

P O L Y N E S I E F R A N C A I S E

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

LE ZOOPLANCTON : NOTE SUR LA PRODUCTION DE THALIA DEMOCRATICA
(THALIACES, SALPIDES)

Par

Robert LE BORGNE et Philippe MOLL *



* Centre ORSTOM de NOUMEA - B.P. A5 - NOUMEA-CEDEX NOUVELLE-CALEDONIE

RESUME

Deux méthodes, différentes et indépendantes l'une de l'autre, sont utilisées pour déterminer le taux de croissance de T. democratica : la méthode de Heron et Benham (1985), basée sur l'observation de paramètres décrivant la population et la méthode des rapports C:N:P, utilisant les mesures de physiologie et de composition élémentaire. Avec la première méthode, la longueur augmente de 22 à 28 % en une heure, ce qui équivaut à une augmentation horaire de poids de 44 à 57 %. La seconde méthode fournit des résultats voisins pour la croissance pondérale : 32 à 42 %. Ces valeurs sont les plus élevées pour cette espèce et même pour les organismes zooplanctoniques à l'heure actuelle et pourraient être dues à la richesse du lagon de l'atoll en particules organiques et à sa température, alors voisine de 30°C.

ABSTRACT

The zooplankton of Tikehau atoll in April 1985 : Note on the growth rate of Thalia democratica (Thaliacea, Salpidae). Two different and independent methods were used to assess the growth rate of Thalia democratica : first, the method of Heron and Benham (1985), which uses population parameters ; secondly, the C:N:P ratios method, which is based on physiological and chemical measurements. The hourly length increment, produced by the first method, is 22 to 28 %, which is equivalent to a hourly weight increment of 44 to 57 %. The second method leads to similar weight increase rates of 32 to 42 % per hour. So far, such high values have never been recorded for this species or other zooplanktonic organisms, and could be the result of a hot water in the lagoon (30°C) and a great amount of small organic particles that can be filtered by the Salps.

INTRODUCTION

Une série d'observations répétées sur le zooplancton de l'atoll de Tikehau (Archipel des Tuamotu), entre le 30 mars et le 10 avril 1985, a montré l'importance de Tuniciers pélagiques, les Salpes de l'espèce Thalia democratica, à la fois en nombre et en biomasse. BLANCHOT et MOLL (1986) estiment, en effet, qu'elles constituent 24 % des individus du zooplancton de taille comprise entre 200 μ m et 2 mm, et 8 % du poids sec, tandis que pour les organismes de taille supérieure à 2 mm, ces Salpes représentent 85 % des effectifs et 63 % du poids sec. Leur mode de reproduction asexuée (par bourgeonnement), la grande variété de particules qu'elles peuvent filtrer et leur taux de production élevé, leur confèrent la possibilité de proliférer à la suite d'une poussée de phytoplancton ou de l'émission de particules organiques par des organismes benthiques. Ces pullulations de Salpes sont des phénomènes passagers qu'il est intéressant d'étudier car leur impact sur l'écosystème pélagique est très différent de celui des Crustacés généralement dominants : les "turn-overs" sont accélérés et les prédateurs sont différents, quand ils existent.

On se limitera ici à la présentation de résultats sur le taux de croissance de Thalia democratica, obtenu en utilisant deux méthodes différentes et indépendantes. Les premières valeurs de taux de croissance de cette espèce, présentées par HERON (1972) pour les eaux du large de l'Océan Pacifique et de l'Océan Indien, apparurent particulièrement élevées à l'époque, le temps de doublement étant situé entre 0,7 et 1,7 jour. Cependant, sur des animaux d'élevage prélevés au large des côtes de Floride et de la Georgie, DEIBEL (1982) observe des temps plus longs puisque s'échelonnant entre 1,5 à 33 jours selon les stades de développement. Des résultats comparables à ceux de HERON furent observés par LE BORGNE (1983) lors de la prolifération d'une autre Salpe, Salpa fusiformis, dans le Golfe de Guinée avec un temps de renouvellement de la biomasse de 0,7 jour. Enfin, plus récemment, HERON et BENHAM (1985) fournissent des taux de croissance horaires, exprimés en pourcentage de la longueur, de 20 % environ, soit un doublement de cette dimension en cinq heures. A notre connaissance, ces données sont les seules à l'heure actuelle et il a paru utile d'en fournir d'autres, concernant un milieu riche en particules et de

température élevée (30°C), ces deux facteurs ayant un rôle déterminant sur le taux de croissance.

