dernière suppose une équirépartition des individus entre les espèces présentes, et est obtenue par la formule (2)

$$(2) \quad H_{\text{max}} = \log_2 S \quad (\text{FRONTIER, 1976 ; LAZZARO, 1981}).$$

Étant donné que l'indice de diversité et la régularité ne permettent que de caractériser globalement la structure d'une population (DEVAUX, 1976), nous avons eu recours aux diagrammes rangs-fréquences pour visualiser l'évolution de la population phytoplanctonique du lac tout au long de la période d'étude.

Ces diagrammes ont été réalisés en coordonnées logarithmiques (FRONTIER, 1969), à partir des biomasses spécifiques.

Des fortes concentrations de certaines espèces à certaines profondeurs (essaims) étant fréquemment observées, nous avons réalisé des diagrammes rangs-fréquences en utilisant des échantillons intégrés à partir des échantillons ponctuels de la colonne d'eau. Ces échantillons intégrés présentent l'avantage « d'exclure » les essaims (FRONTIER, 1976).

L'influence des facteurs météorologiques sur le niveau de maturation du peuplement phytoplanctonique a été recherchée en utilisant la méthode step-wise de la régression linéaire multiple. Pour cela, l'indice de diversité spécifique ( $H'$ ) et le stade de la succession écologique (1, 1', 2) ont successivement été utilisés comme variables dépendantes. Les paramètres liés au régime des pluies (importance quantitative, fréquence), au régime des vents (vitesse, fréquence), et l'insolation ont été considérés comme prédicteurs.

### 3 - RÉSULTATS

#### 3.1 Successions des espèces phytoplanctoniques

La succession des espèces dominantes est présentée dans le tableau 2. Au début des prospections et ce jusqu'en début décembre 1996, c'est *Gonyostomon semen* qui est l'espèce dominante du peuplement phytoplanctonique dans ce lac. Elle est accompagnée dans cette poussée par *Euglena gracilis*. Au fur et à mesure que les pluies se raréfient, ces espèces dominantes globalement caractérisées par leur grande taille, sont remplacées par des espèces de taille relativement petite. C'est ainsi que de décembre à début février, on assiste à une phase de croissance rapide de la Cyanophyceae *Planktothrix mougeotii*, puis de la Chlorophyceae *Chlamydomonas* sp.

À cette période de fortes densités cellulaires (figure 2A), succède une phase d'instabilité relative de la structure du peuplement, pendant laquelle plusieurs espèces deviennent dominantes tour à tour. Il s'agit de *Cryptomonas ovata*, *Micractinium pusillum* et *Eudorina elegans*. Elle est en outre marquée par des effectifs relativement faibles.

À partir de la deuxième moitié du mois de mars 1997, coïncidant avec le retour des pluies, on note dans le lac une multiplication rapide de la Diatomée *Cyclotella meneghiniana* dont la prédominance n'est que de courte durée car à la mi-avril, c'est la Volvocale *Chlamydomonas* sp. qui présente une brève et importante phase de croissance qui lui permet de dominer le peuplement. À la fin du mois d'avril 1997, le milieu est plutôt favorable à un développement de *Cryptomonas* sp. qui va ensuite décliner très rapidement pour de nouveau laisser la place en début mai 1997 à *Chlamydomonas* sp.

Du mois de juin et jusqu'en fin juillet 1997, on note une série des brefs développements marqués par une rapide succession de *Cryptomonas ovata*, *Kirchneriella contorta*, *Euglena gracilis*, *Planktothrix mougeotii*, *Cryptomonas* sp. et *Synura* cf. *uvella* qui, en réalité, coexistent alors dans le lac sans qu'aucune d'elles ne se démarque véritablement.

