

Indices descriptifs pour l'étude de l'évolution des communautés bactériennes

Bacterial communities evolution as described by synthetic indices

Bactéries
Communautés
Indices de Structure
Écosystèmes

Pierre Legendre¹, Marc Troussellier² et Bernard Baleux²

¹ Département de Sciences biologiques, Université de Montréal,
C.P. 6128, Succursale A, Montréal, Québec H3C 3J7.

² Laboratoire d'Hydrobiologie marine, Université des Sciences et Techniques de
Languedoc, 34060 Montpellier cedex, France.

RÉSUMÉ

L'étude des caractéristiques de structure des peuplements bactériens intéresse de plus en plus les bactériologistes. Dans un premier temps, sont présentées quelques méthodes qui permettent de décrire ces états de structure par des indices synthétiques en référence à des unités taxonomiques. D'autre part, une nouvelle mesure de la structure d'un peuplement bactérien est décrite en référence à ses potentialités fonctionnelles.

La comparaison de l'indice de régularité taxonomique de Shannon (J) et de l'indice de régularité fonctionnelle (E) est faite à partir de séries de données (milieux aquatiques naturels, systèmes expérimentaux) obtenues au moyen de différentes techniques de caractérisation des individus bactériens. (27 et 70 descripteurs).

La mesure de la régularité fonctionnelle (E) telle qu'elle est proposée se comporte comme un indice de régularité. Elle est d'un calcul plus rapide et moins subjectif qu'un indice de régularité taxonomique (J) et autorise en plus l'estimation de son intervalle de confiance. De ce fait, lors de l'étude de l'évolution temporelle d'un peuplement bactérien, cet indice (E) permet la visualisation et l'interprétation écologique de modifications statistiquement significatives.

SUMMARY

The study of structural characteristics of bacterial communities concerns more and more the bacteriologist. In a first time some methods are presented allowing to describe such a structure by means of synthetic indices using taxonomic units. On the other hand a new measure of bacterial community structure is described with reference to biochemical potential functions.

The Shannon taxonomic evenness index and the "functional" evenness index are compared through data sets (natural aquatic and experimental systems) obtained by different characterization methods (27 and 70 characters).

The measure of functional evenness (E) as it is proposed behave like an evenness index. It is much easier to compute and less arbitrary than a numerical taxonomic index (J). Furthermore it allows an estimate of confidence limits. So, during the study of the temporal evolution of bacterial communities, this index (E) allows the visualization and the ecological interpretation of statistically significant modifications.

Selon Margalef (1968), la théorie de la succession biologique au sein des écosystèmes occupe en écologie un rôle parallèle à celui de la théorie évolutive en biologie générale. Plusieurs phénomènes sont associés à la succession biologique, tels l'accroissement de la biomasse, du rapport P/B, de la diversité, de l'ho-

méostasie, etc. Ils sont discutés et résumés dans les exposés de la théorie de la succession publiés par exemple par Margalef (1968, 1974), Odum (1971) et Frontier (1977). Parmi ces phénomènes, plusieurs peuvent être mesurés à l'aide des indices biotiques synthétiques classiques des écologistes, tels le nombre

d'individus ou d'espèces par unité de surface, la biomasse, la production ou la diversité. D'autres sont moins aisément perceptibles et requièrent l'étude des processus ayant cours au sein de l'écosystème. Un exemple en est la recherche des périodes caractéristiques de l'activité du peuplement ou de la communauté, au cours du temps.

1. LA MATHÉMATIQUE DE L'ÉVOLUTION DES PEUPELEMENTS

L'étude de l'évolution de communautés bactériennes a régulièrement recours au nombre d'individus, ou encore à la biomasse ou à la production. Par ailleurs, les méthodes classiques de suivi temporel d'une communauté répartissent souvent les individus en quelques catégories importantes, par exemple en streptocoques fécaux, coliformes totaux et coliformes fécaux, pour les études de pollution.

Lorsqu'ils s'intéressent à l'évolution de la structure d'un peuplement, les zoologistes et les botanistes détaillent ce peuplement en espèces en vue d'en étudier le nombre, ainsi que l'importance relative de chacune. L'application de cette même méthode au niveau des peuplements bactériens pose à l'écologiste des problèmes.

Mentionnons pour le moment l'usage que font les écologistes de telles informations.

On observe habituellement que les espèces se partagent inégalement les ressources de l'écosystème, comme le montre le diagramme rang-fréquence (Fig. 1) décrivant l'abondance relative des espèces de poissons dans la Mer Rouge (tiré de Margalef, 1974). Certains auteurs ont étudié par ce moyen la compétition entre espèces, en ajustant des modèles mathématiques à ces mêmes diagrammes, en fonction de