METHODES

Le calcul du taux de croissance utilise deux méthodes différentes. La première, de HERON et BENHAM (1985), est basée sur des comptages et des identifications de stades de maturité d'organismes, tandis que la seconde utilise des mesures de composition élémentaire et de taux métaboliques (méthode des rapports C:N:P, LE BORGNE, 1978).

1. Estimation des taux de croissance à partir du nombre de bourgeons par chaîne et du rapport descendants : parents (méthode de HERON et BENHAM, 1985).

Chez les Thaliacés, les formes solitaires (oozoïdes) à reproduction asexuée, alternent avec les formes agrégées (blastozoïdes), à reproduction sexuée. HERON et BENHAM (1985) établissent une relation entre le taux de croissance, G, et le nombre de bourgeons de chaque chaîne produite par les oozoïdes, d'une part, et le rapport entre le nombre de blastozoïdes et celui des oozoïdes, d'autre part :

$$G = 0,576 - 0,0876 \text{ Log (nb bourgeons)} - 0,0211 \text{ Log (nb blasto/nb ooz)} \quad (1)$$

Le taux de croissance est exprimé en accroissement de longueur par heure et il serait connu avec une précision de 0,67 % à 0,78 % de l'accroissement, ce qui est très satisfaisant. Comme on le voit, la connaissance de G ne repose que sur des dénombrements. Elle dépend de l'échantillonnage, qui est censé rendre compte des proportions des différents stades de développement présents dans le milieu. Dans l'atoll de Tikehau, l'échantillonnage a été fait avec un filet WP-2, d'un quart de mètre-carré de section à l'ouverture et de 200 µm de vide de maille (ANDONYME, 1968), en traits verticaux du fond à la surface, correspondant à un volume d'eau filtré de 5 m³ chacun, environ (Annexe 2 de LE BORGNE et al., 1986). On admettra que, compte tenu de la concentration des Thaliacés (Tableau 2), de leur mobilité réduite et de leur petite taille,

l'échantillonnage ainsi réalisé était satisfaisant. Le nombre réduit de prélèvements (trois) ne permet cependant pas de le démontrer.

Il est important de souligner que le taux de croissance, G, concerne la longueur et non le poids, HERON et BENHAM (1985) ne fournissant pas d'équivalence entre les deux variables, dans leur article.

2. Estimation des taux de production par la méthode des rapports C:N:P (LE BORGNE, 1978).

La méthode permet de calculer un taux de production, qui est en fait un taux brut d'accroissement de biomasse car elle ne tient pas compte des pertes ultérieures (muees des Crustacés, par exemple), ou de la libération des oeufs ou des larves. Le calcul est basé sur la connaissance des taux d'excrétion et de respiration, qui sont mesurés, et sur celle du rendement net en croissance, K_2 , qui est calculé à partir des rapports C:N (carbone:azote) ou N:P (azote:phosphore), des proies, des dépenses métaboliques (respiration, excrétion), de la constitution et du coefficient d'assimilation des prédateurs. Dans le cas de Thalia democratica, les proies sont toutes les particules organiques comprises entre 0,7 et 50 μ m. Le Tableau 1 résume les étapes menant à la production, dans le cas du rapport N:P, les détails pouvant être trouvés dans LE BORGNE (1978).