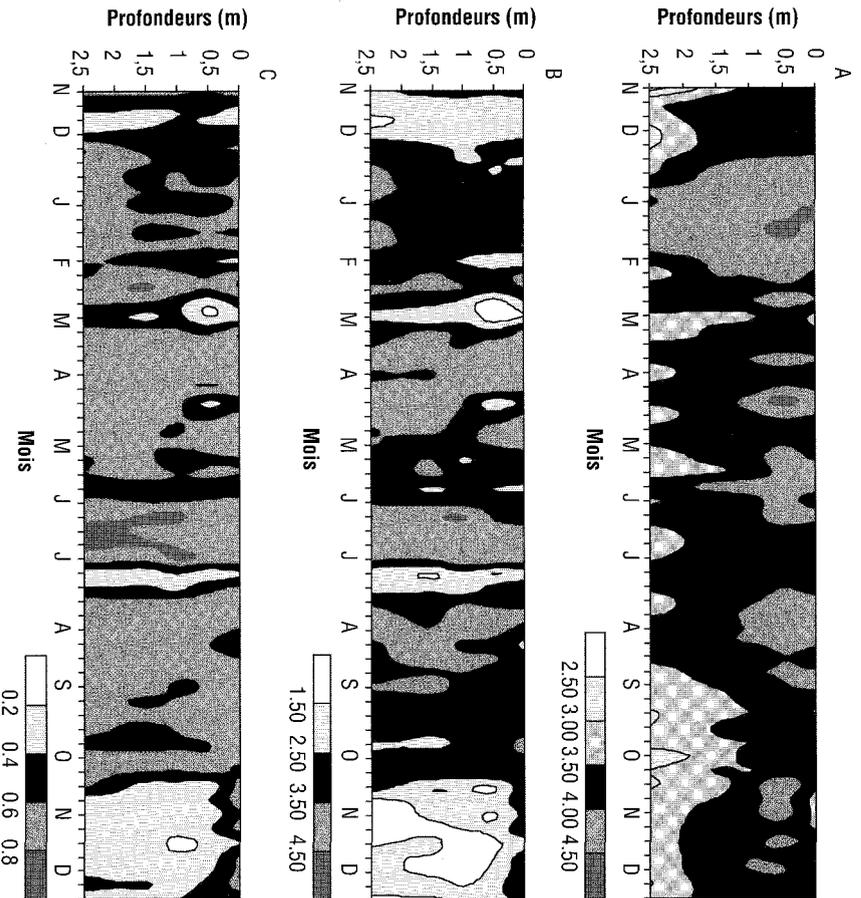
**Tableau 2** Succession et pourcentage de la densité (individus/ml) des espèces dominantes du phytoplancton au lac municipal de Yaoundé, de novembre 1996 à décembre 1997.

**Table 2** Succession and percentage of the density (individuals/ml) of the dominant phytoplanktonic species in the Yaounde municipal lake from November 1996 to December 1997.

Mois	1 <sup>er</sup> rang		2 <sup>e</sup> rang		Densité totale (ind./ml)
	Espèces	%	Espèces	%	
Nov. 1996	<i>Gonyostomum semen</i>	20	<i>Cryptomonas ovata</i>	18	3628
	<i>G. semen</i>	51	<i>C. ovata</i>	16	6512
	<i>G. semen</i>	57	<i>E. gracilis</i>	15	6258
Déc.	<i>G. semen</i>	37	<i>E. gracilis</i>	14	5307
	<i>Planktothrix mougeotii</i>	22	<i>E. gracilis</i>	21	4956
	<i>P. mougeotii</i>	44	<i>Trachelomonas volvocina</i>	14	1763
	<i>P. mougeotii</i>	48	<i>C. ovata</i>	12	15833
Jan. 1997	<i>P. mougeotii</i>	41	<i>Chlamydomonas</i> sp.	12	19477
	<i>Chlamydomonas</i> sp.	30	<i>P. mougeotii</i>	27	24724
	<i>Chlamydomonas</i> sp.	45	<i>P. mougeotii</i>	18	23401
	<i>Chlamydomonas</i> sp.	26	<i>P. mougeotii</i>	23	19881
Fév.	<i>Chlamydomonas</i> sp.	46	<i>P. mougeotii</i>	15	16063
	<i>Chlamydomonas</i> sp.	73	<i>P. mougeotii</i>	11	22981
	<i>C. ovata</i>	21	<i>Chlamydomonas</i> sp.	12	14145
	<i>Micractinium pusillum</i>	23	<i>T. volvocinopsis</i>	12	7674
Mars	<i>M. pusillum</i>	51	<i>Eudorina elegans</i>	12	12019
	<i>Eudorina elegans</i>	32	<i>T. volvocinopsis</i>	14	3801
	<i>C. ovata</i>	38	<i>T. volvocinopsis</i>	12	5171
Avr.	<i>C. ovata</i>	19	<i>T. volvocina</i>	13	6120
	<i>Cyclotella meneghiniana</i>	29	<i>T. volvocinopsis</i>	16	11001
	<i>C. meneghiniana</i>	42	<i>M. contortum</i>	10	8032
	<i>C. meneghiniana</i>	30	<i>Chlamydomonas</i> sp.	16	8176
Mai	<i>Chlamydomonas</i> sp.	82	<i>Closterium limneticum</i>	2	26379
	<i>Oocystis</i> sp.	12	<i>Cryptomonas</i> sp.	10	10390
	<i>Cryptomonas</i> sp.	37	<i>C. ovata</i>	9	7140
	<i>Chlamydomonas</i> sp.	11	<i>Kirchneriella contorta</i>	11	7033
Juin	<i>Chlamydomonas</i> sp.	33	<i>P. helicoïdes</i>	17	10455
	<i>Chlamydomonas</i> sp.	58	<i>P. helicoïdes</i>	7	14087
	<i>Chlamydomonas</i> sp.	80	<i>P. helicoïdes</i>	3	16353
	<i>Chlamydomonas</i> sp.	44	<i>C. ovata</i>	7	9008
Juil.	<i>C. ovata</i>	22	<i>K. contorta</i>	16	12920
	<i>C. ovata</i>	22	<i>K. contorta</i>	19	7925
	<i>K. contorta</i>	21	<i>Mallomonas</i> sp.	20	8027
	<i>K. contorta</i>	18	<i>Micractinium pusillum</i>	15	8342
Août	<i>E. gracilis</i>	24	<i>M. pusillum</i>	11	6027
	<i>P. mougeotii</i>	15	<i>E. gracilis</i>	13	7699
	<i>Cryptomonas</i> sp.	30	<i>P. mougeotii</i>	18	11187
	<i>Synura</i> cf. <i>uvella</i>	24	<i>Chlamydomonas</i> sp.	17	12949
Sept.	<i>P. mougeotii</i>	24	<i>Synura</i> cf. <i>uvella</i>	18	13605
	<i>P. mougeotii</i>	38	<i>Chlamydomonas</i> sp.	11	12542
	<i>P. mougeotii</i>	31	<i>Chlamydomonas</i> sp.	10	6876
	<i>P. mougeotii</i>	27	<i>Synura</i> cf. <i>uvella</i>	17	10093
Sept.	<i>P. mougeotii</i>	35	<i>Phacus helicoïdes</i>	7	9145
	<i>P. mougeotii</i>	17	<i>T. hispida</i> var. <i>crenulato-collis</i>	11	6507
	<i>T. hispida</i> var. <i>crenulato-collis</i>	20	<i>Chlamydomonas</i> sp.	18	6287
	<i>Chlamydomonas</i> sp.	16	<i>C. ovata</i>	12	6695
	<i>Cryptomonas</i> sp.	13	<i>Euglena anabaena</i>	13	5002