certaines hypothèses relatives au type de compétition supposé entre les espèces composant le système. C'est ainsi que Mac Arthur a vérifié le principe d'exclusion compétitive de Gause en observant que certaines communautés se partagent les ressources du milieu comme le ferait un modèle de partage au hasard appelé le modèle du bâton brisé. Frontier (1976) a proposé que dans d'autres cas, une interaction maximale entre les espèces pourrait conduire à une répartition des ressources entre espèces selon le modèle de Mandelbrot (1953). Frontier (1976) a suggéré par ailleurs que l'étude de l'évolution de tels diagrammes rang-fréquence au cours du temps, même sans ajustement à des modèles particuliers, constitue un moyen efficace pour suivre l'évolution d'un peuplement à travers le temps. Le diagramme de la figure 2 tracé dans un espace où l'abscisse représente le log des rangs et l'ordonnée, le log des fréquences, montre l'évolution de la forme des courbes du stade pionnier (1) jusqu'au climax (3). A ces diagrammes analytiques de la composition spécifique d'un peuplement correspondent des paramètres synthétiques qui ont pour nom : diversité spécifique, nombre d'espèces et régularité. Ces paramètres permettent, plus facilement que les diagrammes, de suivre l'évolution temporelle à travers un grand nombre de prélèvements; ils permettent aussi d'établir des relations statistiques entre la structure de la communauté et les phénomènes biotiques ou abiotiques qui peuvent être la cause de son évolution.

Toutes ces méthodes classiques, riches de possibilités, seront applicables à l'étude des processus ayant cours au sein des peuplements bactériens pour autant qu'il

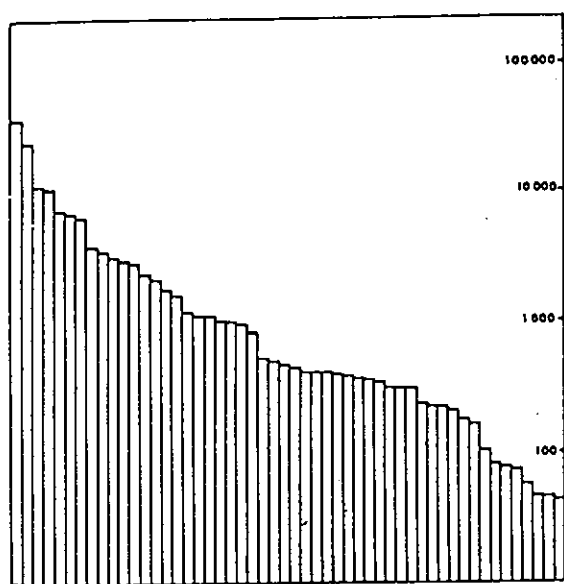


Figure 1
Diagramme rang-fréquence des espèces de poissons de la Mer Rouge. (Margalef, 1974).

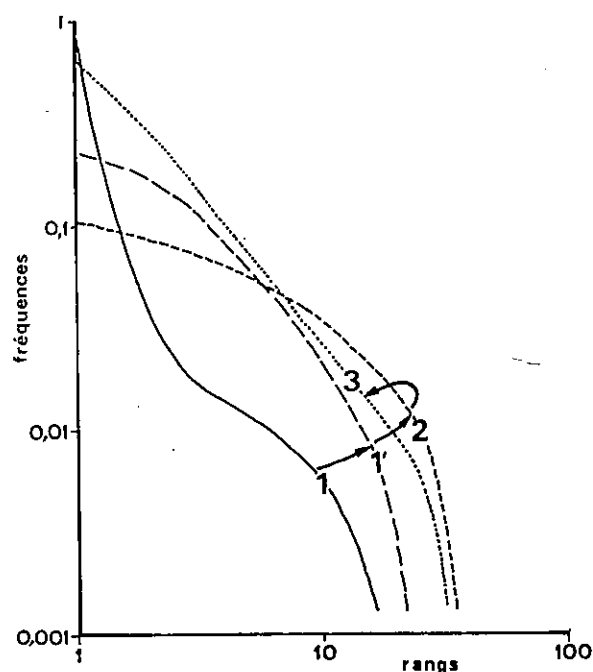


Figure 2
Schéma de la déformation des courbes rang-fréquence le long d'une succession écologique dans le plancton du stade pionnier (1) au climax (3). (Frontier, 1976).

soit possible de reconnaître les espèces les composant. Ceci n'est pas toujours aisé en bactériologie de l'environnement, pour des raisons appartenant à divers ordres. L'une d'elles est d'ordre pratique : l'inventaire des bactéries de l'environnement n'étant pas complet, il est souvent impossible de déterminer une souche jusqu'au niveau spécifique. Par ailleurs, si on se contente de déterminer un niveau pseudo-spécifique dans nos échantillons à l'aide des méthodes de groupement mises au point en taxonomie numérique, les pseudo-espèces ainsi délimitées souffrent d'un certain niveau d'arbitraire qui rend difficile la comparaison inter-échantillons et encore plus difficile la comparaison des résultats provenant d'études différentes. Un troisième type de raison a trait à ce que l'existence même d'espèces bactériennes, au sens de la définition biologique de l'espèce, est mise en doute par certains auteurs dont Cowan (1970), Sneath (1974), ainsi que Sonea & Panisset (1980).

Pour toutes ces raisons, nous nous sommes intéressés à la mise au point de méthodes permettant, sans recours à la détermination des espèces, de comparer la structure fine de peuplements bactériens aussi bien que le feraient les méthodes mentionnées ci-dessus. C'est aussi le but que s'étaient fixés Hauxhurst, Kaneko et Atlas (1981) lors de la mise au point de leurs indices de tolérance physiologique. Ces indices correspondent à la moyenne des proportions des souches capables de croissance sous cinq conditions de température, de salinité ou de pH. Dans leur cas comme dans le nôtre, le premier but à atteindre fut de trouver un indice permettant de remplacer la mesure classique de diversité spécifique de Shannon par un autre indice biotique de comportement similaire ne requérant cependant pas de déterminer les espèces.

