

**Suivi de l'abondance de *Trichodesmium spp.* (cyanobactéries filamenteuses)
et des paramètres du milieu lagunaire en Baie de Sainte-Marie (Nouméa,
Nouvelle-Calédonie): 7 octobre - 19 décembre 2003**

Robert LE BORGNE*
Vincent FAURE**
Patrick RAIMBAULT***
Martine RODIER*

avec la collaboration de :

Miguel Clarque
Nicole Garcia
Jennifer Goujon
Alain Lapetite
Italo Masoti
Emma Rochelle-Newall

* U.R. 099 (« Cyanobactéries marines ») et ** 103 (Camélia) de l'IRD, Centre IRD, B.P. A5, 98848 Nouméa Cédex, Nouvelle-Calédonie.

***Laboratoire d'Océanographie et de Biogéochimie (LOB) Campus de Luminy 13288 Marseille Cédex 09, France.

Mots clés : Océanographie biologique – environnement côtier - dynamique des populations – *Trichodesmium*

Keywords : Marine Biology – Coastal environment – Population dynamics - *Trichodesmium*

RESUME

La dynamique des populations de cyanobactéries filamenteuses, très fortement dominées par l'espèce *Trichodesmium erythraeum*, a été étudiée pendant plus de deux mois à raison de trois sorties par semaine en un point fixe de la baie de Sainte Marie. Ces observations s'accompagnent de mesures des conditions du milieu marin. La période considérée, le printemps austral, est caractérisée par une variété de conditions météorologiques, notamment de périodes d'alizé. Leur effet s'en fait sentir sur la structure hydrologique (structure verticale et valeurs de la température et de la salinité) et, par contrecoup, sur l'ensemble des paramètres biologiques considérés. En revanche, il n'apparaît pas de variations marquées des teneurs en sels nutritifs (NO₂, NO₃, NH₄ et PO₄), qui restent très faibles. La variabilité temporelle affecte les concentrations en chlorophylle >20 µm, le nombre de trichomes et de colonies de *T. erythraeum*, leur distribution verticale, la production des hétérobactéries, l'abondance et la constitution des particules (rapport C/N) et les taux de fixation de carbone inorganique et de diazote. Les particules sédimentant sur le fond de 12m de la station sont riches en matière organique et comprennent des trichomes de cyanobactéries.

ABSTRACT

Survey of Trichodesmium spp. (filamentous cyanobacteria) and lagoonal environmental parameters in Baie de Sainte Marie (Noumea, New Caledonia): October 7 – December 19, 2003.

The filamentous cyanobacterial population dynamics was studied for two months at a fixed station of Baie de Sainte Marie with three sorties per week. These observations on *Trichodesmium erythraeum*, the dominant species, are complemented by environmental ones. The period considered, i.e. austral Spring, was characterized by a variety of different meteorological situations, including trade wind periods. Hydrography, which includes temperature and salinity values and their vertical structure, is wind speed-dependent and effects most of the biological parameters considered. On the other hand, nutrient concentrations (NO₂, NO₃, NH₄ and PO₄) are low and rather constant. Temporal variability deals with parameters such as chlorophyll >20 µm, number of trichomes (or filaments) and colonies of *T. erythraeum*, their vertical distribution, production of heterobacteria, particulate amount and constitution (as C/N ratio) and uptake rates of inorganic carbon (¹³C) and dinitrogen (¹⁵N). Particles sinking over the station 12 m depth, displays a high organic matter content and include trichomes.

OBJECTIFS DE L'ETUDE

Les cyanobactéries filamenteuses du genre *Trichodesmium* peuvent se trouver en concentrations importantes par moment dans les lagons néo-calédoniens ou dans l'océan du large, formant alors des nappes de couleur blanchâtre, orange ou rouge. Ce phénomène se produit toute l'année mais avec une plus forte probabilité en été austral. En raison du caractère toxique possible de ces développements et de leur impact sur le milieu, une première étude avait été faite en baie de Ouinné sur l'origine de ces nappes (Le Borgne *et al.*, 2002) mais n'avait pas permis de répondre à la question du déterminisme en raison de conditions météorologiques défavorables pendant l'été 2002. Un nouveau suivi a donc été décidé, ayant lieu cette fois dans la région de Nouméa et au printemps austral. Outre la question du déterminisme des développements de *Trichodesmium*, c'est toute la dynamique de leurs variations que l'on cherchait à connaître, en s'attachant en particulier aux variations de leur distribution verticale le long de la colonne d'eau, à leur composition spécifique et leurs critères morphologiques. Alors que le suivi en baie de Ouinné avait bien montré que les pluies s'accompagnaient de développements de diatomées et de la quasi-disparition des *Trichodesmium*, qu'en est-il dans une zone où la nature des apports terrigènes est différente ? Y-a-t-il alternance des populations de *Trichodesmium* et du reste du phytoplancton ou coexistence, au contraire ? Que deviennent les *Trichodesmium* ? Sont ils consommés, sédimentent-ils ou se décomposent-ils pour donner de la matière organique dissoute (MOD) ? Quels sont les rapports entre les cyanobactéries filamenteuses et la flore bactérienne par le biais de la libération de MOD ? Quels sont, enfin, les taux de fixation d'azote moléculaire de cette bactérie diazotrophe ? Le suivi de Sainte-Marie a eu pour objet de répondre à ces questions et s'est fait à raison de trois sorties par semaine pendant deux mois et demi. Il s'est inscrit dans le Chantier calédonien du Programme National Environnement Côtier (PNEC) et dans les activités côtières de l'Unité de Recherche « Cyano » de l'IRD.

STRATEGIE DE L'ETUDE

Comme dans le cas de l'étude antérieure réalisée à Ouinné, l'interprétation des variations de l'abondance des *Trichodesmium* est basée sur celles du milieu, observées dans la période qui précède. Cela implique donc un suivi du milieu marin aussi régulier que possible et suppose que les échanges avec le reste du lagon sont faibles. Sans cette dernière condition satisfaite, il serait en effet impossible d'assimiler les variations observées à des variations temporelles.

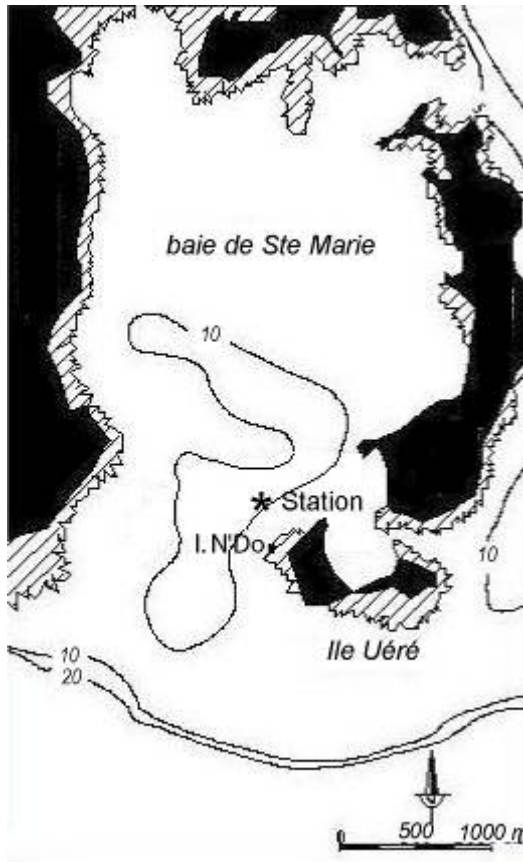
La prise en compte de la distribution verticale des différents paramètres est un point important dans notre cas car les observations sur les *Trichodesmium* sont faites en général en surface et peuvent donc donner une vue biaisée de la situation.