Tableau 1. : Eléments entrant dans le calcul de la production par la méthode des rapports C/N/P.

a_1 = N:P particulaire (en atomes)	$K_{2,P} = (a_1 a_4 - a_2) \cdot (a_3 - a_2)^{-1}$ (2)
a_2 = excrétion N:excrétion P (id)	$K_{2,N} = a_3 K_{2,P} \cdot (a_1 a_4)^{-1}$ (3)
a_3 = N:P de <u>T. democratica</u> (id)	$P_{N,P} = K_2 \cdot T_{N,P} \cdot (1 - K_2)^{-1}$ (4)
a_4 = Coefficient assimilation de N (D_n): D_p	$P_C = P_N \cdot a_3$
$T_{N,p}$ = taux d'excrétion totale de N ou P	$P:B = P_{C,N,P} \cdot (100\%C,N,P)$
$P_{C,N,P}$ = taux de production de C,N ou P	
%C,N,P = teneurs du poids sec en C,N,P	

Les taux d'excrétion ou de production de carbone, d'azote ou de phosphore sont des quantités de C,N,P excrétées ou produites, rapportées à un milligramme de poids sec et à 24 heures. Pour obtenir des rendements de production, ou rapports Production:biomasse (P:B), il est nécessaire d'utiliser un seul type d'unité, à savoir le poids sec, le carbone, l'azote ou le phosphore. D'où l'utilisation de % C,N,P, la teneur du poids sec de Thalia democratica en C,N,P. Le "turn-over", temps correspondant au doublement de la biomasse est donc l'inverse de P:B.

Les animaux dont on a estimé la production par cette méthode ont été prélevés, comme ceux de la méthode précédente, en traits verticaux. Ils ont été mis en incubation dans des flacons de 1 litre pendant 6h30 à 10h00 selon les séries (LE BORGNE et al., 1986, Annexe 4) pour les mesures d'excrétion totale d'azote et de phosphore. Il y a eu 16 mesures entre le 6 et le 10 avril 1985. Le rapport atomique a_3 et les teneurs en C,N et P du Tableau 1, ont été mesurés les 9 et 10 avril 1985 (Annexe 3 de LE BORGNE et al., 1986) sur des individus triés, broyés, puis mis dans des nacelles, en vue des analyses élémentaires. Le rapport a_1 , sur les particules, est celui utilisé par LE BORGNE et al., (1986) pour les 9-10 avril 1985. Enfin, n'ayant pas été mesuré, a_4 , le rapport des coefficients d'assimilation, a été admis égal à un.

RESULTATS

1. Détermination du taux de croissance horaire par la méthode de HERON et BENHAM (1985).

Selon ces auteurs, "le nombre de bourgeons produits par chaque oozoïde est défini par le nombre de bourgeons par chaîne et le nombre de chaînes par parent, habituellement de trois. Le nombre moyen de chaînes est défini par la proportion entre le nombre d'adultes les plus jeunes -qui n'ont eu qu'une ou deux chaînes (stades I et J)- et le nombre d'adultes plus vieux, qui en ont eu trois (stades K à M)". On obtient ainsi, en utilisant les valeurs du Tableau 2, un nombre moyen de chaînes de 3,24 (133:41) pour le prélèvement du 30 mars, 2,38 (100:42) pour celui du 5 avril et 1,14 (40:35) pour celui du 9 avril.

Tableau 2 : Nombre d'individus des différents stades de développement d'oozoïdes de *Thalassia democratica*, comptés sur trois échantillons : 30/3/85 sur la première ligne de chaque stade, 5/4 sur la seconde et 9/4 sur la troisième.