2. LA RÉGULARITÉ FONCTIONNELLE

Pielou a montré en 1966 que la diversité spécifique telle que mesurée par la formule d'entropie de Shannon, est formée de deux composantes, soit le nombre d'espèces et la régularité de leur distribution. Sur les diagrammes rang-fréquence, ces composantes correspondent à la largeur du diagramme et à la forme de la décroissance des espèces. Puisque notre but consiste à éliminer l'étape de détermination de l'espèce, il en découle que l'indice synthétique extrait d'un tableau de données de laboratoire (Fig. 3A) ne pourra correspondre, dans le meilleur des cas, qu'à la composante « régularité » de la diversité spécifique.

L'indice que nous avons développé (Troussellier et Legendre, 1981) porte le nom de « régularité fonctionnelle » puisqu'il a d'abord été conçu pour être calculé à partir d'un tableau de données de laboratoire, dans lequel chaque souche bactérienne est décrite par ses fonctions physiologiques potentielles. Dans ce tableau, chaque fonction potentielle (ligne du tableau) est testée dans l'une des cupules d'une galerie

API et notée sous la forme d'une réponse positive ou négative. Ainsi, quel que soit le nombre de souches bactériennes soumises à investigation, il devient possible d'exprimer la diversité des réponses bactériennes face à un test donné en calculant la proportion (ou probabilité) des souches présentant une réponse positive p_i à ce test, son complément $(1 - p_i)$ présentant donc une réponse négative. Il est évident qu'un peuplement composé d'un seul type bactérien aura une probabilité de réponse positive de 1 ou de 0 pour chaque test, la proportion tendant graduellement vers 50 % à mesure que s'ajoutent des types bactériens différents et que se diversifient les réponses physiologiques (Fig. 3B).

La mesure de l'entropie associée à un caractère binaire est donnée par l'équation n° 1 (Fig. 3C) où p_i est la proportion des réponses positives au test i que nous considérons ici. On notera d'une part que la probabilité de réponse négative, $(1 - p_i)$, est traitée sur un pied d'égalité avec la probabilité de réponse positive, et d'autre part, qu'une proportion de 0 pour l'une des deux réponses produit une valeur de H égale à zéro.

Si l'on considère que tous les caractères ont la même importance, on obtient l'information totale du tableau des données de laboratoire en sommant les valeurs de H calculées pour chacun des c caractères considérés, ce qui mène à l'équation n° 2 (Fig. 3C). On pourrait aussi attribuer une importance différente à chacun des caractères à l'aide de pondérateurs w_i .

Nous avons vu plus haut que l'entropie d'un caractère est maximum lorsque chacune des deux réponses possibles est représentée à 50 % : l'information maximum du tableau de données se calcule donc par l'équation n° 3 (Fig. 3C), qui produit la même valeur avec ou sans les pondérateurs w_i . Si le calcul était effectué en logarithmes à la base 2, l'information maximum serait strictement égale au nombre de caractères testés.

Afin de faciliter la comparaison des résultats obtenus à l'aide de ces calculs, on peut éliminer l'effet amplificateur dû au nombre de caractères employés, en divisant l'équation 2 par l'équation 3. Nous appellerons E la valeur résultante, donnée par l'équation n° 4 (Fig. 3C). Le parallélisme avec l'équation de la régularité J de Pielou suggère que E se comporte peut-être comme une mesure de la régularité des réponses bactériennes aux caractères des fonctions physiologiques testées.

3. ILLUSTRATIONS DE L'INDICE DE RÉGULARITÉ FONCTIONNELLE

Ces exemples serviront simplement à montrer l'intérêt de l'indice de régularité fonctionnelle et à démontrer certaines de ses propriétés.

3.1. — Le premier exemple a trait à l'étang de l'Or, situé en bordure de la Méditerranée au sud de