SITE DE L'ETUDE

La baie de Sainte Marie a été retenue pour les raisons suivantes, présentées par ordre d'importance décroissante :

- C'est un milieu assez fermé et donc *a priori* relativement peu soumis aux échanges avec le reste du lagon.
- La nature des roches drainées est différente de celle de la baie de Ouinné. Il s'agit de sols formés sur des roches sédimentaires dans le premier cas et ultrabasiqes, dans le second.
- La baie est le siège de nappes de *Trichodesmium*, vues surtout en été.

- Le milieu marin est suivi régulièrement par l'UR Camélia de l'IRD (UR 103) en baie de Sainte-Marie, ce qui permet de replacer les observations dans un contexte temporel plus large.
- Le site est très proche du laboratoire (cinq minutes en voiture), ce qui évite de devoir conserver les échantillons à analyser.



La position de la station retenue (Figure 1) était pratiquement celle de la N33 de l'UR 103 : $22^{\circ}18.86$ S et $166^{\circ}27.95$ E dans notre cas et $22^{\circ}18.92$ S, $166^{\circ}27.89$ E, dans celui de la N33, les positions étant fournies par GPS dans les deux cas. La station est proche de l'entrée de la baie et donc éloignée de l'émissaire de Sainte-Marie, rejetant les eaux usées. Elle se trouve à proximité de l'îlot N'Do et donc à l'abri d'une houle qui peut être forte par moment pour un bateau de la taille de l'Aldrick (5,5 m) qui a été utilisé. Enfin, sa profondeur, variable en raison de la pente du fond, est comprise entre 10 et 14m, ce qui permet l'intervention en apnée sur les pièges à sédiments qui ont été mouillés.

Figure 1. Position de la station échantillonnée en baie de Sainte-Marie du 7 octobre au 19 décembre 2003.

ECHANTILLONNAGE, METHODES ANALYTIQUES ET COMPTAGES

La station a été visitée trois fois par semaine, les lundi, mercredi et vendredi matin, entre 7h00 et 9h00 et se faisait navire au mouillage. Elle se terminait par un trait vertical de plancton, réalisé un peu plus loin du bord que la station, généralement sur des fonds de 17 à 18m.

Enfin, un cycle diurne a été étudié pour les seuls paramètres de la sonde, le 18 décembre 2003. Il a consisté en traits de sonde réalisés toutes les heures, de 7h00 à 18h00 et d'observations météorologiques.

Météorologie et marées

Sont notés sur le **Tableau 1** l'heure du trait de sonde, la direction et la force (en échelle de Beaufort) du vent, la nébulosité (notée de 0 à 8), la pluie et l'état de la mer (échelle de Beaufort). Ces relevés sont ceux effectués à la station et peuvent différer de ceux des stations météorologiques du Faubourg Blanchot et de Magenta de Météo-France (Figures 2 à 5, où l'on a considéré les moyennes sur 4h des relevés horaires) en raison de la position de la station abritée des vents et de la houle de secteur Est. Tous les paramètres du **Tableau 1** sont des estimations et non des mesures.

Les heures de marée sont celles du Service Hydrographique et Océanographique de la Marine (SHOM) pour Nouméa.

Sonde

La sonde à enregistrement utilisée était une SBE 19 de SeaBird[®]. Elle comprenait des capteurs de pression, température, conductivité, lumière incidente (Biospherical[®] QSP 2300), fluorescence (Wetlab[®] Wetstar Ws3S) et turbidité (turbidimètre Seapoint[®]). Les données traitées ont été celles de la descente, réalisée à faible vitesse de façon à acquérir le maximum d'informations. Le logiciel de décodage et de calcul était celui de SeaBirdDataProcessing, en utilisant les coefficients d'étalonnage du 25/09/2002 pour la pression, la température et la conductivité, du 17/04/2003 pour la lumière incidente (PAR : Photosynthetic Available Radiation), du 9/02/1998 pour la turbidité et du 24/10/2001 pour la fluorescence.

Les données du fluorimètre de la sonde ont été comparées aux concentrations de chlorophylle totale (Chla et Pheo des fractions <20µm et >20µm, voir infra) mesurées sur les échantillons de la bouteille de 5l (Figure 6). Les données utilisées sont celles des 4 niveaux de prélèvement de la bouteille et celles de la sonde comprises entre ± 0.5m des mêmes niveaux, l'objectif dans ce dernier cas, étant de tenir compte de la hauteur de la bouteille et des mouvements du bateau.

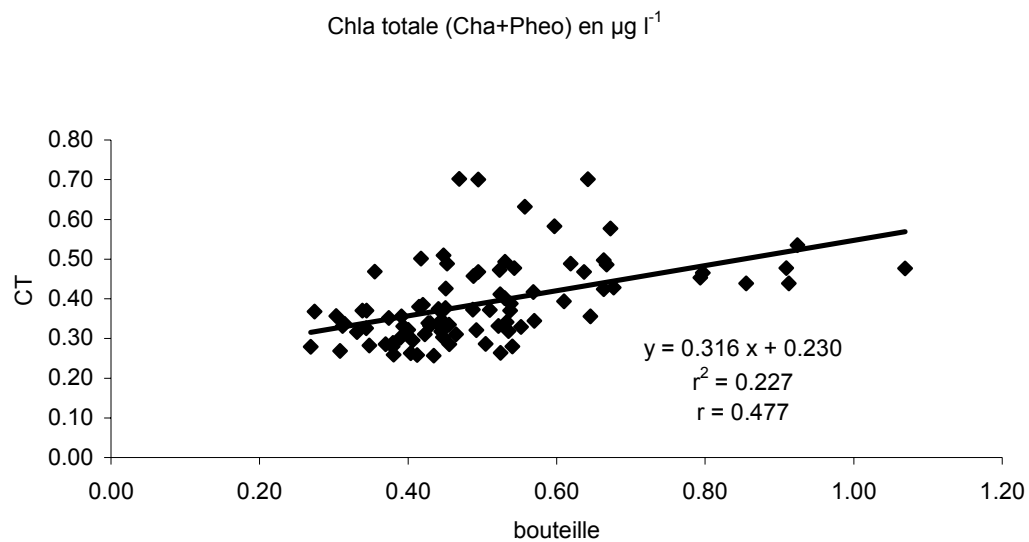


Figure 6. Comparaison des données de chlorophylle totale de la sonde et de la bouteille aux quatre niveaux de prélèvements de cette dernière.

La figure 6 montre que la pente de la droite n'est pas égale à 1, ne passe pas par l'origine et les données présentent une dispersion importante notamment pour les trois profondeurs du 22/10 et l'une des quatre du 20/10. Une étude fine par profondeur (voir Tableau ci-dessous), montre une pente plus faible, une ordonnée à l'origine plus importante et un coefficient de détermination (r^2) plus faible à 7 et 10m qu'à 4m (il n'y a que quatre valeurs pour le niveau 0.5 m, qui n'est donc pas pris en compte dans la comparaison). On peut en conclure que la fluorescence mesurée par la sonde est mal corrélée à la chlorophylle totale et que la relation est différente dans les niveaux les moins éclairés. On considérera donc que les valeurs de chlorophylle de la sonde ne donnent qu'une image de sa distribution verticale, qu'elles peuvent aider à l'étude des variations temporelles à une profondeur donnée mais que l'estimation de la biomasse chlorophyllienne à partir de ces données demanderait une calibration niveau par niveau, ce qui n'a pas été fait au stade actuel de l'étude.

