



J. Rech. Océanogr.
Vol. I, n°3, 1976

4 NOV. 1983

O. R. S. T. O. M. Fonds Documentaire

N° : 3630ex1

Cote : B

UTILISATION DES DIAGRAMMES RANG-FRÉQUENCE
DANS L'ANALYSE DES ECOSYSTÈMES

S. FRONTIER

O. R. S. T. O. M.

Station marine. 06230 - Villefranche sur mer.

ABSTRACT

The problem of adaptation of a code to an informational channel is applied to the analysis of ecosystems.

The "cost" of the various elements of a code, whatever its physical form, determines an optimal frequency distribution of the elements. It is necessary to carry with a set of elements the maximal information quantity, that the most "costfull" elements would be also the rarest without disappearing. The optimal rank-frequency law is:

$$p_n = P (n + B)^\gamma$$

where p_n is the frequency of the n^{th} element, B , P and γ are constants. The "cost" cancels out from the calculations, it means that the law is independant from a physical signification of the cost.

The rank-frequency regularities obtained with species of a taxocœno-sis may be, in some circumstances, well adjusted to such laws. We introduce the concept of "cost of a species in an ecosystem", and the hypothesis that an ecosystem, by means of the interactions between species, realizes in information-channel, and evolves spontaneously towards maximal running information, taking into account a fixed total cost.

The optimal laws seem to be realized in pelagic and limnic environments, at the end of ecological succession and at determined scales: that is, the optimal information network is realized only for certain space and time scales.

Beside the cybernetic approach, the shape of the rank-frequency curves offers an empiric mean to situate one observation in an ecological gradient from early populations to a limit state, which may be the climax.

RESUME

Le problème de l'adaptation d'un code à une voie d'information est

B3630 ex 1

5 AVR. 1977

O. R. S. T. O. M.
Collection de Référence

n° 8648

3630
ex 1
B

Océa

appliqué à l'analyse des écosystèmes.

Le "coût" des divers éléments d'un code, quelle que soit la forme sous laquelle ce coût est réalisé, détermine une distribution optimale des fréquences des éléments: pour qu'un ensemble d'éléments véhicule une quantité maximale d'information à coût total fixé, il faut que les éléments les plus "coûteux" soient en même temps les plus rares, sans toutefois disparaître. La loi rang-fréquence optimale (les éléments étant rangés par ordre de fréquences décroissantes) est de la forme:

$$p_n = P (n + B)^{-\gamma}$$

où p_n est la fréquence de l'élément de rang n , P , B et γ des constantes: la variable "coût" a été éliminée des calculs, ce qui rend la loi indépendante de la nature physique du coût.

Les lois rang-fréquence obtenues pour les espèces d'une taxocoenose s'ajustent dans certaines circonstances à des lois de cette forme. On est amené à introduire la notion de "coût d'une espèce dans un écosystème", et à faire l'hypothèse que l'écosystème réalise, par ses interactions entre espèces, un canal d'information, dont l'évolution spontanée tend à maximiser la quantité d'information circulante, compte tenu d'un coût total fixé.

Ces lois optimales sont observées, dans le milieu pélagique et dans le milieu lacustre, en fin de succession écologique et à une certaine échelle d'observation. Ce dernier point tend à montrer que le réseau d'information optimal n'est réalisé qu'à une certaine échelle d'espace et de temps.

Indépendamment de toute interprétation cybernétique, l'allure des diagrammes rang-fréquence d'espèces fournit un critère empirique pour situer une observation à l'intérieur d'un gradient écologique reliant le peuplement pionnier à un état limite, qui est peut-être le climax.

La répartition numérique des individus par espèce dans une biocoenose ou plus précisément une taxocoenose, puisque nul n'a encore pu dresser l'inventaire complet d'un écosystème - est souvent décrite dans la littérature écologique. On la représente généralement par un graphique sur lequel on porte en abscisses les rangs des espèces classées par ordre d'abondance décroissante, et en ordonnées les fréquences absolues ou relatives dans la collection examinée. L'échelle est logarithmique ou semi-logarithmique. On obtient de cette façon des courbes d'allures variées, qui donnent une image synthétique du peuplement plus complète qu'un simple indice de diversité, quoique non indépendantes de

ce paramètre.

Certains auteurs ont proposé des formes mathématiques de ces courbes, et des interprétations, pas toujours très convaincantes. Ainsi, à partir de trois hypothèses distinctes concernant le recouvrement du milieu par les niches écologiques, MAC ARTHUR (1957, 1960) déduit trois types de courbes rangs-fréquences. La première, la plus utilisée par la suite, correspond à la distribution dite du "bâton brisé": distribution la plus probable des longueurs de n segments issus d'un partage d'un segment de longueur 1 par $n-1$ points au hasard, la densité de probabilité étant uniforme. Dans le modèle de MAC ARTHUR, les proportions des différentes espèces par rapport à l'effectif total de l'échantillon sont proportionnelles aux longueurs des segments de ce partage théorique. Le même modèle peut être obtenu à partir d'autres procédures (COHEN, 1968; PIELOU, 1969; FRONTIER, sous presse (a)); toutes convergent en ce qu'elles n'introduisent aucune information avant partage, la seule contrainte étant le caractère additif des segments, dont la somme est égale à une quantité fixée à l'avance. Appliquée aux distributions d'espèces, la procédure revient à n'introduire aucune singularité: les N individus sont répartis au hasard en n espèces.