(suite)

Mois	1 <sup>er</sup> rang		2 <sup>e</sup> rang		Densité totale (ind./ml)
	Espèces	%	Espèces	%	
Oct.	<i>Phacus helicoides</i>	15	<i>P. cf. africanum</i>	11	6093
	<i>Pertidium cf. gurtwinski</i>	15	<i>P. helicoides</i>	12	4156
	<i>P. helicoides</i>	37	<i>Chlamydomonas</i> sp.	29	11447
	<i>P. helicoides</i>	36	<i>Chlamydomonas</i> sp.	21	7365
	<i>P. helicoides</i>	49	<i>P. cf. africanum</i>	13	8931
Nov.	<i>P. helicoides</i>	34	<i>P. cf. africanum</i>	19	5520
	<i>P. helicoides</i>	58	<i>P. cf. africanum</i>	11	8998
	<i>P. helicoides</i>	43	<i>R. tortuosum</i>	10	6647
	<i>P. helicoides</i>	45	<i>P. cf. africanum</i>	19	8349
	<i>P. helicoides</i>	33	<i>P. cf. africanum</i>	17	5191
Déc. 1997	<i>P. helicoides</i>	38	<i>P. cf. gurtwinski</i>	18	6711

**Figure 2**

Variations spatio-temporelles de la densité phytoplanktonique totale (log individus/ml) (A), de la diversité spécifique  $H'$  (bits/jug) (B) et de la régularité (C), de novembre 1996 à décembre 1997 au lac municipal de Yaoundé.

Spatio-temporal fluctuations of the total phytoplanktonic density (log individuals/ml) (A), the diversity index  $H'$  (bits/jug) (B), and the evenness (C) in the Yaounde municipal lake from November 1996 to December 1997.

Du début août jusqu'à la mi-septembre, la structure est relativement plus stable et *Planktothrix mougeotii* prédomine. Elle est alors accompagnée par *Chlamydomonas* sp. Les mois de septembre et d'octobre 1997 sont caractérisés par des densités cellulaires particulièrement faibles (figure 2A). Il s'agit des mois les plus pluvieux et on y enregistre également des tentatives de développement des espèces de grande taille, en l'occurrence *Trachelomonas hispida* var. *crenulatocollis*, *Cryptomonas ovata* et *Phacus helicoïdes*. Cette dernière espèce sera dominante de la mi-novembre à la fin de la prospection en décembre 1997. Elle est secondée par *Peridinium* cf. *gutwinskii*.