Comparaison des valeurs de chlorophylle a totales obtenues à partir des mesures de fluorescence de la sonde (y) et des concentrations mesurées sur l'eau de la bouteille (x) à 0.5, 4, 7 et 10m : droites de régression, coefficients de détermination (r^2) et nombre de couples (n).

Niveau	Droite de régression	Coeff. Déterm. (r^2)	n
Tous niveaux	$y = 0.316x + 0.230$	0.227	84
4m	$y = 0.475x + 0.133$	0.420	27
7m	$y = 0.259x + 0.255$	0.189	26
10m	$y = 0.284x + 0.251$	0.175	27

Sels nutritifs et pigments

Les prélèvements ont été faits avec une bouteille Niskin de 5l à 10, 7, 4 et 0.5m. Le milieu de la bouteille étant frappée sur le câble en kevlar à ces profondeurs et sa longueur étant de 50cm, les profondeurs échantillonnées étaient à ± 0.5 m par temps calme et d'avantage par mer agitée. En tout état de cause, les prélèvements n'ont jamais concerné la surface (autrement dit : 0m).

Les analyses d'ammonium (NH_4^+) et de phosphate soluble réactif (PO_4^{3-}) ont été faites immédiatement après le retour au laboratoire, tandis que les ions nitrate (NO_3^-) et nitrite (NO_2^-) ont été analysés sur des échantillons conservés au froid après ajout de HgCl_2 (Kattner, 1999).

L'ion NH_4^+ a été dosé manuellement par fluorimétrie selon la méthode décrite par Holmes et al. (1999). L'analyse est réalisée sur un fluorimètre Turner® Design TD-700 équipé d'un filtre d'excitation à 350 nm et d'un filtre d'émission de 410-600 nm. La lecture au fluorimètre est réalisée 6h après ajout des réactifs, délai nécessaire au développement complet de la fluorescence.

Les nitrates et nitrites ont été déterminés par dosage colorimétrique automatisé à flux continu sur un Autoanalyzer II Technicon. Pour les concentrations de nitrates $> 1\mu\text{M}$ et pour les nitrites, les protocoles analytiques sont adaptés de ceux décrits dans Strickland et Parsons (1972). Pour les concentrations de nitrates $< 1\mu\text{M}$, l'analyse a été réalisée selon la méthode "haute sensibilité" décrite dans Raimbault *et al.* (1990). L'acquisition automatique et informatique des données est assurée par le logiciel FASpac. La limite de détection pour le nitrate est de $0.02 \mu\text{M}$ et $0.003 \mu\text{M}$, respectivement en basse et haute sensibilité. Celle du nitrite est de $0.003\mu\text{M}$.

Les phosphates ont été mesurés par dosage colorimétrique au spectrophotomètre (CECIL) à 885nm, selon la méthode de Murphy et Riley (1962). La mesure a été réalisée sur une cuve de 10 cm afin d'augmenter la sensibilité. La limite de détection est de $0.020\mu\text{M}$.

Les concentrations de chlorophylle a (Chla) et de phéophytine a (Pheo) ont été mesurées par fluorimétrie (fluorimètre Turner® Design TD-400, avec filtres d'excitation de 340-500 nm et d'émission $> 665\text{nm}$) après extraction dans le méthanol par la méthode de Le Bouteiller *et al.* (1992). Deux classes de taille ont été considérées : $< 20\mu\text{m}$ et $> 20\mu\text{m}$. A cet effet, 200ml d'eau de mer tamisée sur une soie de $20\mu\text{m}$ ont été filtrés sur Whatman GF/F de 25mm de diamètre pour la première classe de taille. Pour la seconde ($> 20\mu\text{m}$), la totalité de l'eau de la bouteille de 5l était tamisée sur une soie de $20\mu\text{m}$ puis le contenu de la soie était transféré à l'aide d'une pissette sur un filtre GF/F. Le volume d'eau tamisé a été mesuré dans tous les cas de façon à rapporter la concentration à l'unité de volume (litre). Le transfert de la soie sur le filtre a été opéré de façon aussi complète que possible, un contrôle visuel de la soie étant fait à la fin de l'opération.

Production primaire, fixation azotée et biomasse particulaire

Les taux d'assimilation du carbone (production primaire) et de l'azote moléculaire sont estimés pour les profondeurs 0,5 et 4 m, par la technique du double marquage à l'aide des traceurs isotopiques stables ^{13}C et ^{15}N (Montoya *et al.*, 1996).

Les flacons destinés à la mise en incubation sont des flacons en polycarbonate de 0.6 l, préalablement nettoyés à l'acide chlorhydrique dilué et rincés à l'eau déionisée. L'ajout des traceurs ($^{15}\text{N-N}_2$ et $^{13}\text{CHO}_3$) se fait immédiatement après le prélèvement de façon à obtenir un enrichissement initial de l'ordre de 10%.

Les incubations ont été réalisées en bac recouvert d'un filtre (moustiquaire) sur les toits du centre IRD de Nouméa. Les échantillons ont été ensuite filtrés sur GF/F (diamètre 25 mm). Les filtres sont conservés à sec après séchage à l'étuve (60°C) jusqu'à la détermination des enrichissements isotopiques effectuée au laboratoire sur un spectromètre de masse Tracer-Mass. On obtient ainsi (1) la biomasse retenue sur un filtre GF/F en termes de carbone et d'azote et (2) les quantités de carbone et d'azote moléculaire fixées durant la période d'incubation sans prise en compte de l'effet de la lumière dans les bacs (le PAR est 1.8 fois plus élevé dans le bac que celui mesuré par la sonde à la profondeur la plus superficielle).

Activité bactérienne

L'activité bactérienne a été estimée par incorporation de [*methyl- ^3H*] thymidine (TdR) (Amersham, 1.44 TBq.mmol $^{-1}$) dans le TCA précipité. Le protocole suivi est celui de Torréton & Dufour (1996). Des réplicats de 10 ml ont été réalisés.

200 μl de TdR (concentration finale: 15 nM) sont injectés dans des tubes fermés hermétiquement. Les réplicats sont mis en incubation pendant une heure (linéarité vérifiée au préalable au delà de 90 minutes) à la température *in situ* ($\pm 1^\circ\text{C}$). L'incorporation est arrêtée par ajout de 750 μl de formol (37 % tamponné au borate de sodium). Pour chaque point de mesure, un témoin formolé avant l'addition de ^3H -thymidine est réalisé. Après arrêt de l'incubation, les bactéries sont collectées par filtration sous faible dépression (10^4 Pa) sur membranes en polycarbonate Nuclepore $^{\text{®}}$, de porosité 0.2 μm , préalablement imbibées de thymidine non radioactive (10 mM). Le vide est alors rompu et les macromolécules sont précipitées avec de l'acide TriChloroAcétique (TCA : 5% v/v) dans les tourelles à filtration. Après quinze minutes à 4°C, le vide est rétabli et les membranes sont rincées trois fois avec 5 ml de TCA 5 % froid. Les filtres sont placés dans des fioles à scintillation avec 4 ml de liquide scintillant (Ultima Gold de Packard Biosciences). La radioactivité des bactéries est mesurée à l'aide d'un compteur à scintillation Packard $^{\text{®}}$ 1600TR.