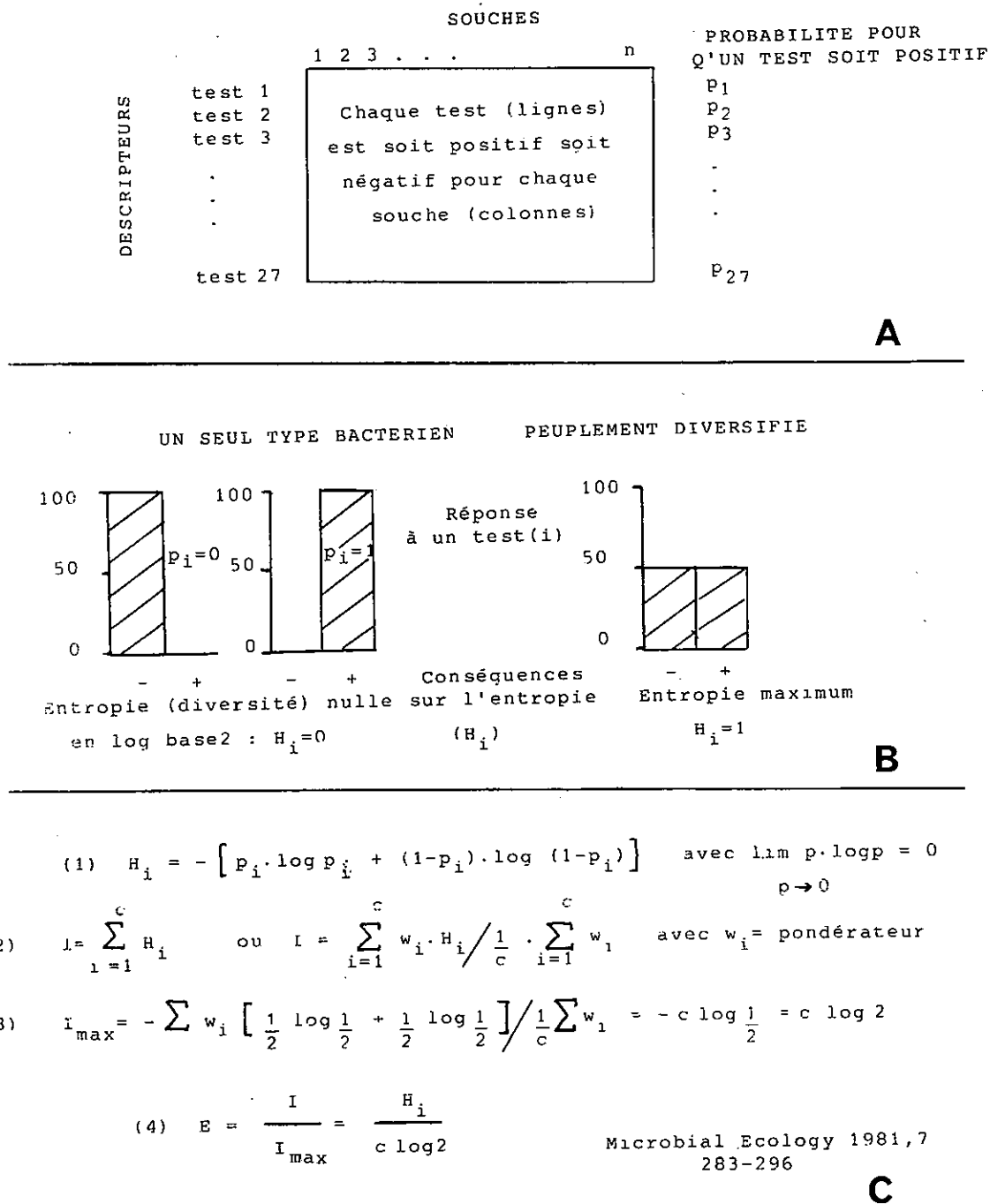


Figure 3

Différentes étapes de mise en application de l'indice de régularité fonctionnelle (E) : A schéma du tableau des données de laboratoire, B schéma des possibilités de réponse à un test et ses conséquences sur l'entropie, C équations permettant le calcul de l'indice (E).

Montpellier. Cet étang marin présente une superficie de 3 000 ha environ et une profondeur qui n'excède par 1,50 m. Sept échantillonnages d'une même station, située dans le secteur central de l'étang, ont été réalisés entre février et septembre 1977. A chaque date, des prélèvements d'eau et de sédiment ont été réalisés, en vue d'obtenir une première image qualitative de l'évolution de ces peuplements bactériens dans un étang marin.

Chaque prélèvement a étéensemencé sur milieu doux (de salinité 5 ‰) et sur milieu salé (30 ‰) par la technique de l'étalement en boîte de Petri. Après incubation, des échantillons de souches furent étudiés à l'aide des galeries API-20B (22 caractères biochimiques et enzymatiques). A ces caractères, furent ajoutés le test d'oxydo-fermentation du glucose, l'étude de la morphologie, la coloration de Gram, la recherche d'une spore et de la motilité, soit au total 27 caractères

binaires, codés sous la forme de zéro pour une réponse négative ou de un pour une réponse positive (Baleux, 1977).

Pour chacun des échantillons, la matrice de données fut soumise à deux procédures d'analyse. D'une part, l'indice de régularité fonctionnelle fut calculé, tel que décrit plus haut. D'autre part, une étude de taxonomie numérique fut réalisée, afin d'en arriver à un calcul de la régularité J provenant de la diversité de Shannon. Pour ce faire, la similarité entre toutes les paires de souches fut calculée à l'aide du coefficient de simple concordance de Sokal et Michener (1958), d'où un groupement médian permit d'obtenir un dendrogramme de l'affinité entre les souches. Les souches jointes dans le dendrogramme par une similarité supérieure ou égale à 95 % furent attribuées au même taxon, d'un niveau voisin de celui de l'espèce. Le dénombrement des souches appartenant à chacun de ces taxa permit le calcul de la diversité H' de Shannon, puis de la régularité J lui correspondant.

Le problème se pose, de l'estimation de l'erreur type de chaque mesure de régularité. En effet, la comparaison de plusieurs mesures de régularité formant une série temporelle n'aura d'intérêt que si l'on est en mesure d'affirmer que deux valeurs observées diffèrent significativement, ou non. On pourra prendre cette décision si chaque mesure est accompagnée d'un intervalle de confiance, calculé précisément à partir de l'erreur type de la statistique calculée.