Dans l'ensemble, les fortes densités cellulaires coïncident avec des floraisons massives d'une espèce dominante (tableau 2, figure 2A). Cela s'observe notamment en janvier, à la mi-avril et en fin mai 1997 où *Chlamydomonas* sp. représente respectivement 73 %, 82 % et 80 % de la densité cellulaire totale du phytoplancton. Le peuplement phytoplanctonique des saisons de pluies est spécifiquement plus diversifié et est majoritairement constitué des espèces de grande taille. Les plus régulières sont *Euglena gracilis*, *Gonyostomum semen*, *Cryptomonas ovata*, *Trachelomonas hispida* var. *crenulatocollis*. Le fait qu'aucune espèce ne domine véritablement le peuplement phytoplanctonique pendant ces saisons confère alors à ce dernier des caractéristiques du stade 2 de la succession écologique. Les saisons sèches sont caractérisées par des espèces phytoplanctoniques en majorité de taille plus petite, et dont les plus importantes sont *Planktothrix mougeotii* et *Chlamydomonas* sp. Les peuplements correspondants sont peu diversifiés mais les importants effectifs de ces dernières espèces maintiennent dans la majeure partie du temps, la communauté dans les stades pionniers (1 et 1') de la succession écologique.

### 3.2 Indice de diversité spécifique

Les valeurs extrêmes de la diversité spécifique, leurs valeurs moyennes auxquelles sont associés les écart types respectifs sont présentées dans le tableau 3. La distribution spatio-temporelle des valeurs de l'indice de diversité fait l'objet de la figure 2B. Ces valeurs varient de 0,68 bit/ $\mu$ g (18 nov. 1997, - 1 m) à 4,64 bits/ $\mu$ g (10 juin, - 1 m) (tableau 3).

**Tableau 3** Valeurs extrêmes (Min., Max.), valeurs moyennes (Moy.) et écart types ( $\sigma$ ) de l'indice de diversité et de la régularité ( $n = 58$ ).

**Table 3** Extreme values (Min, Max), mean values (Moy) and standard deviations ( $\sigma$ ) of specific diversity and evenness ( $n = 58$ ).

Variables	Profondeurs (m)					
	0	0,5	1	1,5	2,5	
Indice de diversité ( $H'$ )	Min.	1,52	1,04	0,68	1,21	0,96
	Max.	4,28	4,31	4,64	4,47	4,13
	Moy $\pm \sigma$	3,12 $\pm$ 0,66	2,81 $\pm$ 0,85	2,87 $\pm$ 0,88	2,92 $\pm$ 0,90	2,93 $\pm$ 0,88
Régularité ( $H'/H_{max}$ )	Min.	0,31	0,21	0,14	0,24	0,21
	Max.	0,80	0,78	0,84	0,82	0,83
	Moy $\pm \sigma$	0,62 $\pm$ 0,12	0,55 $\pm$ 0,15	0,56 $\pm$ 0,16	0,57 $\pm$ 0,16	0,60 $\pm$ 0,16

Cette figure laisse apparaître trois périodes de successions complètes marquées par des chutes des valeurs de  $H'$  ; la première en fin novembre – début décembre, la seconde en fin février – début mars et la troisième au mois de juillet. Compte tenu de l'échelle utilisée, les trois périodes susmentionnées ont pour dénominateur commun une variation importante de la taille des espèces phytoplanctoniques dominantes du peuplement (tableau 2). En effet, les importantes biomasses relevées à ces périodes sont associées à la présence d'un nombre restreint d'espèces de grande taille.

### 3.3 Régularité

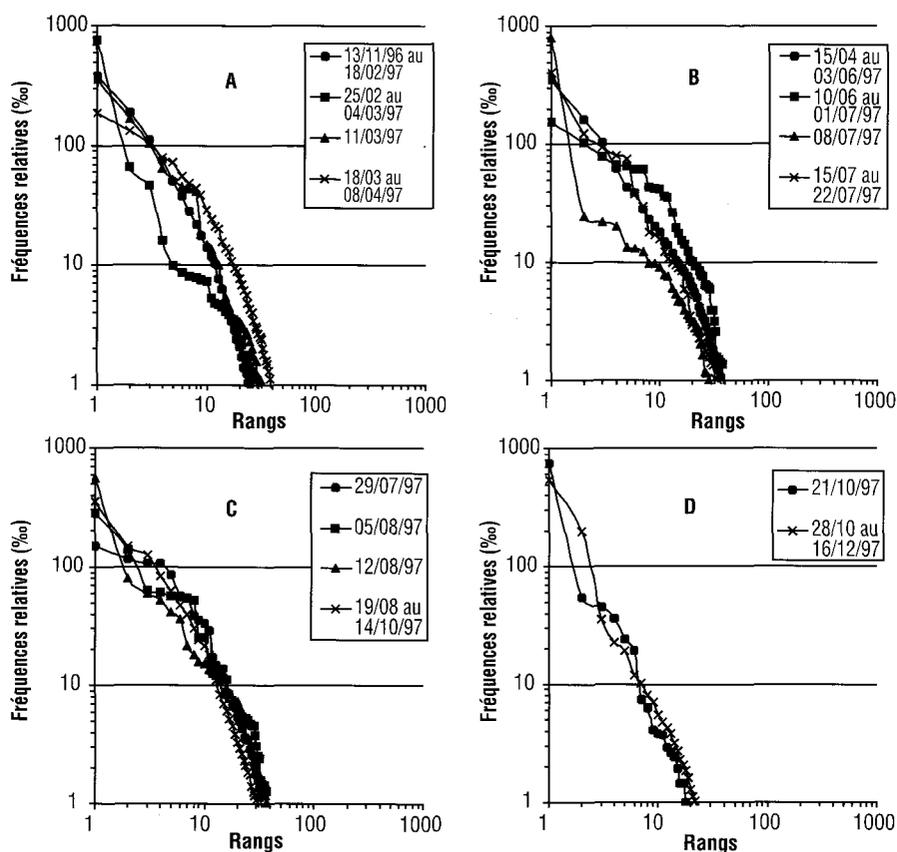
Les valeurs extrêmes (tableau 3) montrent que la régularité varie dans des limites assez grandes de 0,14 à 0,84. Ces larges gammes des valeurs de la régularité couplées à leurs variations spatio-temporelles (figure 2C) témoignent du caractère hétérogène du peuplement phytoplanctonique étudié qui serait régulièrement déséquilibré. Par ailleurs, la distribution spatio-temporelle des valeurs de ce paramètre montre que ce déséquilibre est beaucoup plus accentué dans les couches superficielles du lac.