La production bactérienne (PB) est ensuite calculée par la formule suivante :

$$PB(pM.h^{-1}) = (dpm_{\text{réplicats}} - dpm_{\text{blanc}}) \times \left(\frac{1000}{V_f}\right) \times \left(\frac{60}{T}\right) \times \left(\frac{10^{12}}{K \times AS}\right)$$

avec :

$dpm_{\text{réplicats}}$: radioactivité moyenne des réplicats T : temps d'incubation (min.)

dpm_{blanc} : radioactivité du témoin AS : activité spécifique de la solution mère de TdR (1440 TBq.mol $^{-1}$)

V_f : Volume d'échantillon filtré (ml) K : 60.10 12 TBq.mol $^{-1}$

La production des cellules hétérotrophes est ensuite reliée à l'incorporation de thymidine par un facteur établi empiriquement et égal à 2.91x10 18 cell.mol $^{-1}$ (Jacquet, 2001). Elle est donc

exprimée en nombre de cellules par unité de volume (litre) et de temps (heure), soit en $\text{cell l}^{-1} \text{h}^{-1}$.

Mesures de la sédimentation

Les prélèvements ont été réalisés au moyen d'une batterie de trois pièges à sédiments mouillés sur le fond (10 à 12m) et balisés en surface par un flotteur. Les pièges (TECHNICAP[®]) sont tels que décrits par Lorenzen et *al.* (1983) : ce sont de simples collecteurs cylindriques d'une section de 0.00503 m² et d'un volume de 2.850 l, munis d'un système de fermeture actionné manuellement en plongée. Le rapport entre la hauteur et le diamètre, H/D, est de 6.5. Les pièges ont été déployés tous les lundis et relevés le vendredi suivant (temps d'immersion de 96h) entre le 29 octobre et le 8 décembre 2004. Dans 3 cas sur 7, ils ont été retrouvés renversés sur le fond, en raison vraisemblablement de l'intervention non souhaitée de plaisanciers ou pêcheurs sillonnant la baie. Ils sont donc inexploitable.

Avant la mise à l'eau des pièges, 1000ml d'eau de mer sursalée (eau de mer filtrée + 50g/l de NaCl) sont versés au fond de chaque collecteur, afin de ralentir l'activité bactérienne et de "piéger" les particules. Après récupération des pièges, l'eau de chaque collecteur est tamisée sur une soie de 700 μm et vidée dans un flacon de 4l en polypropylène puis sous échantillonnée pour analyses ultérieures, chacune étant réalisée sur trois fractions aliquotes.

Le traitement des échantillons a consisté en :

- Observations en microscopie optique (96ml),
- Mesure de la composition pigmentaire par fluorimétrie comme décrit ci-dessus. (Vol. filtré = 200ml),
- Pesées pour obtention du poids sec (PS) et du poids sec sans cendre (PSSC). Pour la mesure du PSSC, les échantillons sont au préalable passés au four à 450°C pendant 4h. (Vol. filtré = 100ml),
- Analyse de la teneur en azote organique (NOP) déterminée par oxydation sèche (analyseur élémentaire CHN Perkin Elmer[®] 2400). Les échantillons sont au préalable soumis à des vapeurs d'acide chlorhydrique pour éliminer le carbone inorganique (Vol. filtré = 200ml).

A noter que des mesures ont été faites également pour déterminer les teneurs en carbone et phosphore particulaires mais que les résultats ne sont pas exploitables en raison de problèmes rencontrés lors des analyses (forte turbidité, saturation des détecteurs des appareils)

Un blanc est réalisé pour chacune des analyses ci-dessus sur de l'eau de mer filtrée ayant servi à remplir les pièges avant leur mise à l'eau.

Pour plus de détails sur les pièges, leur mise à l'eau et le traitement des échantillons, se référer à l'article de Rodier et Le Borgne (1997).

Abondance des Trichodesmium et des autres constituants du plancton

Elle a été déterminée de deux façons : sur la totalité de l'eau de la bouteille de 5l (en réalité, le volume filtré était de 5.4l) en provenance de quatre profondeurs (10, 7, 4 et 0.5m) et sur les échantillons ramenés par le filet de 35 μm (Blanchot *et al.*, 1989) en trait vertical fond-surface. Dans le premier cas, le tamisage était fait sur une soie de 20 μm et permettait l'étude de la distribution verticale des seuls *Trichodesmium*. Dans le second, on s'intéressait à la totalité du plancton présent dans la colonne d'eau, ce qui inclut à la fois le phytoplancton et le zooplancton.

Le tamisage de l'échantillon de la bouteille a été fait sitôt le prélèvement effectué sur une soie de 20 μm et les échantillons restaient sur la soie baignant dans de l'eau de mer jusqu'au retour au laboratoire. Ils étaient alors transférés dans une cuve à sédimentation à l'aide d'une pissette contenant de l'eau formolée à 5%. Ils étaient ensuite laissés à sédimenter pendant 24h puis comptés avec un microscope inversé Leitz Fluovert dont l'oculaire était

muni d'un micromètre. En fonction de l'objectif utilisé, l'équivalence entre une division du micromètre et la dimension mesurée était de 11.28, 5.51 ou 2.727 μm . Les cyanobactéries filamenteuses ont été identifiées en se basant sur les descriptions fournies par Carpenter et Carmichael (1995) et le rapport de DEA de Trottet (2003). On a distingué les filaments (trichomes) isolés de ceux constituant les colonies, ces dernières pouvant être sphériques ("touffes" ou "puffs", en anglais) ou fusiformes ("fagots" ou "tufts", en anglais). La différence la plus évidente entre *Trichodesmium erythraeum* et *T. thiebautii*, toutes deux présentes dans les lagons de Nouvelle-Calédonie, est basée sur le rapport existant entre la largeur des cellules et leur hauteur (dans un filament) : la première espèce a une largeur supérieure à la hauteur et la seconde, le contraire. Outre le nom de l'espèce, ont été notés la longueur des trichomes et leur nombre par colonie. La totalité de l'échantillon a toujours été comptée mais les mesures de longueur l'ont été pour une partie seulement dans le cas d'échantillons abondants.

Les échantillons du filet à plancton ont été formolés (5%) à bord et comptés plus tard sous la loupe binoculaire. Le comptage s'est fait sur une fraction aliquote de l'échantillon, soit après fractionnement avec un échantillonneur Folsom soit par prélèvement avec une poire dont le volume est un sous multiple du récipient (ballon) contenant l'échantillon total (méthode de Frontier, 1972). Les résultats sont rapportés au volume d'eau filtrée par le filet, connu grâce à un débitmètre TSK.