La distribution en bâton brisé est quelquefois rencontrée dans des collections d'organismes. Notre expérience personnelle nous porte à penser qu'elle caractérise alors des mélanges de biocoenoses, dans lesquels les espèces sont réparties de façon plus ou moins aléatoires (FRONTIER et BOUR, sous presse) ⁽¹⁾. Mais généralement les espèces les plus fréquentes sont plus fréquentes, et les espèces les moins fréquentes sont plus rares que d'après le modèle. Les espèces les plus rares constituent une queue de distribution dans laquelle les effectifs décroissent très rapidement. MAC ARTHUR avait constaté ce fait, et l'avait attribué au mélange avec un peuplement voisin, mal échantillonné si l'on considère ces espèces rares isolément, on trouve une nouvelle distribution en bâton brisé.

Un autre exemple d'interprétation des lois rangs-fréquences est celui de MOTOMURA (1947) repris par INAGAKI (1967). Le raisonnement, fondé sur l'exclusion mutuelle d'organismes d'une même taille approximative, aboutit à une distribution représentée par une droite en coordonnées semi-logarithmiques (rang en échelle arithmétique; fréquences en logarithmes). La pente de la droi-

¹⁾ Il serait intéressant de démontrer que la distribution obtenue en réunissant des échantillons au hasard de distributions déterminées, converge en une distribution de MAC ARTHUR.

te varie selon la diversité spécifique. Les taxocoenoses planctoniques fournissent quelques exemples de distribution de MOTOMURA (INAGAKI, 1967, d'après les données de LEGAL et de ERNST: BINET et DESSIER, 1972) ; le plus souvent on observe non pas un seul alignement, mais une succession de segments rectilignes, suggérant la coexistence de plusieurs "peuplements" ayant chacun sa loi propre.

D'autres formes mathématiques ont été proposées: série logarithmique de FISHER et al. (1943); lois log-normales de PRESTON (1962), etc. Elles sont parfois, elles aussi, vérifiées dans les collections.

Nous examinerons ici une classe de lois établies tout d'abord dans un domaine très différent de l'écologie, celui de l'étude statistique des langues réelles, à la lumière de la théorie de l'information. Des travaux empiriques ayant montré des alignements remarquables dans les diagrammes rangs-fréquences des mots d'une langue vivante en échelle log-log, MANDELBROT (1953), repris par BRILLOUIN (1959) en fait une analyse cybernétique. Le problème selon lui se ramène à celui de l'adaptation d'un code à un canal d'information, dans un cas d'information séquentielle. La capacité d'un canal est la quantité d'information maximale qu'il peut transmettre par unité de temps. Le code comprend un certain nombre de symboles signifiants, ayant des fréquences diverses et des durées (ou, plus généralement, des "coûts" sans qu'il soit nécessaire d'en préciser la nature physique) divers. L'adaptation du code au canal d'information consiste à le rendre tel que la quantité moyenne d'information transmise par unité de temps, ou par unité de coût, soit maximale.

Si les symboles ont tous le même coût, cette condition est obtenue pour une équipréquence des symboles; la quantité d'information transmise par unité de coût est alors la quantité maximale, c'est à dire la capacité du canal. Si les symboles ont des coûts différents, on conçoit que les plus coûteux doivent être en même temps les plus rares, mais sans disparaître complètement. On démontre que l'efficacité maximale du code est obtenue pour une relation simple entre la fréquence p_n et le coût t_n du symbole de rang n , de la forme:

$$p_n = e^{-ct_n}$$

où c est une constante. On en déduit la loi rang-fréquence des symboles: la variable "coût" s'élimine des calculs et il vient:

$$p_n = P(n + B)^{-\gamma}$$

ou

$$\log p_n = \log P - \gamma \log (n + B)$$

où P , B et γ sont des constantes. La courbe obtenue est asymptote à la droite:

$$\log p'_n = \log P - \gamma \log n$$

de pente $-\gamma$ et d'ordonnée à l'origine $\log P$. P varie avec l'importance totale de la collection de symboles; puisqu'on est en échelle logarithmique et qu'on ne s'intéresse qu'à l'allure de la courbe, cette quantité est arbitraire. Enfin, B détermine le décollement de la courbe sous l'asymptote à gauche.