La similitude entre les variations de la régularité et celles de l'indice de diversité spécifique est une preuve que ce dernier est plus influencé par la richesse spécifique que par une répartition plus ou moins équitable des espèces présentes instantanément dans ce milieu. Ainsi, comme pour la diversité spécifique, c'est aux fortes valeurs de la densité cellulaire globale que correspondent les faibles valeurs de la régularité. Ces faibles valeurs obtenues principalement en novembre 1996, janvier-février, et en avril-mai, coïncident globalement avec des communautés phytoplanctoniques essentiellement dominée par une seule espèce.

### 3.4 Diagrammes rangs-fréquences (DRF) et successions écologiques

Les variations du profil des diagrammes rangs-fréquences sont présentées sur la figure 3. Les DRF présentant la même allure pendant plusieurs semaines successives ont chaque fois été regroupés en un diagramme moyen.

Du 13 novembre 1996 au 18 février 1997, les parties antérieures gauches des diagrammes sont globalement rectilignes. Elles traduisent l'importance relative de la Raphidophyte *Gonyostomum semen* qui contribue jusqu'à 67 % (19 novembre) de la biomasse phytoplanctonique totale. Conjointement, l'indice de diversité croît modérément de 1,64 bits/ $\mu\text{g}$  (19 novembre) à 3,77 bits/ $\mu\text{g}$  (12 février) ; il s'agit des stades intermédiaires 1'. À partir du 25 février, on observe une évolution par tendance au retour des diagrammes associée à une baisse des valeurs de  $H'$ , alors voisines de 1 bit/ $\mu\text{g}$ . La forme en S des diagrammes est caractéristique d'un stade pionnier 1. *Eudorina elegans* domine très nettement avec 81 % (4 mars) de la biomasse phytoplanctonique. Ce stade est très bref puisque le 11 mars, le diagramme se linéarise, parallèlement avec une hausse des valeurs de  $H'$  qui atteint 3,32 bits/ $\mu\text{g}$ , correspondant ainsi à un stade 1'. Cette évolution aboutit le 18 mars à un stade 2, matérialisé par l'allure sensiblement parabolique des diagrammes, associée à une élévation considérable des valeurs de  $H'$  qui deviennent globalement supérieures à 4 bits/ $\mu\text{g}$  (figure 3A).



**Figure 3** Diagrammes rangs-fréquences (portant sur les biomasses spécifiques), des échantillons intégrés, au lac municipal de Yaoundé de novembre 1996 à décembre 1997.

*Ranks-frequency diagrams (based on specific biomass) of integrated samples, in the Yaounde municipal lake from November 1996 to December 1997.*

Une importante multiplication de *Chlamydomonas* sp. ramène le peuplement à un stade 1' qui s'étend du 15 avril au début du mois de juin (figure 3B). À ces stades de jeunesse succède un stade 2 (du 10 juin à début juillet), matérialisé par des diagrammes légèrement paraboliques et par des valeurs assez élevées de  $H'$ , atteignant 4,64 bits/ $\mu\text{g}$  (maximum absolu) le 10 juin. Le 8 juillet, le développement de *Euglena gracilis* est à l'origine des fortes biomasses qui confère à la taxocénose la structure typique d'un stade 1 ( $H' = 1,71$  bits/ $\mu\text{g}$ ), manifestation très localisée dans le temps, et auquel succède un stade 1' qui s'étend du 15 au 22 juillet. La diversité spécifique s'élève de ce fait jusqu'à 3,45 bits/ $\mu\text{g}$  le 15 juillet.