Plusieurs méthodes ont été proposées pour le calcul de l'erreur type de la diversité H . Cependant, Pielou (1975) a démontré que l'erreur type de la régularité J ne peut être estimée directement à partir de l'erreur type de H lorsqu'on ne connaît pas le nombre total d'espèces du peuplement. En effet dans les études de routine, on ne connaît que le nombre d'espèces de l'échantillon. Ce nombre forme lui-même une variable aléatoire qui est, spécialement en bactériologie, une sous-estimation du nombre réel d'espèces du peuplement. Or, on ne peut estimer l'erreur type d'une variable, comme J , qui est un rapport de deux variables aléatoires, puisque chacune des deux est munie d'une erreur d'échantillonnage.

Ce problème ne se pose pas pour l'indice de régularité fonctionnelle E , puisque le dénominateur employé n'est pas une variable aléatoire, mais bien un nombre constant de tests multiplié par une constante relative à la base de logarithmes employée. Evidemment, nous ne connaissons pas la distribution d'échantillonnage de E . Il existe cependant une méthode statistique pour l'estimation de l'erreur type de statistiques, non traditionnelles, dont on connaît mal la distribution d'échantillonnage. Cette procédure, due à Tukey, porte le nom de Jackknife (Sokal et Rohlf, 1981).

Appliquée aux données de l'étang de l'Or, l'estimation de l'erreur type de E par le Jackknife permet de calculer l'intervalle de confiance associé à chaque valeur E (Fig. 4) et de confirmer certaines conclusions quant à l'évolution temporelle de cet écosystème. En résumé, il apparaît que le peuplement des eaux libres

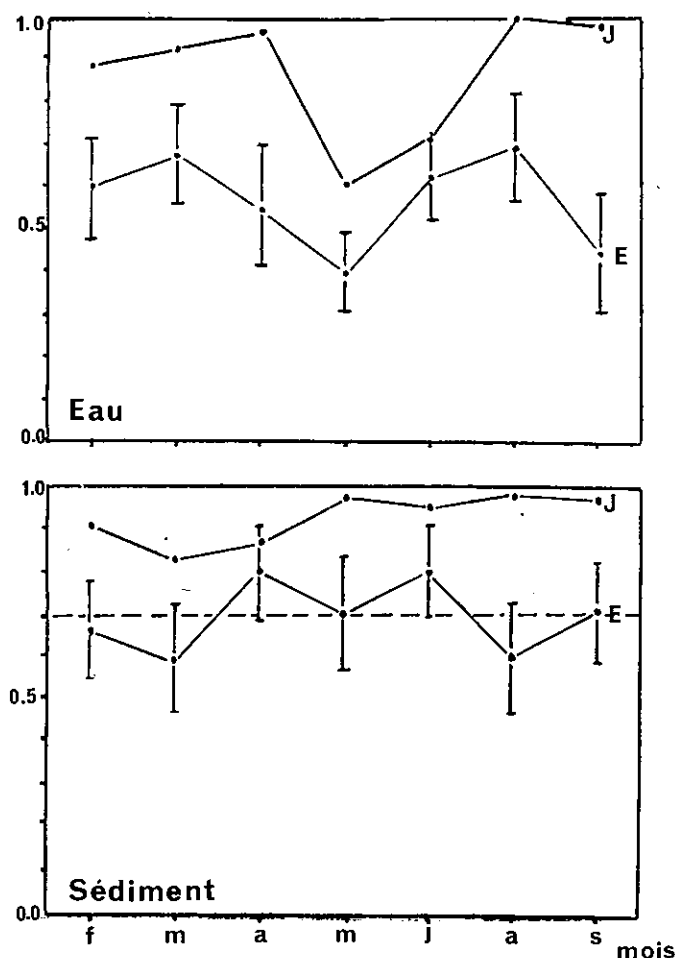


Figure 4

Evolution des indices de régularité de Shannon (J), de régularité fonctionnelle (E) et de son intervalle de confiance pour les peuplements de bactéries hétérotrophes ayant cultivé sur milieu de Zobell et issues des eaux et des sédiments de l'étang de l'Or. (D'après Troussellier et Baleux, 1981).

présente de la variabilité saisonnière significative, ce qui n'est pas le cas du peuplement des sédiments qui serait donc mieux tamponné contre les fluctuations des conditions du milieu. Cette différence est aussi visible sur les courbes de la régularité J , qui ne permettent cependant pas d'affirmer que les fluctuations observées dans le sédiment ne sont pas significatives.

3.2. — Le deuxième ensemble de données que nous avons utilisé est celui de celles récoltées par Martin et Bianchi, (1980). Ces auteurs nous ont aimablement autorisé à les utiliser pour illustrer l'emploi d'un plus grand nombre de descripteurs dans le calcul de la régularité fonctionnelle. Ces données sont en effet constituées de 70 caractères, décrivant les souches obtenues en 1977 de 11 prélèvements (échelonnés sur 20 jours) récoltés dans un bassin expérimental sur l'île des Embiez, en vue de montrer comment se comporte, un peuplement bactérien pendant la croissance et la décroissance d'un peuplement phytoplanctonique. La procédure employée par ces auteurs diffère légèrement de la nôtre, en ce sens que la délimitation des taxa menant au calcul de la diversité de Shannon et

de la régularité J a été effectuée non par groupement médian, mais par groupement à liens simples, qui a comme propriété de contracter l'espace de référence du groupement, c'est-à-dire de faciliter artificiellement la fusion des souches à des groupes de souches déjà formés.