PARTICIPANTS

Missions de terrain

- Clarque Miguel, navigant
- Faure Vincent, doctorant, UR 103
- Lapetite Alain, biologiste, UR 103/99
- Le Borgne Robert, chercheur biologiste, UR 99
- Masoti Italo, doctorant, UR 99
- Rochelle-Newall Emma, chercheur biochimiste, UR 99
- Rodier Martine, chercheur chimiste, UR 99

Traitements au laboratoire

- Gallois Francis, électronicien, US 25
- Gougeon Jennifer, biologiste, UR 99
- Gilles Ciornei, chimiste, US 122
- Panché Jean-Yves, électronicien, US 25

RESULTATS PRELIMINAIRES

Toutes les données sont disponibles sous format EXCEL et peuvent être obtenues auprès de l'un des auteurs du présent rapport.

Conditions météorologiques

Les relevés de Météo-France du Faubourg Blanchot et de Magenta présentent généralement les mêmes tendances (**Figures 2 à 4**) avec cependant un vent plus faible et de composante Sud légèrement plus marquée à Magenta. Ils montrent un mois d'octobre caractérisé par une succession de vents d'Ouest ou Sud (**Figure 2**) de force moyenne ou faible (5m/s ou moins, **Figure 3**), accompagnés de faibles précipitations (**Figure 4**). Le rayonnement global, au mois d'octobre, est important sauf pendant les épisodes pluvieux des 12 et 19 octobre. Le mois de novembre débute et se termine par des vents de Sud ou d'Ouest, le vent de secteur Est régnant le reste du temps (5 au 21 novembre et après le 28) avec une force de 5-10 m/s. Les vents d'Est sont accompagnés de pluie du 6 au 11 novembre et le ciel est

couvert les 4, 9-11, 16-18 et 30 novembre. Le mois de décembre est marqué par la présence des alizés avec quelques légères précipitations et une forte nébulosité les 1, 4, 16 et 18 décembre. En conclusion, la période considérée est assez diversifiée du point de vue météo sans toutefois présenter de précipitations notables.

Conditions hydrologiques

En raison du trop grand nombre de données de la sonde, seuls des profils sont présentés (Figures 7 et 8).

Les variations temporelles des paramètres de la sonde l'emportent largement sur celles observées le long de la colonne d'eau (Figures 7 et 8), de sorte que l'on pourrait se contenter de ne considérer que les données de sub-surface (1m à 1.5m de profondeur) à cette période de l'année. On note une succession de réchauffements de l'eau (7-13/10 ; 20/10-3/11 ; 21-26/11 et 3-12/12) et de refroidissements (13-20/10 ; 3-19/11 et 12-19/12), ces derniers étant la conséquence de vents de secteur est soutenus. Le refroidissement peut atteindre 2°C en deux semaines (période du 3 au 19/11). Les refroidissements peuvent être attribués à l'effet de l'évaporation à laquelle s'ajoute celui d'un ensoleillement parfois réduit (4, 9 au 11/11 et 16 au 18/11). L'une des conséquences de l'évaporation est l'augmentation de salinité, concomitante des refroidissements : malgré une tendance générale à l'augmentation entre le début et la fin du suivi (salinité de 35.75 à plus de 36.00 ups), on note en effet des augmentations de salinité plus marquées pendant les refroidissements, en particulier pendant la période du 3 au 19 novembre.

Cycle diurne

Tableau 2 et Figures 9 et 10

En premier examen, il ne semble pas que le cycle de la marée ait un effet sensible sur les valeurs des paramètres de la sonde. En revanche, un léger réchauffement (0.2°C, Figure 9) et une augmentation de la fluorescence, qui débute par les niveaux les plus profonds (Figure 10) indiquent l'effet du rayonnement solaire (dans le visible et l'infra rouge) au cours de la journée.

Concentrations de sels nutritifs

En raison des très faibles variations de concentrations le long de la verticale (Tableau 3), les variations temporelles représentées sur la Figure 11 sont celles des moyennes des quatre niveaux échantillonnés.

La station est caractérisée par des valeurs très faibles (Tableau 3), pas de variation cohérente avec la profondeur et de faibles variations temporelles (Figure 11) qui sont indépendantes pour les quatre ions considérés. A noter cependant que la concentration de PO₄ diminue à compter du 17/11 (Figure 11). Les moyennes sont de 0.005 (écart-type, $s = 0.005$), 0.066 ($s=0.096$), 0.055 ($s=0.096$) et 0.057 μM ($s=0.016$), respectivement pour NO₂, NO₃, NH₄ et PO₄. Le rapport NID total/PO₄ = 2.2, très inférieur à celui de Redfield, tend à montrer que les conditions nutritives sont plutôt favorables aux organismes diazotrophes. Les teneurs sont à comparer aux valeurs de la station N33 de Camélia pour avril et août 2002 et janvier 2003: 0.008 à 0.071 μM pour NO₃, 0.028-0.038 pour NH₄ et 0.020-0.050 pour PO₄. Ces très faibles concentrations montrent donc que l'effet des rejets de l'émissaire d'eaux usées du fond de la baie ne se fait pas sentir à l'entrée (lieu de notre station) en raison de l'effet de la dilution et de l'utilisation de ces rejets par les organismes photosynthétiques.

Concentrations en pigments photosynthétiques

En raison des très faibles variations de concentrations le long de la verticale (Tableau 4), les variations temporelles représentées sur la Figure 12 sont celles des moyennes de la

chlorophylle des quatre niveaux échantillonnés, la distinction n'ayant été faite que pour l'importance respective des deux classes de tailles de pigments.

Il n'apparaît pas de variations systématiques avec la profondeur pour la chlorophylle totale (>20 et <20 μm). Au cours du suivi, on note les valeurs les plus fortes pour la fraction $<20\mu\text{m}$ (>0.4 $\mu\text{g/l}$, **Figure 12**) les 5, 7 et 17 novembre et 1 et 3 décembre, variations que l'on retrouve souvent également pour la chlorophylle $>20\mu\text{m}$ ("pics" les 7 novembre, 1, 3 et 12 décembre). La contribution de la classe de taille $>20\mu\text{m}$ à la chlorophylle totale varie de 2.8 à 25.5%, sans présenter de tendance le long de la verticale (**Figure 12**). Entre le début et la fin du suivi, cette contribution augmente avec des "pics" les 29 octobre, 19 et 26 novembre et 3 décembre. D'une façon générale, il y a peu de rapport entre les variations de chlorophylle >20 μm et celles du nombre de trichomes (**Figure 19**), notamment pour le « pic » du 5/12 à 0.5 m.

Production primaire, fixation azotée et biomasse particulaire

Tableau 5 et **Figures 13 à 17**.

La fixation d'azote moléculaire a été détectée de manière significative durant une grande partie du suivi (**Figure 13**), seules les valeurs inférieures à 0.2 $\text{nmoles.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ devant être considérées comme inférieures au seuil de détection. Les taux mesurés sont faibles et varient entre 0.2 et 0.4 $\text{nmoles.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$, correspondant à une fixation journalière proche de celle mesurée en milieu océanique en l'absence de *Trichodesmium* (5 $\text{nmoles.l}^{-1}.\text{j}^{-1}$). En utilisant un rapport atomique C/N de 6.6 pour convertir la production primaire de carbone (voir ci-dessous) en production azotée, on peut estimer la fixation moyenne de diazote à 0.3% de la production primaire à 0.5 m et à 0.5% à 4m.