Stade	Description succincte du stade	Nombre total d'individus	Nombre total d'individus
F	embryon détaché du parent, un grand aéloblaste et le placenta	42 24 38	
G	stade jeune avec aéloblaste et placenta réduits	29 24 28	
H	stade jeune avec stolon non segmenté	112 32 66	
I	stade jeune avec stolon segmenté	34 16 22	
J	stade mûr à deux chaînes segmentées	99 84 18	3548 3684 444
K	stade mûr à trois chaînes segmentées	32 18 22	1656 648 690
L	stade mûr ayant libéré au moins une chaîne de stolons, l'autre se développant	0 8 5	
M	stade sénile dont toutes les chaînes de stolons ont été libérées	9 16 8	

Le nombre moyen de bourgeons par oozoïde (ou parent de la forme solitaire) est obtenu en divisant le nombre total de bourgeons par le nombre d'individus observés. Les valeurs du Tableau 2 permettent de calculer les nombres moyens suivants de bourgeons : 39,73 (5204:131), 42,47 (4332:102) et 28,35 (1134:40) pour les mêmes dates que précédemment.

Enfin, le nombre moyen de bourgeons par chaîne est le rapport du nombre moyen de bourgeons par oozoïde, que nous venons de calculer, au nombre moyen de chaînes : soit, respectivement, 12,26 (39,73:3,24), 17,84 (42,47:2,38) et 24,67 (28,35:1,14). Ce rapport apparaît donc en augmentation du 30 mars au 9 avril, ce qui traduit certainement un ralentissement de la croissance.

Le second paramètre nécessaire au calcul du taux de croissance est le rapport existant entre le nombre de blastozoïdes des stades B à E, et celui des oozoïdes (stades I à M). Pour les trois prélèvements, il est de 31,67, 12,21 et 39,08.

En utilisant la relation (1), on obtient alors les taux de croissance horaires suivants, exprimés par rapport à la longueur :

prélèvement du 30/3 : $G = 0,284$

prélèvement du 5/4 : $G = 0,271$

prélèvement du 9/4 : $G = 0,218$

Inutile de dire que ces taux sont particulièrement rapides pour le règne animal car ils signifient que la longueur augmente de 22 à 28 % en une heure. La deuxième méthode permettra de vérifier le réalisme de ces valeurs.

2. Détermination du taux de croissance pondérale par la méthode des rapports C/N/P.

Les résultats de taux de production P_C , P_N , P_P et des rapports P:B sont reportés sur le Tableau 3. Ils sont également très élevés puisque

la biomasse est multipliée par un facteur de 8,1 à 10 par jour, en se référant aux P:B de 814 et 995 % du Tableau.

Tableau 3 : Valeurs moyennes des paramètres du tableau 1 pour Thalía democratica, nécessaires au calcul du rendement net en croissance, K_2 , du taux de production journalier P et du rapport P:B, pour le carbone, l'azote et le phosphore.

Paramètre	Nombre de mesures	Moyenne	Résultats
a_1	25	13,9	$K_{2,P} = 0,519$
a_2	12	6,9	$K_{2,N} = 0,761$
a_3^*	2	20,4	$P_N = 42,8 \mu\text{g}/\text{mg ps}/\text{j}$
%C	2	1,91	$P_P = 5,9$ "
%N	2	0,43	$P_C = 163,5$ "
%P	2	0,0725	$P:B_N = 856 \%$
T_N	12	0,962	$P:B_P = 995 \%$
T_P	12	0,175	$P:B_C = 814 \%$

* Valeur pour la totalité du macrozooplancton (in Le Borgne et al., 1986).

DISCUSSION

Les résultats présentés amènent à se poser trois questions. La première est celle de savoir si les deux méthodes fournissent des résultats comparables car, nous l'avons vu, l'une fournit des accroissements de longueur et l'autre des augmentations pondérales brutes avant toute libération dans le milieu ou toute prédation. La seconde question a trait aux causes de la rapidité des taux de croissance obtenus dans les deux cas, causes qui peuvent provenir des conditions de milieu et de la méthodologie employée. Enfin, on examinera brièvement les conséquences que peuvent avoir de tels taux de croissance sur le milieu.