Nous représentons à la figure 1 quelques courbes correspondant à diverses valeurs de B , pour $\gamma = 2$. MANDELBROT trouve dans les langues réelles des valeurs de γ comprises entre 1 et 1,2, et des valeurs de B voisines de 1 (courbes très proches d'une droite de pente -1 , avec une légère inflexion dans la partie proximale).

Des lois similaires ont été trouvées dans d'autres domaines, dans lesquels on s'attend à trouver une gestion de l'information en fonction de son coût. PETRUSZEWICZ (1972) cite quelques exemples tirés de la socio-économie: nombre d'habitants des villes, effectifs des différents métiers etc... En écologie, MARGALEF (1957) est le premier à avoir pensé à une application de ces lois: il ajuste une courbe de MANDELBROT (avec $\gamma = 4,5$; $B = 8,4$) à une numération de Tintinnides du plancton méditerranéen. L'auteur ne fait qu'effleurer l'interprétation de tels diagrammes en écologie, et à notre connaissance, ne revient pas sur ce problème dans la suite de ses travaux.

Des travaux récents en planctonologie permettent de retrouver ces lois pour certains états de maturité de l'écosystème, et pour certaines échelles d'observation. TRAVERS (1971) et DEVAUX (1976) trouvent des diagrammes log-log sensiblement rectilignes en fin de succession écologique dans le phytoplancton. FRONTIER et BOUR (sous presse) trouvent des alignements de pente -1 pour les Chaetognathes d'une vingtaine de récoltes considérées globalement, provenant d'une même zone, pour des tranches d'eau 0-100 m et 200-500 m (dont les faunes sont différentes): lois de MANDELBROT avec $\gamma = 1$ et $B = 0$. La tranche 100-200 m, contenant un mélange de faunes, donne une distribution en bâton brisé. FRONTIER (sous presse (b)) décrit une distribution similaire pour les Ptéropodes récoltés en 5 stations au large de Madagascar pendant un an, et pour les Ptéropodes d'un sédiment de la même région: on trouve $\gamma = 2,05$; $B = 0,26$ et $0,65$ respectivement (Figure 2).

Dans tous les cas, la décroissance des dernières espèces est beaucoup plus rapide que d'après le modèle, et ces espèces considérées isolément donnent une distribution de MAC ARTHUR: ce sont probablement des espèces appartenant à un biotope voisin, et mal échantillonnées.