3.3. — Le troisième exemple provient de deux lagunes du bassin d'Arcachon, à 60 km à l'Ouest de Bordeaux sur l'Atlantique. Deux stations ont été échantillonnées, l'une représentant un milieu lagunaire clos alors que l'autre est soumise à l'influence des marées. Ces analyses avaient pour but de comparer, sur une année d'échantillonnages, le fonctionnement de ces deux écosystèmes bactériens. Les méthodes de laboratoire et de calcul sont rigoureusement les mêmes que celles utilisées dans l'étang de l'Or.

3.4. — Les prélèvements d'Arcachon montrent une très forte corrélation entre J et E (Fig. 5), confirmant par là que E se comporte comme un indice de régularité, alors qu'il est obtenu par un calcul beaucoup plus aisé que celui que nécessite J . La relation est nettement linéaire et la droite de régression a une pente de 1,11 qui n'est pas significativement différente de 1. On constate d'ailleurs que cette droite est située nettement sous la diagonale principale, ce qui représente un phénomène intéressant que nous retrouvons dans tous les diagrammes de E en fonction de J . On pouvait s'attendre à retrouver ce phénomène, puisque la détermination des taxa se fait par agglomération de souches à un niveau de similarité légèrement inférieur à 100 %. On peut donc s'attendre à ce que certaines « espèces » bactériennes soient regroupées avec d'autres, causant ainsi une sous-estimation du nombre de taxa. Comme ce nombre intervient au dénominateur de l'équation de la régularité J , ceci se traduit par

une surestimation de J . Par conséquent le déplacement de la droite de régression sous la diagonale principale illustre la perte d'information résultant de la délimitation des taxa et de l'estimation subséquente de J .

Le même diagramme (Fig. 6) pour les données de Martin et Bianchi, illustre aussi une très forte corrélation entre E et J , de même qu'une perte d'information au niveau du calcul de J . Dans ce cas, la pente de la droite de régression est significativement différente de 1. Malgré un faible nombre de points expérimentaux, ce diagramme laisse supposer que la relation entre les deux mesures de régularité pourrait être plutôt curvilinéaire, du type de la courbe 2. Cet effet était attendu et provient de l'emploi du groupement à liens simples lors de la délimitation des taxa, plutôt qu'un groupement conservant les propriétés géométriques de l'espace de référence.

3.5. — La figure 7 montre l'évolution temporelle des prélèvements de Martin et Bianchi. Ici encore, J et E se suivent; grâce à ses intervalles de confiance de 95 %, la courbe des E démontre que la variabilité temporelle observée est significative. Dans leur article, Martin et Bianchi montrent notamment que les périodes de faible régularité sont associées à la mortalité du phytoplancton.

3.6. — Il peut être difficile d'en arriver à une interprétation écologique complète des phénomènes mis en évidence par les fluctuations des courbes de régularité dans les écosystèmes naturels, à cause de la complexité des relations entre les composantes de l'écosystème, si bien que l'écologiste a souvent recours à des écosystèmes expérimentaux pour étudier des relations précises dans des conditions contrôlées. Nous pouvons illustrer l'utilisation de l'indice de régularité fonctionnelle dans de telles études, à l'aide

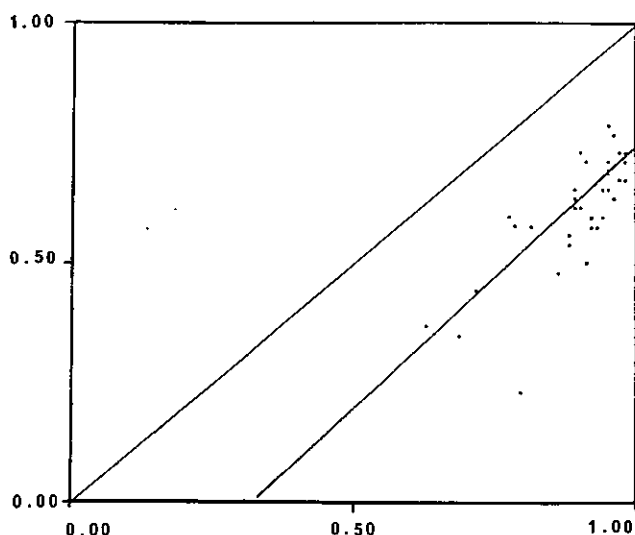


Figure 5

Relation entre les indices de régularité de Shannon (J) et de régularité fonctionnelle (E) illustrée par l'ajustement d'une droite de régression linéaire : $E = aJ + b$, avec $a = 1,11$ et I.C. (95 %) : $0,79 < a < 1,43$; $b = -0,38$; $r = 0,78$ et $p < 0,00001$. (D'après Troussellier et Legendre, 1981).