1. Comparaison des valeurs de taux de croissance obtenus avec les deux méthodes.

La méthode des rapports C:N:P fournit des taux de croissance pondérale, rapportés ici à 24h et que nous rapporterons à l'heure, car il est plus juste de choisir cette unité de temps lorsque les processus sont aussi rapides. Les mesures concernant les différents paramètres T_C , T_N , T_P , a_1 , a_2 , a_3 du Tableau 1 sont des observations instantanées, ou d'une dizaine d'heures dans le cas de l'excrétion, et elles sont censées représenter une situation moyenne, instantanée. Dans le détail, il est possible qu'elles varient au cours d'un cycle nyctéméral, comme cela a pu être montré pour la totalité de ces paramètres dans d'autres régions de l'océan. En l'absence d'information sur ces variations à Tikehau, on admettra la constance du taux de production et l'on divisera le taux journalier par 24 pour obtenir le taux horaire.

Les valeurs ainsi obtenues pourraient être comparées à celles produites par la méthode de HERON et BENHAM (1985), si l'on connaissait le rapport de conversion de la longueur de T. democratica en son poids. En l'absence de résultats publiés par ces auteurs, qui soulignent la difficulté qu'il y a de déterminer le poids des Salpes, on utilisera ceux de DEIBEL (1982) pour la même espèce prélevée au large des côtes de la Georgie et de la Floride dans une eau à 20°C, donc de température voisine de l'étude de HERON et BENHAM (1985). La relation liant le poids (W) à la longueur (L) est : $W = 0,8.L^{2,1}$ (5). L'équation (1) fournissant ΔL , rapporté à la longueur L et à l'heure, Δt , on recherchera la relation entre G et $\Delta W/(W \cdot \Delta t)$, de la façon suivante :

$$\begin{cases} G = \frac{\Delta L}{L} \cdot \frac{1}{\Delta t} \\ W = 0,8.L^{2,1} \end{cases} \Rightarrow \begin{aligned} \frac{\Delta L}{\Delta t} = G.L &\Leftrightarrow \frac{\Delta L}{\Delta W} \cdot \frac{\Delta W}{\Delta t} = G.L \\ \frac{\Delta W}{\Delta t} = G.L \cdot \frac{\Delta W}{\Delta L} &= G.L \cdot 0,8 \cdot 2,1 \cdot L^{1,1} \\ \frac{\Delta W}{\Delta t} = G \cdot 2,1 \cdot W & \qquad \frac{\Delta W}{W} \cdot \frac{1}{\Delta t} = G' = 2,1.G \end{aligned}$$

Donc, l'accroissement de poids est 2,1 fois plus important que celui de la longueur pendant Δt . Si G est égal à 0,284 le 30 mars, 0,271 le 5 avril et 0,218 le 9 avril, on aura alors $G' = 0,568, 0,542$ et $0,436$, respectivement. En d'autres termes, le poids augmenterait en une heure de 44 à 57 % selon les prélèvements. Ces valeurs sont un peu plus élevées que celles que l'on obtiendrait en divisant les valeurs de P:B du Tableau 3 (méthode des rapports C:N:P), par 24 : 35,7 % pour l'azote, 41,5 % pour le phosphore et 33,9 % pour le carbone.

Mais, compte tenu de l'incertitude liée à la relation utilisée pour convertir la longueur en poids, du fait que les mesures effectuées dans le cas de la méthode des rapports C:N:P ont été réalisées surtout les 9 et 10 avril, soit à un moment où la croissance se ralentissait, on peut conclure que les taux horaires sont tout à fait comparables.

2. Causes de la rapidité des taux de croissance

Bien que les deux méthodes fournissent des résultats voisins, leur application au cas présent peut être mise en doute. Ainsi, les figures de HERON et BENHAM (1985) montrent-elles que leurs relations ont été établies pour un nombre minimum de 30 bourgeons par chaîne, alors que toutes nos valeurs sont inférieures à 25. On peut donc se demander si leur relation est encore valable pour la gamme de valeurs du nombre de bourgeons qui a été considérée pour Tikehau. En revanche, le second paramètre nécessaire au calcul de G, le rapport entre le nombre de blastozoides et celui des oozoides, est inclus dans la gamme des valeurs de l'étude de HERON et BENHAM (1985).