Un troisième stade d'équilibre (2) est relevé dans le milieu en fin juillet (figure 3C), conséquence de la présence de 3 espèces (*Synura* cf. *uvella*,

*Chlamydomonas* sp. et *Eulena gracilis*) représentant chacune 17 % de la biomasse totale, et qui se partagent le second rang après *Planktothrix mougeotii* (20 %). Le stade 3 ne sera pas atteint car à partir du mois d'août, les stades pionniers (1 et 1') persistent (figure 3C), dus aux prédominances successives de *Planktothrix mougeotii* et de *Phacus helicoïdes*. La diversité décroît progressivement au cours de cette période pour atteindre la valeur minimale absolue de 0,68 bit/ $\mu$ g relevée en fin novembre 1997.

L'analyse statistique par la régression linéaire multiple a permis d'isoler la fréquence d'épisodes pluvieux comme seul facteur ayant une influence significative ( $R = 0,324$  ;  $p = 0,013$ ) sur l'indice de diversité spécifique. Pour ce qui est du stade de la succession écologique, il est influencé significativement ( $R = 0,336$  ;  $p = 0,024$ ) seulement par la fréquence des vents (Tableau IV).

**Tableau 4** Analyse par la régression linéaire multiple (stepwise) des variations de  $H'$  et des différents stades de la succession écologique, par les facteurs météorologiques.

**Table 4** Stepwise multiple regression analysis for the diversity index  $H'$  and the ecological succession levels versus meteorological factors.

Variable dépendante	Prédicteur	Coefficient	Constante	$R^2$	p
Indice de diversité $H'$	Fréquence des pluies	0,137	2,659	0,105	0,013
Stades de la succession écologique	Fréquence des vents	$-9,66 \cdot 10^{-2}$	2,526	0,113	0,024

#### 4 – DISCUSSION

L'utilisation de l'indice de diversité dans l'appréciation du degré de maturation des peuplements phytoplanktoniques (FRONTIER, 1969 ; ILTIS, 1974 ) est applicable au lac municipal de Yaoundé ; une diversité faible caractérise une population jeune à haut pouvoir de multiplication avec prédominance d'une espèce ou d'un petit nombre d'espèces, tandis qu'une diversité élevée caractérise au contraire des populations sénescentes présentant une composition spécifique complexe. Cependant l'erreur due à la prise en compte comme unité des filaments, des cénobes et des colonies lors des opérations de dénombrements ne doit pas être négligée (TRAVERS, 1971; ILTIS, 1974). Les valeurs élevées de l'indice de diversité sont généralement obtenues pendant les saisons de pluies. Toutefois, compte tenu de la faible profondeur et de la petite taille de cet écosystème, les pluies diluviennes, par dilution font plutôt chuter la diversité spécifique à ses plus basses valeurs.

Contrairement aux lacs des milieux tempérés où les espèces dominantes des stades jeunes sont le plus souvent des Diatomées (DEVAUX, 1976, 1980 ; AMBLARD, 1992), c'est *Chlamydomonas* sp. et dans une moindre mesure *Planktothrix mougeotii* qui jouent ce rôle d'espèces pionnières au lac municipal

de Yaoundé. Elles ne sont que rarement remplacées dans ce rôle par *Micractinium pusillum* ou par *Cryptomonas* sp. dont les mensurations respectives s'insèrent aisément dans le même sillage que celles de *Chlamydomonas* sp. En dehors des diversités faibles ( $< 3$  bits/ $\mu\text{g}$ ) qui caractérisent assez bien les stades pionniers (1 et 1'), la correspondance entre le niveau de structuration de la taxocénose, jugé par la valeur de l'indice de diversité spécifique, et les différents stades de la succession écologique n'a pas été évidente.

Le parallélisme relevé entre les variations de l'indice de diversité spécifique et celles de la régularité indique en outre qu'au lac municipal de Yaoundé, on n'assiste pas à une véritable succession écologique au sens de MARGALEF (1960), mais à des phases d'instabilité caractérisées par une multiplication rapide et éphémère d'espèces variées qui prendraient tour à tour un caractère dominant. La faible profondeur de l'écosystème, accentuée par son enrichissement permanent en sels nutritifs provenant du bassin-versant et des sédiments (KEMKA, 2000, NIYITEGEKA, 2001), favoriserait le maintien du peuplement dans cet état relativement immature, bien connu des lacs eutrophes (DEVAUX, 1980 ; AMBLARD, 1992).