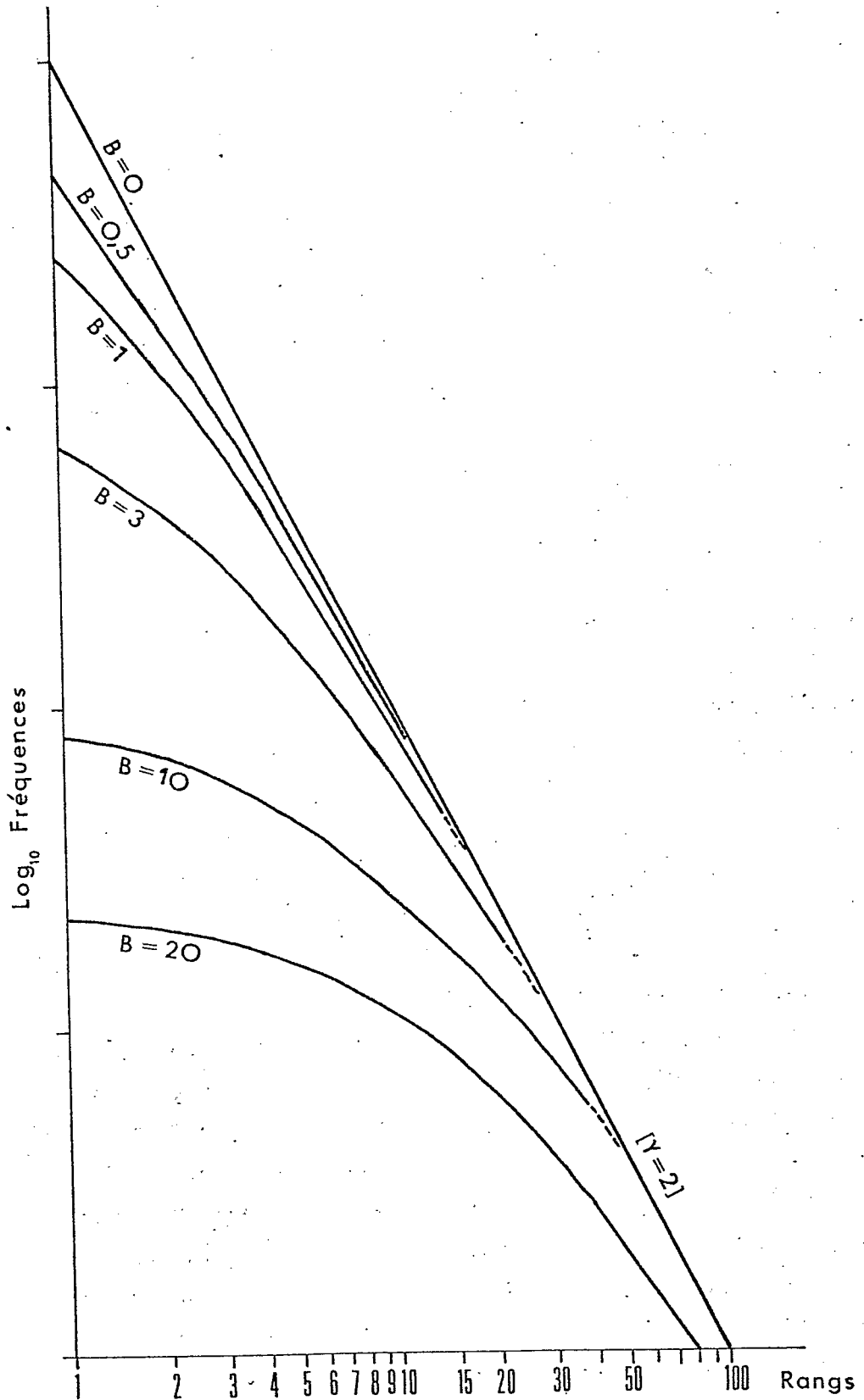


Figure 1
Courbes de MANDELBROT pour $\gamma = 2$ et pour diverses valeurs de B; P est arbitraire.