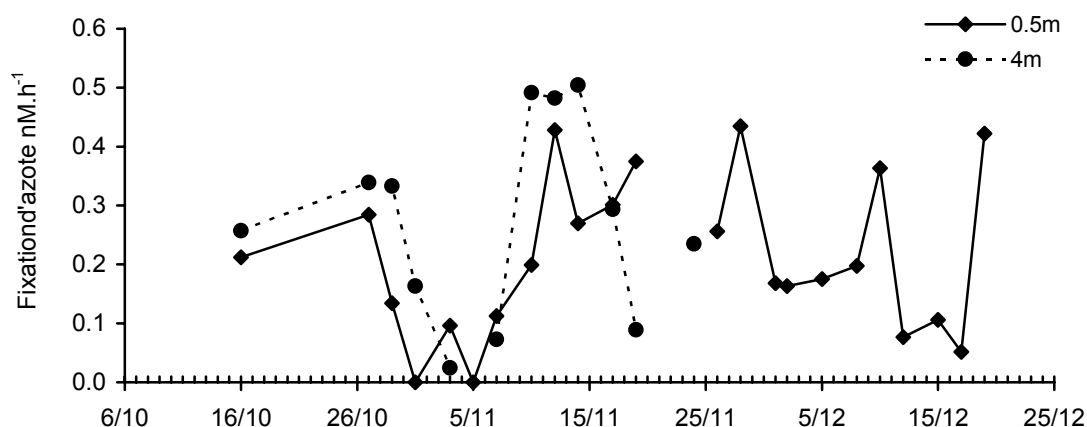


Figure 13. Evolution temporelle de la fixation d'azote moléculaire en baie de Sainte-Marie.

Une expérience réalisée sur 15 colonies de *Trichodesmium* isolés après une pêche, n'a pas révélé de fixation d'azote significative. Les organismes sont-ils abîmés ou stressés lors de la collecte ? Sont-ils adaptés à utiliser préférentiellement une autre forme d'azote présente en abondance dans le milieu ? Des expériences identiques réalisées dans le chenal des Loyautés avaient pourtant montré une forte capacité des *Trichodesmium* à fixer l'azote moléculaire, les taux mesurés étant directement reliés à la densité de colonies (tufts) isolées.

La production primaire est élevée, de l'ordre de 5 $\mu\text{gC.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ et présente deux épisodes d'intense activité, le 7 novembre et le 8 décembre, avec des taux dépassant 20 $\mu\text{gC.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ en surface (**Figure 14**). Ces épisodes ne correspondent pas au maximum de fixation d'azote, mais sont associés à deux maxima de biomasse en termes de carbone (**Figure 15**). Cependant, seul le premier se reflète en termes d'azote particulaire (**Figure 16**).

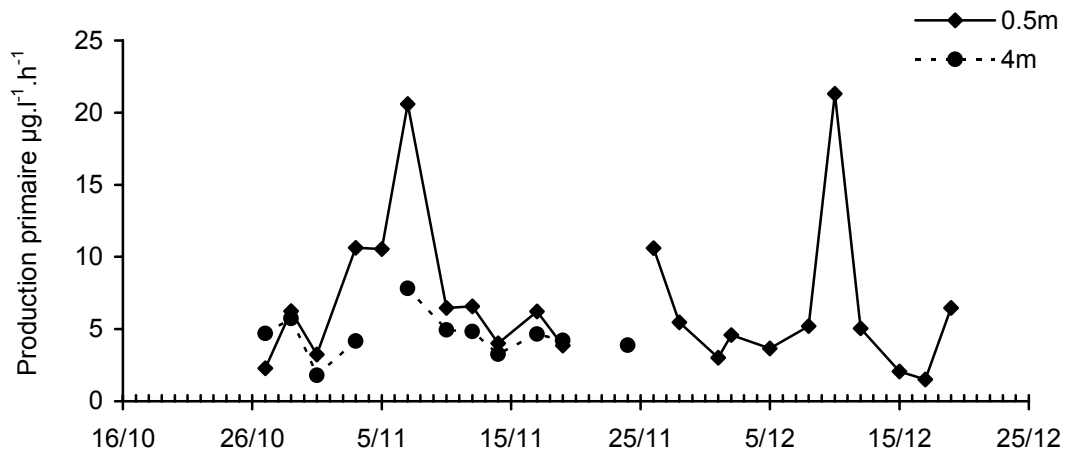


Figure 14. Evolution temporelle de la production primaire de carbone en baie de Sainte Marie.

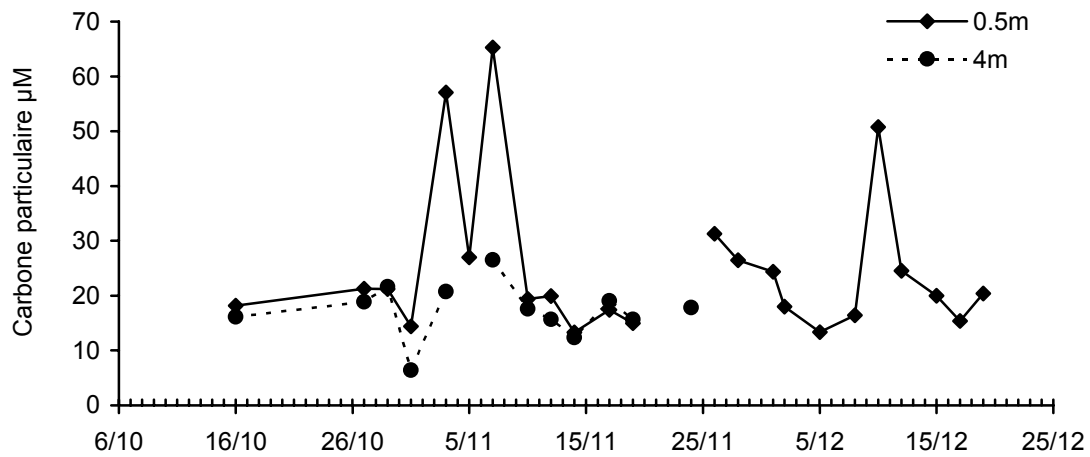


Figure 15. Evolution temporelle des teneurs en carbone particulaire en baie de Sainte-Marie.

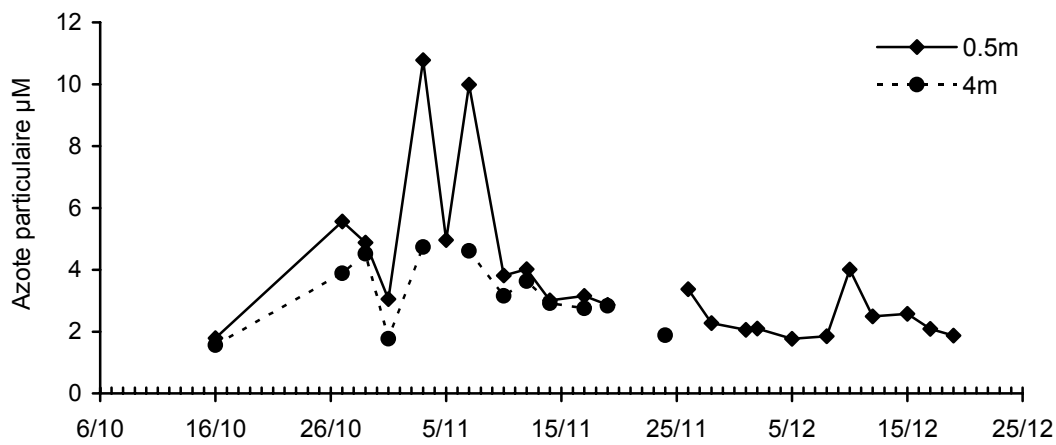


Figure 16. Evolution temporelle des teneurs en azote particulaire en baie de Sainte-Marie.