La rectification des diagrammes rangs-fréquences souvent observée après le stade 2, associée à une baisse de la diversité spécifique, est évocatrice du stade 3, selon la description de FRONTIER (1977). Mais il s'agirait plutôt d'une ressemblance liée à l'échelle de perception du peuplement, telle qu'évoquée par TRAVERS (1971) et DEVAUX (1976). En fait, les données utilisées pour l'établissement des diagrammes rangs-fréquences sont des biomasses spécifiques intégrées, obtenues par pondération des biomasses ponctuelles de la colonne d'eau. Ce profil par conséquent traduit plutôt une répartition surdispersée de plusieurs espèces, avec évidemment une exclusion des probables « essais » (FRONTIER, 1976, 1977). L'allure des diagrammes réalisés à partir des échantillons isolés du niveau - 0,5 m, loin de caractériser le stade 3, nous réconforte dans cette position. L'absence du stade 3 est la traduction du caractère immature permanent des milieux eutrophes ou hypereutrophes dans lesquels aucun stade d'équilibre n'est atteint (DEVAUX, 1980).

Les effets des fortes pluies et des vents dans la perturbation des successions écologiques (REYNOLDS, 1988b ; SOMMER, 1993) apparaissent clairement au lac municipal de Yaoundé. L'influence et l'importance de ces facteurs externes dans le contrôle des successions planctoniques dans ce lac, amènent à considérer ces successions comme étant de nature allogénique, la succession autogénique étant limitée à certaines périodes des saisons sèches. Les variations brusques et fréquentes des valeurs de l'indice de diversité sont la conséquence de la brièveté des phases de développement des espèces phytoplanctoniques, compromettant ainsi une suite logique dans l'évolution des différents stades d'une succession écologique. Comme ont observé REYNOLDS *et al.* (2000) dans des lacs relativement plus grands, ces perturbations sont favorisées par le caractère très fluctuant du climat et la faible profondeur du milieu. Ces grandes amplitudes de variations caractérisent des peuplements de type pionnier entretenus par la richesse du milieu en sels nutritifs provenant aussi bien du bassin versant que de l'interface eau-sédiment (DOKULIL, 1993 ; FRENETTE, 1993).

## 5 - CONCLUSION

Les indices de diversité spécifique, la régularité et les diagrammes rangs-fréquences ont permis d'apprécier le degré de structuration du peuplement phytoplanktonique inféodé au lac municipal de Yaoundé. Ce peuplement s'avère être caractérisé par un faible degré de maturité ; les successions écologiques y sont limitées dans la majeure partie du temps aux stades pionniers (1 et 1'). La rareté du stade 2 et l'absence du stade 3 sont caractéristiques des milieux eutrophes ou hypereutrophes où les peuplements sont généralement immatures. La faible profondeur de l'écosystème associée à sa forte charge nutritive le rend vulnérable à l'action des pluies et des vents et favoriserait par conséquent cet état d'immaturité quasi permanent.

## 6 - REMERCIEMENTS

Les auteurs de cet article remercient l'IRD (France), plus particulièrement MM. Jacques BONVALLOT et Michel MOLINIER, alors représentants de l'ORSROM - IRD au Cameroun, pour l'appui logistique qui leur a été apporté. Les remerciements vont également à tout le staff du laboratoire de Biologie Générale de l'Université de Yaoundé I pour son dévouement.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALEYA L., DEVAUX J., EL MAGOURI H., MARVALIN O., AMBLARD C., 1988. Usefulness of simultaneous use of several methods for the estimation of phytoplanktonic biomass. *Europ. J. Protistol.*, 23, 334-342.
- AMBLARD C., 1987. Les successions phytoplanktoniques en milieu lacustre. *Ann. Biol.*, 26, vol. 1, 1-34.
- AMBLARD C., 1988. Seasonal succession and strategies of phytoplankton development in two lakes of different trophic states. *J. Plankton Res.*, 10, 1189-1208.
- AMBLARD C., 1992. Seasonal Periodicity in Lacustrine Phytoplankton and the Theory of Ecological Succession. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 77, vol. 1, 121-134.
- BOURRELLY P., 1990. Les algues d'eau douce. Tome 1 : Les algues vertes. N. Boubée et Cie (ed.), Paris. 576 p.
- DEVAUX J., 1976. Dynamique des populations phytoplanktoniques dans deux lacs du massif central Français. *Ann. Stat. Biol. Besse-En-Chandesse, Univ. Clermont-Ferrand*, 10, 185 p.
- DEVAUX J., 1980. Structure des populations phytoplanktoniques dans trois lacs du Massif Central : Successions écologiques et diversité. *Oecol. Gener.*, 1, vol. 1, 11-26.
- DOKULIL M.-T., 1993. Anthropogenic impacts to lakes: are shallow lakes more vulnerable than deep lakes ? In Sund, H., Stabel, H.-H., Geller, W., Yu, X., Yuan, K., She, F. (Eds.), Environmental Protection and Lake Ecosystem. *Proc. Int. Symp., Wuxi 1993. China Science and Technology Press, Nanjing*, 81-97.
- FRENETTE J.-J., 1993. Influence des facteurs hydrodynamiques sur la photosynthèse et le devenir de la production primaire en milieu lacustre oligotrophe. *Thèse Université de Laval Québec*, 177 p.
- FRONTIER S., 1969. Méthodes d'analyse statistique applicables à l'écologie du plancton. *Doc. Sci - Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be*, 7, *Multigr*, 45 p.
- FRONTIER S., 1976. Utilisation des diagrammes rang-fréquence dans l'analyse des écosystèmes. *J. Rech. Océanogr.*, 1, vol. 3, 35-48.
- FRONTIER S., 1977. Réflexion pour une théorie des écosystèmes. *Bull. Écologie*, 8, vol. 4, 445-464.