La méthode des rapports C:N:P, quant à elle, peut être faussée pour les raisons suivantes :

- si les sécrétions importantes des Thaliacés sont mesurées en même temps que leur excrétion, elles entraîneront une surestimation de la production (formule 4 du Tableau 1). Les pourcentages élevés d'ammonium ou de phosphate excrétés présentés dans l'Annexe 5 de LE BORGNE et al. (1986) montrent toutefois que ce biais doit être négligeable.

- le calcul du rendement net en croissance, K_2 , a été fait avec le rapport de constitution a_3 du macrozooplancton et non celui des seules Salpes. K_2 a donc pu être surestimé si le terme utilisé (20,4) était supérieur à celui de T. democratica (cf. équations (2) et (3)).

- le rapport P:B peut être erroné si les pourcentages du poids sec en C,N,P sont faux. Si ces derniers sont faibles, P:B augmente pour une même valeur de taux de production. Le Tableau 4 montre que les valeurs des pourcentages du poids en C,N et P sont faibles, quoique dans la gamme des variations de la littérature, et on ne peut exclure une surestimation de P:B. L'une des causes possibles de faiblesse des pourcentages est la présence de sel, qui augmente le poids sec.

Tableau 4 : Valeurs comparées des teneurs du poids sec des Thaliacés en C,N et P et de leurs rapports atomiques, dans la littérature.

AUTEUR	ESPECE	%C	%N	%P	C:N	N:P
CURL (1962)	Tuniciers	7-10	0,3-1,5	0,14	2,7-7,7	23-47
MADIN et al. (1981)	Salpes	1,07	-	-	-	-
IKEDA et MITCHELL (1982)	Salpes	4,7-10,1	1,2-2,8	0,09-0,16	-	30-39
LE BORGNE (1982)	<u>Salpa fusiformis</u>	8,2	2,1	0,195	4,6	23,9
LE BORGNE et ROGER (1983)	Salpes	8,6	2,2	0,20	4,65	24,2
<u>Présent article</u>	<u>Thalia democratica</u>	1,91	0,43	0,0725	-	-

La seconde série d'explications relatives aux valeurs élevées obtenues pour le taux de croissance de T. democratica, a trait aux facteurs du milieu et à la composition des peuplements. Il est certain que les taux de croissance des populations naturelles, où les stades jeunes dominent, sont supérieurs au taux moyen d'un individu au cours de son cycle de développement et, a fortiori, à l'inverse de la durée de génération qui est parfois utilisée dans le calcul de la production (LE BORGNE, 1982). Une

autre raison est la richesse en particules d'un lagon d'atoll. HERON et BENHAM (1984) estiment en effet que le facteur trophique est le facteur principal, la température ayant un rôle secondaire. Mais ce dernier effet thermique ne doit pas être sous-estimé, car si lors de l'étude de HERON et BENHAM (1984) et de LE BORGNE (1983), elle était comprise entre 16°5 et 22°C, elle était en moyenne de 29°50 dans le lagon de Tikehau. Or, à concentration de nourriture non-limitante, le taux métabolique des poikilothermes est plus élevé lorsque la température augmente. On peut cependant se demander ce qui a provoqué la prolifération des Salpes : "bloom" de phytoplancton, production de particules par le benthos ?

3. Conséquences des valeurs élevées des taux de croissance sur le milieu

Si la biomasse de Thaliacés augmente de 30 à 50 % en une heure, selon la méthode d'estimation et la période, il est aisé d'imaginer que l'on aboutisse rapidement à une prolifération de ces organismes dans le milieu. Toutefois, les estimations des quantités de particules ingérées par le zooplancton, faites par LE BORGNE et al. (1986), montrent qu'elles sont inférieures à la production primaire planctonique du lagon à l'époque où cette étude a été réalisée. On peut alors imaginer que les Salpes n'avaient pas atteint leur biomasse maximum le 10 avril, puisqu'elles n'avaient pas épuisé le milieu en particules. Un autre facteur limitant possible est la prédation ; mais les Amphipodes que l'on observe souvent à l'intérieur des Salpes n'étaient pas nombreux alors. Enfin, la concurrence de la part d'autres filtreurs pouvait aussi limiter l'augmentation de biomasse, quoique, dans le milieu pélagique, on connaisse peu de filtreurs aussi efficaces que les Thaliacés.