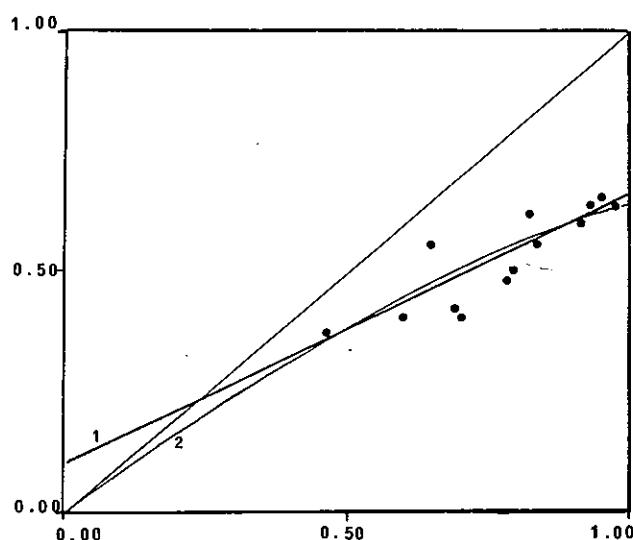


Figure 6

Relation entre les indices de régularité de Shannon (J) et de régularité fonctionnelle (E) illustrée par l'ajustement d'une droite de régression linéaire : $E = aJ + b$, avec $a = 0,57$ et I.C. (95 %) : $0,40 < a < 0,75$; $b = 0,08$; $r = 0,89$ et $p < 0,00001$. (D'après Martin et Bianchi, 1980).

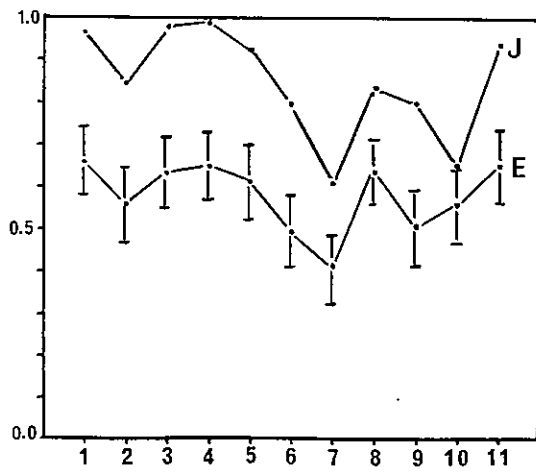


Figure 7

Evolution des indices de régularité de Shannon (J), de régularité fonctionnelle (E) et de son intervalle de confiance pour les peuplements de bactéries hétérotrophes au cours de cultures continues de phytoplancton marin naturel. (D'après Martin et Bianchi, 1980).

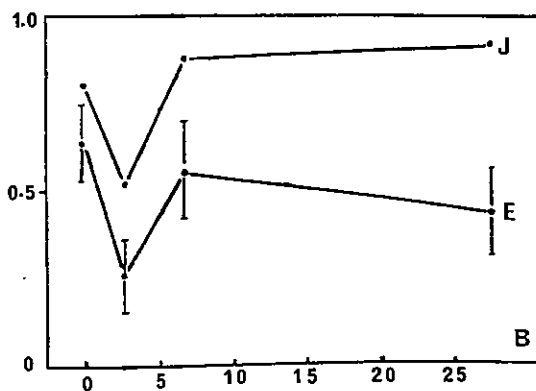
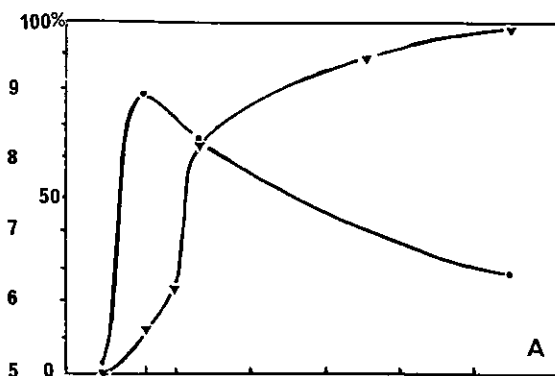


Figure 8

A) Cinétique de biodégradation de la substance 1 (Δ — Δ) et évolution du \log_{10} de l'abondance en bactéries hétérotrophes (b/ml) (\bullet — \bullet)
 B) Evolution des indices de régularité de Shannon (J) de régularité fonctionnelle (E) et de son intervalle de confiance au cours de la biodégradation de la substance 1.

d'essais de biodégradation de substances chimiques réalisés en collaboration avec le laboratoire de recherche de la Société Rhône-Poulenc. Dans ces expériences, on a cherché à mettre en évidence les relations entre un certain nombre de paramètres du

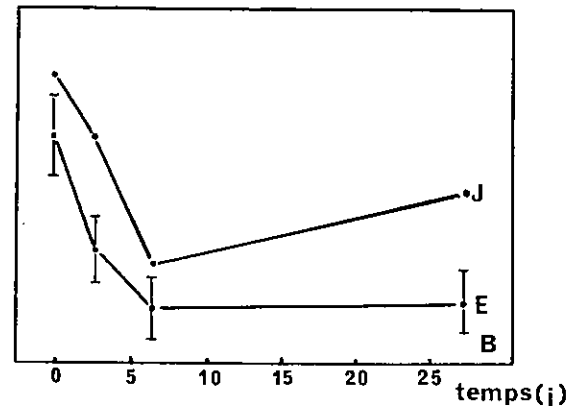
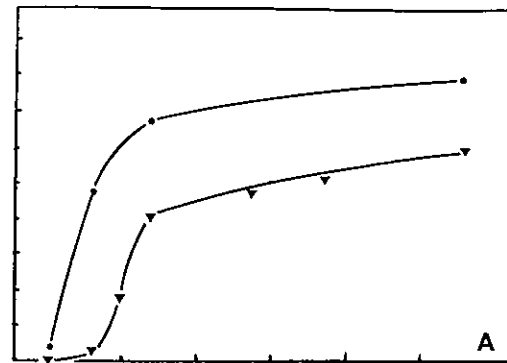