- ILTIS A., 1974. Phytoplancton des eaux natriées du Kamen (Tchad). VII. Structure des peuplements. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 8, vol. 1, 51-76.
- KEMKA N., 2000. Évaluation du degré de trophie du lac municipal de Yaoundé : Étude du milieu, dynamique et structure des peuplements phytoplanctoniques. *Thèse Doct. 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Yaoundé I*, 197 p.
- KEMKA N., NJINE T., ZÉBAZÉ TOGOUET S. H., NIYITEGEKA D., MONKIEDJE A., FOTO MENBOHAN S., NOLA M. & COMPERE P., 2003. Quantitative importance of Cyanobacteria populations in an hypertrophic shallow lake in the subequatorial African region (Yaounde Municipal Lake, Cameroun). *Arch. Hydrobiol.*, 156, vol. 4, 495-510.
- KUETE M., 1977. Étude géomorphologique du massif de Yaoundé. *Thèse Doct. 3<sup>e</sup> cycle Univ. Bordeaux*, 279 p.
- LAZZARO X., 1981. Biomasses, peuplements phytoplanctoniques et production primaire du lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 14, vol. 4, 349-350.
- LUND J.W.G., KIPLING C., CRENNE D., 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia*, 11, vol. 2, 143-170.
- MARGALEF R., 1960. Valeur indicatrice de la composition des pigments du phytoplancton sur la productivité, composition taxonomique et propriétés dynamiques des populations. *Rapp. Comm. Int. Médit.*, 15, vol. 2, 277-281.
- MARGALEF R., 1961. Corrélations entre certains caractères synthétiques des populations du phytoplancton. *Hydrobiologia*, 18, 155-164.
- MARGALEF R., 1967. Some concepts relative to the organization of plankton. *Océanogr. Mar. Biol.*, 5, 257-289.
- MARGALEF R., 1968. Perspectives in Ecological Theory. *Chicago series in Biology, University Chicago Press*, 111 p.
- NIYITEGEKA D., 2001. Bioindicateurs et pathogènes bactériens des eaux du Mingo et du lac municipal de Yaoundé : Conditions du milieu, structure des peuplements, répartition spatiale et fluctuations temporelles. *Thèse Doct. 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Yaoundé I*, 175 p.
- NJINE T., MONKIEDJE A., NOLA M. & SIKATI FOKO V., 2001. Évaluation de la charge polluante et de la charge bactérienne des rejets des stations d'épuration à boues activées à Yaoundé (Cameroun). *Cahiers Santé* 11 : 79 – 84.
- PIELOU E. C., 1966. The measure of diversity in different types of biological collections. *J. Theor. Biol.*, 13, 131-144.
- REYNOLDS C.S., 1988a. The concept of ecological succession applied to seasonal periodicity of freshwater phytoplankton. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 23, 683-691.
- REYNOLDS C.S., 1988b. Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton. In: *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton Cambridge*, SANDGREN, C.D. (Ed.), pp. 388- 433.
- REYNOLDS C.S., REYNOLDS S.N., MUNAWAR I.F., MUNAWAR M., 2000. The regulation of phytoplankton population dynamics in the world's largest lakes. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 3, 1-21.
- SHANNON C.E., WEAVER W., 1949. The mathematical theory of communication. *Urbana Univ. Press, Illinois*, 117 p.
- SOMMER U., 1993. Disturbance-diversity relationships in two lakes of similar nutrient chemistry but contrasting disturbance regimes. *Hydrobiologia*, 249, 59 - 65.
- SOMMER U., GLIWICZ M., LAMPERT W., DUNCAN A., 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in freshwater. *Arch. Hydrobiol.*, 106, 433-471.
- SUCHEL B., 1972. La répartition des pluies et des régimes pluviométriques au Cameroun. *Travaux et documents de géographie tropicale (C.-E. G.T.-C.N.R.S.)*, 5, 1- 288.
- TRAVERS M., 1971. Diversité du microplancton du Golfe de Marseille en 1964. *Marine Biology*, 8, 308-343.
- UTERMÖHL H., 1958. Zur Vervollkommung der quantitativen Phytoplankton-Methode. *Mitt. Int. Verein. Limnol.*, 9, 1 – 38.
- VIERA DA SILVA J., 1979. Introduction à la théorie écologique. Masson (ed.), *Collection d'Écologie*, 14, Paris, 112 p.