CONCLUSION

Les taux de croissance de Thalia democratica, qui ont été déterminés en utilisant deux méthodes différentes, sont les plus rapides des taux enregistrés à l'heure actuelle. En une heure, en effet, la biomasse augmenterait de 34 à 56 %.

Ils doivent être considérés avec prudence, pour l'instant, car ils sont basés sur un nombre réduit de mesures et parfois hors des limites de validité des méthodes. Mais ils sont possibles, lors d'une prolifération de Thaliacés où domine le bourgeonnement, et dans un milieu chaud (30°C) et riches en particules.

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME, 1968.- Zooplankton sampling. Monographs Oceanogr. Methodol., UNESCO, PARIS. 2, 174 p.
- BLANCHOT (J.) et MOLL (P.), 1986.- Le zooplancton de l'atoll de Tikehau en avril 1985 : composition faunistique de la fraction 35-2000 um. ORSTOM Tahiti, Notes et Documents Océanogr., 28 : 169-180.
- CURL (H.), 1962.- Standing crops of carbon, nitrogen and phosphorus and transfer between trophic levels in Continental Shelf waters South of New York. Rapp. P.V. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer, 153, 99-107.
- DEIBEL (D.), 1982.- Laboratory determined mortality, fecundity and growth rates of Thalia democratica Forskal and Dolioletta gegenbauri Uljanin (Tunicata, Thaliacea). J. plankton Res. 4 (1), 143-153.
- HERON (A.C.), 1972.- Population ecology of a colonizing species, the pelagic Tunicate Thalia democratica. I. Individual growth rate and generation time. Oecologia, 10, 269-293.
- HERON (A.C.) et BENHAM (E.E.), 1984.- Individual growth rates of salps in three populations. J. plankton Res. 6 (5), 811-828.
- HERON (A.C.) et BENHAM (E.E.), 1985.- Life history parameters as indicators of growth rate in three salp populations. J. plankton Res. 7 (5), 365-379.

- IKEDA (T.) et MITCHELL (A.W.), 1982.- Oxygen uptake, ammonia excretion and phosphate excretion by krill and other Antarctic zooplankton in relation to their body size and chemical composition. Mar. Biol. 71, 283-298.
- LE BORGNE (R.), 1978.- Evaluation de la production secondaire planctonique en milieu océanique par la méthode des rapports C/N/P. Oceanog. Acta, 1, 107-118.
- LE BORGNE (R.), 1982.- Zooplankton production in the eastern tropical Atlantic Ocean : net growth efficiency and P:B in terms of carbon, nitrogen and phosphorus. Limnol. Oceanogr., 27 : 681-698.
- LE BORGNE (R.), 1983.- Note sur les Proliférations de Thaliacés dans le Golfe de Guinée. Océanogr. Tropic., 18 (1), 49-54.
- LE BORGNE (R.) et ROGER (C.), 1983.- Caractéristiques de la composition et de la physiologie des peuplements hauturiers de zooplancton et micronecton du Golfe de Guinée. Océanogr. Tropic., 18 (2), 381-418.
- LE BORGNE (R.), BONNET (S.) et CHARPY (L.), 1986.- Le zooplancton de l'Atoll de Tikehau en avril 1985 : biomasse, composition élémentaire, respiration, excrétion et production ORSTOM Tahiti, Notes et Documents Océanogr., 28 : 115-152.
- MADIN (L.P.), CETTA (C.M) et Mc ALISTER (V.L.), 1981.- Elemental and biochemical composition of Salps (Tunicata, Thaliacea). Mar. Biol., 63, 217-226.