On note ainsi un changement de la composition élémentaire de la fraction particulaire

retenue sur les filtres GF/F, avec un rapport C/N évoluant de 4-6 en début de suivi vers des valeurs supérieures à 8 en fin d'expérience (Figure 17). La production primaire apparaît linéairement reliée à la teneur en carbone particulaire ($r^2=0.82$).

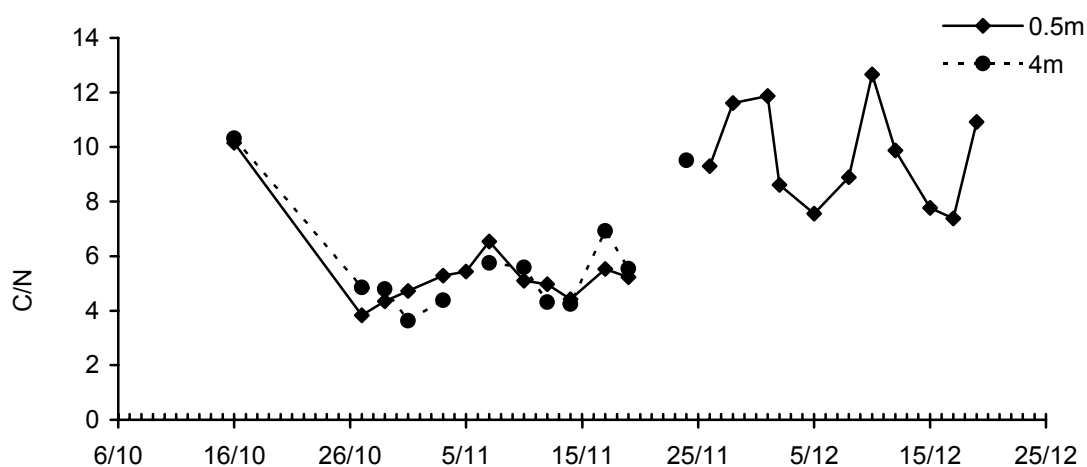


Figure 17. Evolution temporelle du rapport Carbone/Azote (C/N, en atome/atome) de la matière particulaire retenue sur filtre GF/F.

Production bactérienne (Tableau 6 et Figure 18)

Tableau 6. Production bactérienne à Sainte-Marie (en 10^6 cellules $l^{-1} h^{-1}$). m: moyenne des 2 réplicats; s: écart-type.

Date	0.5m		4m		7m		10m	
	m	s	m	s	m	s	m	s
20/10/2003	5.94	0.14					33.26	0.57
22/10/2003			21.98	0.44	19.93	0.15		
24/10/2003	14.78	1.73			22.13	0.99		
29/10/2003	51.87	0.14			60.98	3.75		
31/10/2003	56.62	2.60			77.44	1.09		
03/11/2003	44.90	1.96			51.79	2.22		
05/11/2003	59.02	0.56			80.74	1.88		
07/11/2003	68.25	0.48			80.20	3.79		
10/11/2003	31.94	0.79			76.93	1.61		
12/11/2003	36.29	0.24			45.62	1.45		
14/11/2003	36.86	0.52			57.67	5.23		
17/11/2003	47.88	1.43			59.33	3.78		
19/11/2003	33.07	0.19			51.21	1.34		
21/11/2003	6.20	0.42			43.30	1.34		
24/11/2003	44.40	0.74			53.14	4.86		
26/11/2003	70.17	1.23			66.77	0.12		
28/11/2003	57.57	0.17			101.09	1.17		
01/12/2003	41.51	0.01			60.07	6.23		
03/12/2003	35.43	0.91			61.80	2.86		
05/12/2003	40.67	0.22			55.04	1.85		
08/12/2003	60.25	0.81			54.56	6.09		
10/12/2003	67.82	0.56			86.20	2.65		
12/12/2003	36.43	1.16			53.22	0.90		
15/12/2003	44.49	2.08			49.95	0.04		
17/12/2003	35.63	0.04			48.43	0.28		
19/12/2003	46.56	0.09			52.50	0.75		

La valeur moyenne de la production bactérienne est de $42.98 \cdot 10^6 \text{ cell l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ à 0.5 m et de 58.80 à 7 m pour la période considérée (20/10 au 19/12/2003).

La dynamique est sensiblement la même aux deux profondeurs considérées mais les valeurs restent en moyenne plus fortes en profondeur, avec un écart moyen de 34% entre les deux niveaux (Figure 18). On constate une augmentation nette de la production entre le 20/10 et le 30/10, suivie d'une légère baisse début novembre. Puis, une diminution progressive s'effectue, pour atteindre un minimum le 21/11. Une forte poussée de l'activité bactérienne s'opère alors entre le 21/11 et le 29/11, pour rejoindre ensuite un niveau moyen. On remarque enfin un petit pic d'activité autour du 10/12.

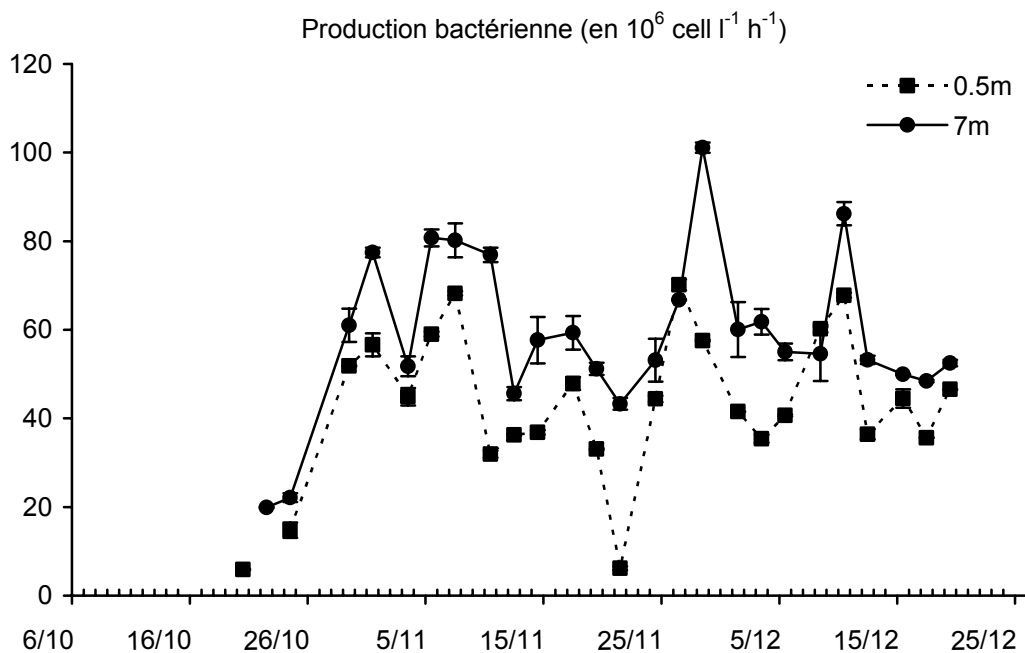


Figure 18. Evolution temporelle de la production bactérienne en baie de Sainte-Marie.