Figure 9

A) Cinétique de biodégradation de la substance 2 (Δ — Δ) et évolution du \log_{10} de l'abondance en bactéries hétérotrophes (b/ml) (\bullet — \bullet)
 B) Evolution des indices de régularité de Shannon (J) de régularité fonctionnelle (E) et de son intervalle de confiance au cours de la biodégradation de la substance 2.

peuplement bactérien, en particulier l'abondance et la régularité. La figure 8A illustre le logarithme de l'abondance des bactéries, ainsi que le pourcentage de dégradation de la substance. Le graphique 8B montre qu'à la poussée bactérienne du troisième jour correspond une chute significative de la régularité, montrant par là que cette poussée n'est le fait que d'une ou de quelques « espèces » bactériennes. Ici encore, la relation entre J et E est indiscutable. La dégradation d'une autre substance est illustrée sur la figure 9. Essentiellement, les mêmes phénomènes sont présents, à cette exception que l'abondance bactérienne demeure très élevée, et la régularité basse, au cours d'une biodégradation qui semble beaucoup plus lente.

4. CONCLUSIONS

L'indice E peut, tant par sa conception que par son comportement, être considéré comme un indice de régularité. E est plus facile à calculer que J , dans le monde bactérien, puisque J requiert de déterminer les espèces présentes, ou encore de délimiter des taxa de niveau spécifique par les techniques de la taxonomie numérique. Autre avantage, l'indice de régularité fonctionnelle permet de réaliser aisément un calcul de

son intervalle de confiance par la méthode de Jackknife.

Les estimations de J doivent par ailleurs être considérées avec circonspection, puisque le calcul de J implique une perte d'information et que cette perte peut être non-linéaire, notamment si la délimitation des taxa est basée sur la méthode taxonomique du groupement à liens simples. L'indice de régularité fonctionnelle n'est pas entaché de tels effets.

Dans l'étude de l'évolution temporelle d'un peuplement bactérien, l'indice de régularité fonctionnelle

permet la mise en évidence de perturbations significatives, dont l'écologiste peut tenter l'interprétation à l'aide de ses connaissances d'autres éléments du fonctionnement de cet écosystème.

Il n'en reste pas moins que, préalablement à l'étude des successions bactériennes, on doit se poser le problème du plan d'échantillonnage et notamment de sa fréquence, en fonction de l'écosystème étudié. Autant de questions que nos deux laboratoires de Montpellier et de Montréal aborderont en collaboration dans les mois qui viennent.

BIBLIOGRAPHIE

- Baleux B.**, 1977. A computer study of the evolution of heterotrophic bacterial populations in sewage and river waters. *Microb. Ecol.*, **4**, 53-65.
- Cowan S.T.**, 1970. Heretical taxonomy for bacteriologists. *J. Gen. Microbiol.*, **61**, 145-154.
- Frontier S.**, 1976. Etude de la décroissance des valeurs propres dans une analyse en composantes principales : comparaison avec le modèle du baton brisé. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **25**, 67-75.
- Frontier S.**, 1977. Réflexions pour une théorie des écosystèmes. *Bull. Ecol. Fr.*, **8**, 445-464.
- Hauxhurst J.D., T. Kaneko and R.M.** Atlas, 1981. Characteristics of bacterial communities in the gulf of Alaska. *Microb. Ecol.*, **7**, 167-182.
- Mandelbrot B.**, 1953. Contribution à la théorie mathématique des communications. Thèse Fac. Sci. Paris A.
- Margalef R.**, 1974. *Ecologia*. Ediciones Omega, Barcelona.
- Martin Y.P. and M.A. Bianchi**, 1980. Structure, diversity and catabolic potentialities of aerobic heterotrophic bacterial populations associated with continuous cultures of natural marine phytoplankton. *Microb. Ecol.*, **5**, 265-279.
- Odum E.P.**, 1971. Fundamentals of ecology. 3rd ed. Saunders, Philadelphia.
- Pielou E.C.**, 1966. The measurement of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **5**, 285-307.
- Pielou E.C.**, 1975. Ecological diversity. John Wiley and Sons, New York.
- Sneath P.H.A.**, 1974. Phylogeny of microorganisms. *Symp. Soc. Gen. Microbiol.*, **24**, 1-39.
- Sokal R.R. and C.D. Michener**, 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships. *Univ. Kansas Sci. Bull.*, **38**, 1409-1438.
- Sokal R.R. and F.J. Rohlf**, 1981. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. 2nd Ed. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Sonea S. et M. Panisset**, 1980. Introduction à la nouvelle bactériologie. Les Presses de l'Université de Montréal et Masson. Paris.
- Troussellier M. et B. Baleux**, 1981. Approche méthodologique pour l'analyse des peuplements bactériens hétérotrophes des étangs littoraux. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, **2**, 63-74.
- Troussellier M. et P. Legendre**, 1981. A functional evenness index for microbial ecology. *Microb. Ecol.*, **7**, 283-296.