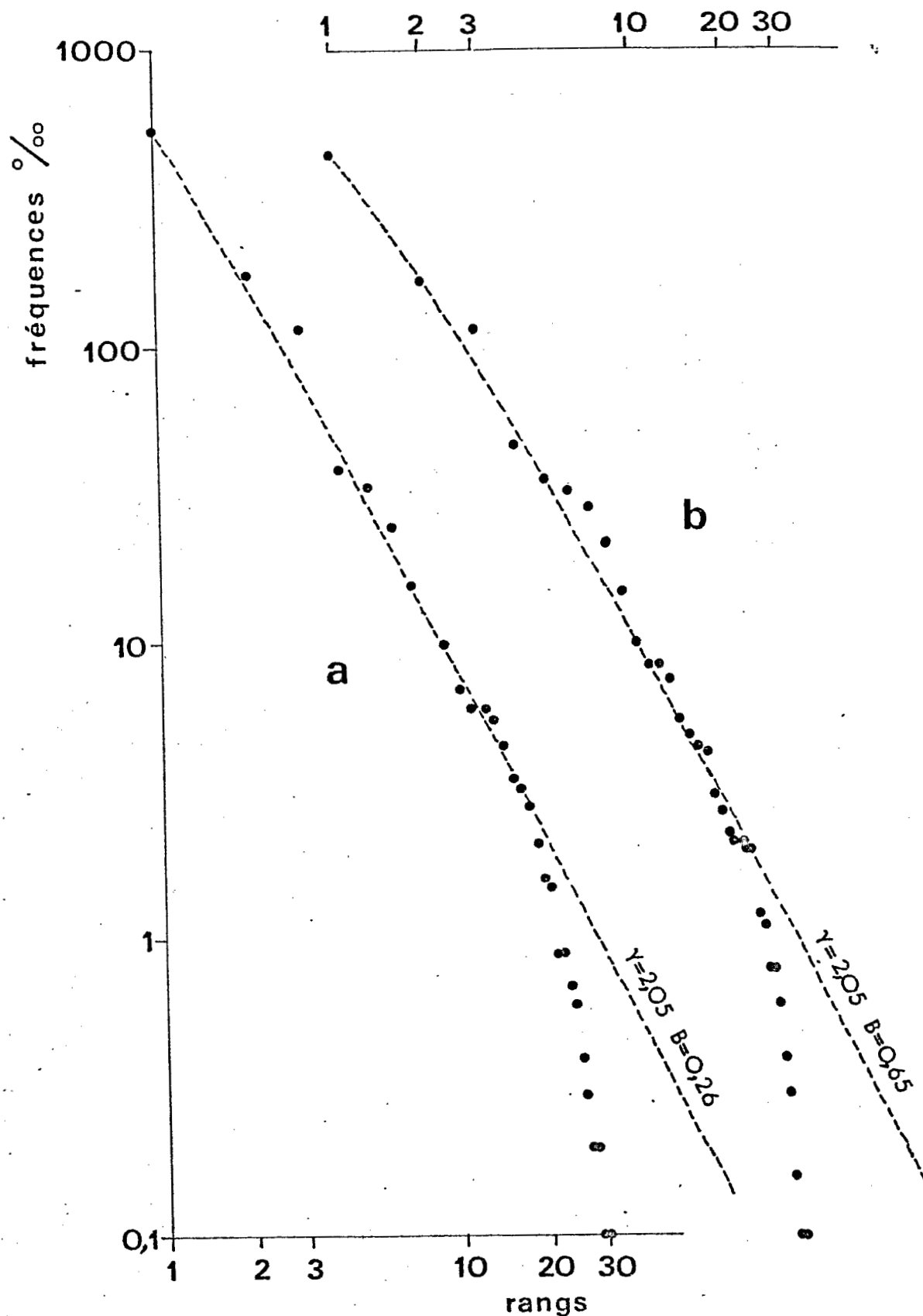


Figure 2

Distributions rang-fréquence rencontrées pour les Ptéropodes récoltés en 5 stations au large de Madagascar pendant un an (a), et pour les Ptéropodes d'un sédiment de la même région (b) Ajustement à des courbes de MANDELBROT.

Ces coïncidences suggèrent, qu'au moins dans certaines circonstances et à certaines échelles d'espace et de temps, les écosystèmes sont astreints à une gestion, au sens des raisonnements de MANDELBROT, de leur information interne en fonction d'un coût attaché à chaque espèce d'une taxocénose.

Peut-on trouver une interprétation plausible des notions d'information interne et le coût des éléments dans un écosystème ?

A la suite des travaux de MARGALEF (1957 à 1974), il est admis que le processus de maturation d'un écosystème lors d'une succession classique, équivaut à un stockage d'information. Du peuplement pionnier au climax, il y a une augmentation du nombre et de la diversité des éléments trophiques supérieurs: prédateurs, détritivores, parasites; recyclage de la matière de plus en plus effectif, de sorte que l'écosystème devient de plus en plus indépendant des apports extérieurs en éléments nutritifs; acquisition de la stabilité des flux d'énergie-matière et de la persistance du réseau d'interactions (résilience), grâce à la mise en place d'un réseau de feed-backs. La diversité générale augmente. En même temps, les espèces à cycle biologique rapide et simple, et à grande vitesse de croissance et de multiplication, sont progressivement remplacées par des espèces à cycle long et complexe montrant des formes de protection et de résistance, des comportements (en particulier, déplacements) leur permettant de jouer un rôle plus complexe et plus efficient dans l'ensemble. La spécialisation augmente. La qualité et la diversité se substituent à la quantité, suite à quoi le "contrôle physique" des écosystèmes juvéniles, robustes mais fortement soumis aux fluctuations du milieu, fait place au "contrôle biologique" des systèmes matures (BOESCH, 1974).

Cette acquisition d'organisation et son maintien sont coûteux en énergie et en matière. En raison du faible rendement énergétique d'un échelon trophique au suivant, le maintien des éléments trophiques supérieurs représente une production primaire considérable. Des quantités d'énergie importantes sont consacrées aux comportements, déplacements, et à l'édification de structures. Au total, une partie du flux trophique est détournée de la croissance de l'écosystème vers le développement de structures rendant ce flux trophique plus efficient. Il s'établit donc un compromis entre la croissance ou le maintien de la biomasse d'une part, le développement de l'organisation d'autre part. Ce compromis ne peut être réalisé qu'au prix d'une gestion des ressources, origine possible des lois d'optimalité rencontrées. (Pour une analyse plus approfondie, voir FRONTIER, sous presse(b)).

En fait, il n'est pas certain que l'énergie et la matière constituent la seule base d'un coût. La théorie, en effet, n'assigne à la variable "coût" d'autre contrainte que celle d'être additive, et en quantité totale limitée: cela ne suffit pas à déterminer sa nature. JOHNSON (1975) évoque l'information "signifiante" ou "fonctionnelle" intérieure au système, c'est à dire la proportion (impossible à estimer dans l'état actuel de la théorie) d'information mathématiquement disponible, qui est réellement utilisée dans l'édification des structures et des fonctions. Cette information signifiante pourrait être une variable d'état, en quantité limitée, ce qui lui donnerait la possibilité d'intervenir dans l'établissement d'un coût. ORIANS (1974) parle du coût d'une adaptation à un certain état du milieu, en termes de perte de capacité d'adaptation à d'autres états possible: cela équivaut sans doute à admettre une quantité limitée d'information signifiante. On évoque également, dans le même esprit, l'information génétique.

Quoiqu'il en soit, admettre une évolution spontanée des écosystèmes dans un sens correspondant à l'acquisition d'une gestion optimale de l'information, en fonction de ressources limitées, semble dans l'état actuel une hypothèse de travail séduisante. On interprétera dans cette optique les déformations progressives des diagrammes rang-fréquence observés le long d'une succession écologique, et décrits récemment dans le plancton marin et d'eau douce (TRAVERS FRONTIER, DEVAUX, loc.cit.). On distingue en effet les stades suivants (Figure 3):

- Stade 1 (début de succession): la courbe montre une allure concave vers le haut dans sa partie gauche, indiquant la prédominance d'un très petit nombre d'espèces. Puis elle subit une inflexion, et devient convexe dans sa partie droite. Enfin, chute rapide pour les espèces rares. La diversité est faible.

Au cours de la succession, la partie convexe gagne vers la gauche: les espèces fréquentes deviennent nombreuses et d'abondances plus uniformes. La diversité augmente. La chute brutale des espèces rares persiste.

- Stade 2 (maturité du système): la courbe devient entièrement convexe, se rapprochant de la distribution en bâton brisé. Cependant les espèces fréquentes sont toujours plus fréquentes, et les espèces rares moins fréquentes, que dans le modèle de MAC ARTHUR. La diversité est maximale.

- Stade 3 (fin de succession): le diagramme devient sensiblement rectiligne par augmentation des espèces les plus abondantes du peuplement précédent; on observe parfois une flexure vers le bas dans la partie gauche; l'ajustement

à une courbe de MANDELBROT est tout à fait correcte, à la chute des espèces rares près. La diversité a diminué par rapport au stade précédent.

On peut y voir soit un "vieillissement" de l'écosystème: la diversité diminue, car certaines espèces deviennent mal contrôlées et ont tendance à monopoliser l'espace comme en début de succession; soit un changement d'échelle de la diversité (TRAVERS, 1971). En effet la succession que nous venons de décrire est observée au niveau de la récolte planctonique. Si l'on groupe un

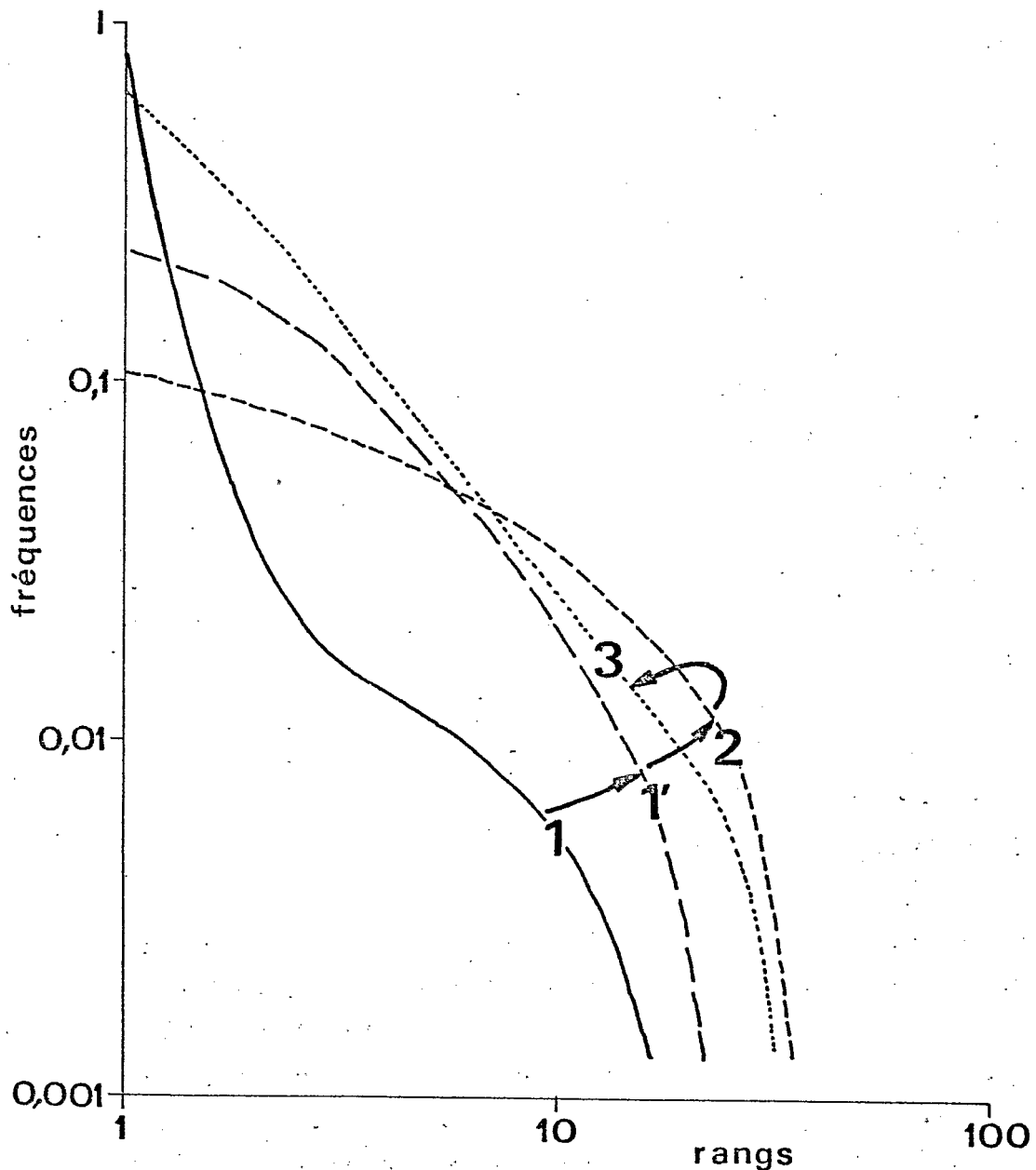


Figure 3

Schéma de la déformation des courbes rang-fréquence le long d'une succession écologique dans le plancton.

certain nombre de récoltes dans le temps ou dans l'espace, il arrive qu'on obtienne des distributions de MANDELBROT tout à fait caractéristiques (FRONTIER sous presse (b); FRONTIER et BOUR, sous presse). Cela tend à montrer que la gestion de l'information, si elle existe, se produit à une certaine échelle d'espace et de temps.

Un phénomène écologique doit toujours être rapporté à une certaine échelle d'observation. Les interactions et les boucles de rétroaction qui constituent le système, ne peuvent être définies sans une indication de l'aire et de la durée sur lesquelles on les envisage, et qui dépendent des vitesses de déplacements et délais de réaction des éléments (¹). Une dynamique proie-prédateur peut différer à des échelles d'espace-temps différentes. Il en est de même des régularités statistiques observées in situ, telles que les distributions de fréquences et les hétérogénéités de répartition (FRONTIER, 1973, 1974). L'hétérogénéité du milieu et du peuplement pouvant varier considérablement avec la saison, le stade de la succession écologique, etc., il n'est pas impossible que les régularités observées à certaines échelles apparaissent en certaines circonstances à l'échelle de la récolte individuelle; mais cette question demanderait à être approfondie.

Les courbes rang-fréquence observées dans les récoltes semblent donc témoigner d'états transitoires ou locaux, et d'une tendance vers une structure optimale atteinte, en fin d'évolution, à une certaine échelle d'espace. L'allure d'un diagramme permet de caractériser l'éloignement local par rapport à l'état optimal défini par une distribution de MANDELBROT, quels que soient les contenus concrets des notions d'information gérée et de coût des éléments. Il reste encore beaucoup à réfléchir sur la question; par exemple, les paramètres γ et B de la distribution semblent caractériser les taxocoenoses à leur état d'équilibre: il faudrait découvrir leurs significations. Des comparaisons avec la socio-économie et la linguistique pourraient être encore recherchées. Quoiqu'il en soit, la méthode nous semble d'ores et déjà heuristique.

NOTE: A la suggestion de Monsieur Alain Laurec, que nous remercions ici, nous précisons deux points d'épistémologie (mieux développés ailleurs: FRONTIER, sous presse (b))

1- La question de l'interférence n'a pas été soulevée dans ce qui précède. Le problème de la "représentativité statistique" d'un échantillon du point

(¹) cela n'est malheureusement jamais pris en compte dans les modèles dynamiques ainsi que le souligne MARGALEF (1973).

de vue des abondances d'organismes a fait l'objet de travaux antérieurs (Frontier, 1973, 1974). Nous concluons que le problème de l'erreur d'échantillonnage est secondaire par rapport à celui de la spécification de l'échelle spatio-temporelle de perception. Il y a autant de phénomènes écologiques que d'échelles de perception, et un échantillon de peuplement est représentatif, 1°) de lui-même (d'où l'indice de diversité dit de MARGALEF); 2°) à des degrés divers, de volumes du milieu de tailles arbitrairement grandes, parcequ'à des volumes de tailles croissantes correspondent des niveaux d'intégration successifs de l'écosystème.

Si une variation d'allure du diagramme rangs-fréquences se manifeste lorsqu'on augmente la taille de l'échantillon (par exemple en réunissant des récoltes), cette variation n'illustre pas seulement l'échantillonnage de plus en plus correct d'un phénomène à vaste échelle (convergence en loi), mais aussi un changement d'échelle, donc de phénomène.

Il n'en reste pas moins qu'il serait intéressant de voir de quelle façon, et à quelle vitesse, la loi rangs-fréquences pour une échelle converge vers la loi rangs-fréquences pour l'échelle supérieure; nous nous y employons actuellement. Les résultats dépendront sans doute, ainsi que nous l'avons suggéré plus haut, de caractéristiques biologiques telles que la maturité ou l'état physiologique de l'écosystème. Nous rejoignons ici les vues de MARGALEF au sujet des "spectres de diversité".

2- Le recours à la théorie de l'information pour l'analyse des systèmes complexes est un point parfois critiqué. Mal présenté (ou mal compris..) il peut paraître quelque peu mystique. En fait, on est à la recherche de l'explication profonde de certaines propriétés globales des systèmes; on a besoin pour cela de concepts qui soient en même temps des opérateurs (comme le sont l'énergie, l'entropie, le moment d'inertie etc...), permettant d'appréhender au niveau global les caractéristiques de cette complexité fonctionnelle. La théorie de l'information est, certes, une approche grossière. Mais elle est la seule, à l'heure actuelle, à répondre aux conditions cherchées, à savoir la définition de paramètres de complexité susceptibles de fournir une mesure de l'organisation et de la transmission de structures, indépendamment du support physique.

REFERENCES.

- BINET D. et DESSIER A. (1972) - Premières données sur les copépodes de la région congolaise. III- Diversité spécifique.
Cahiers ORSTOM, série Océanogr., 10 (3) pp.219-242.

- BOESCH D.F. (1974) - Diversity, stability and response to human disturbance in estuarine ecosystems.
Proc. 1st intern. Congr. Ecol. pp.109-114.
- BRILLOUIN L. (1959) - La science et la théorie de l'information.
Masson, Paris, 302 p.
- COHEN J.E. (1968) - Alternative derivations of a species-abundance relation.
Am. Nat., 102, pp.165-172.
- DEVAUX J. (1976) - Intérêt de l'utilisation des diagrammes de Frontier pour délimiter les stades des successions phytoplanctoniques
C.R. Acad. Sc. Paris, série D, 282, (16) pp.1499 - 1501.
- FISHER R.A. CORBETT A.S. WILLIAMS C.B. (1943) - The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population.
J. anim. Ecol. 12 pp.42-58.
- FRONTIER S. (1969) - Méthodes d'analyse statistique applicables à l'écologie du plancton.
Doc. Sci. Centre ORSTOM Nosy-Be, 7, multigr.: 33p. 12 pl.
- FRONTIER S. (1973) - Etude statistique de la dispersion du zooplancton
J. exp. mar. Biol. Ecol. 12 (2) pp;229-262.
- FRONTIER S. (1974) - Contribution à la connaissance d'un écosystème néritique tropical: étude descriptive et statistique du peuplement planctonique de la région de Nosy Be (Madagascar).
Thèse, Université Aix-Marseille, 268p. et *Doc. ORSTOM hors coll.*
- FRONTIER S. (sous presse (a)) - Etude de la décroissance des valeurs propres dans une analyse en composantes principales: comparaison avec le modèle du "bâton brisé"
J. exp. mar. Biol. Ecol.
- FRONTIER S. (sous presse (b)) - Réflexions pour une théorie des écosystèmes
Bull. Ecol.
- FRONTIER S., BOUR W. (sous presse) - Note sur une collection de Chaetognathes récoltée au dessus du talus continental près de Nosy Be (Madagascar)
Cahiers ORSTOM, série Océanogr.
- INAGAKI H. (1967) - Mise au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie évolutive.
Vie et Milieu, 18 (1B) pp.153-166.
- JOHNSON H.A. (1970) - Information theory in biology after 18 years.
Science, 168, pp. 1545-1550.
- MAC ARTHUR R.H. (1957) - On the relative abundance of bird species.
Proc. nat. Acad. Sci. Washington, 43, pp.293-295.
- MANDELBROT B. (1953) - Contribution à la théorie mathématique des communications.
Thèse Université de Paris, Publ. Inst. Stat. Univ. Paris. 2 (1), 121 p.
- MARGALEF R. (1957) - La teoria de la informacion en Ecologia.
Mem. real. Acad. Ciencias Artes Barcelona, 32, pp. 373-449.
- MARGALEF R. (1961) - Communication of structure in planctonic populations.
Limn. Oceanogr. 6 (2) pp.124-128.

- MARGALEF R. (1968) - Perspectives in ecological theory.
Chicago series in Biology. Univ. Chicago Press, 111 p.
- MARGALEF R. (1969) - Diversity and stability : a practical proposal and a model of independence.
In: Diversity and stability in ecological systems. Brookhaven Sympos. in Biol., 22, pp.25-37.
- MARGALEF R. (1973) - Some critical remarks on the usual approaches to ecological modelling.
Inv. Pesq., 37, (3), pp. 621-640.
- MOTOMURA I. (1947) - Further on the law of the populations density in animal associations.
En japonais, résumé anglais. Seiri Seitai, 1, pp.55-60.
- ORIAN G.H. (1974) - Diversity, stability and maturity in natural ecosystems.
Proc. 1st intern. Congr. Ecol. pp.64-65.
- PETRUSZEWICZ M. (1972) - Graphiques parétiens et distributions lexicales.
Informatique et Sciences humaines, 14, 20 p.
- PIELOU E.C. (1969) - An introduction to mathematical ecology.
Wiley Intersci. 285 p.
- PRESTON F.W. (1962) - The canonical distribution of commonness and rarity.
Ecol. 43, pp. 185-215 et 410-432.
- TRAVERS M. (1971) - Diversité du microplancton du Golfe de Marseille.
Mar. Biol. 8 (4), pp. 308-343.

Manuscrit reçu le 24 - 08 - 1976
Accepté le 6 - 11 - 1976