Ces variations semblent être en relation avec la température de la colonne d'eau car les diverses augmentations de la production bactérienne sont globalement liées à des périodes de réchauffement de l'eau (période du 20/10-31/10 ; 21-29/11 et 9-12/12) et les diminutions, aux périodes de refroidissement (3-19/11 et 12-19/12). Cependant, la température ne semble pas la seule cause de variation et l'on peut imaginer aussi des interactions étroites de l'activité bactérienne avec la production primaire et plus particulièrement, avec l'exudation de matière organique dissoute. A titre d'exemple, on constate une augmentation de production bactérienne entre le 3/11 et le 11/11 malgré le refroidissement de l'eau et une forte diminution le 12/11 suivie d'une augmentation. Inversement, on observe une diminution du 29/11 au 9/12, alors que l'eau se réchauffe. Enfin, il n'apparaît pas de relation simple entre l'abondance des trichomes et la production bactérienne.

Sédimentation

Tableau 7

Exprimées en poids sec, les quatre valeurs de taux de sédimentation (Tableau 7) sont très voisines et leur moyenne est de $15.1 \text{ g m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ (Tableau 7). Les autres flux (pigments,

PSSC et NOP) et le pourcentage de matière organique sont tous plus élevés le 3 novembre que par la suite (Tableau 7). Le taux de matière organique des particules ayant sédimenté est élevé, ce qui peut s'expliquer par une minéralisation encore faible en raison du peu de profondeur. En comparant les flux de sédimentation d'azote particulaire et la concentration dans le milieu, on peut calculer une valeur de temps de résidence de l'azote particulaire. Ce dernier varie de 1.1 à 2 jours selon les périodes considérées. Enfin, dans trois cas sur quatre, l'examen de 96 ml de l'échantillon a révélé la présence de trichomes (de 1 à 8 pour 96 ml, soit environ de 28.5 à 228 trichomes par piège de 2.85 l). Ces dernières valeurs ne sont pas négligeables mais elles sont probablement dues à la présence de trichomes à la profondeur des pièges, ce qui pose la question de la validité de ces mesures par très petits fonds.

Observations sur les trichomes

Les résultats des observations au microscope sont représentés sur les Figures 19 et 21 et les Tableaux 8 et 9. On a distingué le nombre de trichomes libres de celui du total, qui comprend à la fois les libres et ceux qui sont en colonies (Figure 20). Le Tableau 10 présente les résultats des comptages effectués sur les échantillons du filet pour l'abondance des taxons du phytoplancton et celui du copépode *Macrosetella*.

L'essentiel des trichomes observés dans les prélèvements à la bouteille concerne *Trichodesmium erythraeum* (Tableau 8). On note la présence de *T. thiebautii* dans 8 cas seulement et celle de *Katagnymene sp.*, une seule fois seulement. Toutes les colonies observées appartiennent à *T. erythraeum* et sont, pour l'essentiel, fusiformes.

Le nombre de trichomes subit des variations dont le sens est le même pour plusieurs stations consécutives, alors qu'elles pourraient être discontinues. Ce fait suggère que l'on a probablement échantillonné la même population, cette dernière n'étant d'ailleurs pas obligatoirement cantonnée à la baie de Sainte-Marie, ce qui fait que l'effet de la marée a pu passer inaperçu. On note une augmentation du nombre de trichomes les 17-20/10, 24-27/10, 7-12/11, 17-28/11 et 3-5/12. La diminution a lieu les 20-24/10, 27-31/10, 12-17/11, 28/11-3/12 et 6-9/12 (Figure 19).

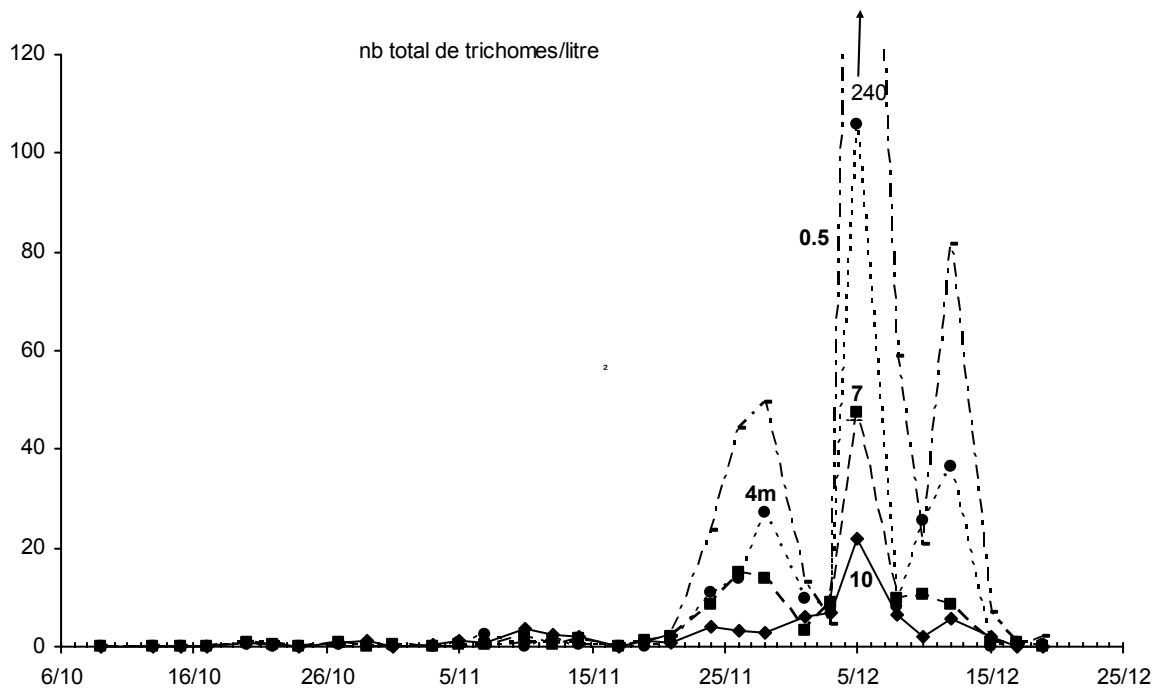


Figure 19. Evolution temporelle du nombre de trichomes (libres et en colonies) par litre, de *Trichodesmium erythraeum*, lors du suivi de la station de Sainte-Marie.

Les augmentations, quand elles se produisent, s'observent à tous les niveaux mais sont plus fortes pour les niveaux superficiels (0.5 et 4m). La concentration maximum observée est de 238.7 trichomes par litre le 5/12 à 0.5 m, valeur relativement faible si on la compare aux moyennes observées par Carpenter *et al.* (2004) dans l'Atlantique tropical nord occidental : moyennes de 2250 trichomes l⁻¹ en "surface" (0-30m) pour leur première campagne, 292 et 222 pour les deux suivantes.

Le nombre de colonies augmente avec celui des trichomes ainsi que noté par Carpenter *et al.* (2004) et la proportion de libres par rapport au total des trichomes diminue lors des périodes d'abondance (Figure 20 et Tableau 8). Par ailleurs, on ne peut exclure que le traitement des échantillons ait provoqué une rupture des colonies, bien qu'aucun indice ne se soit révélé lors des observations microscopiques.

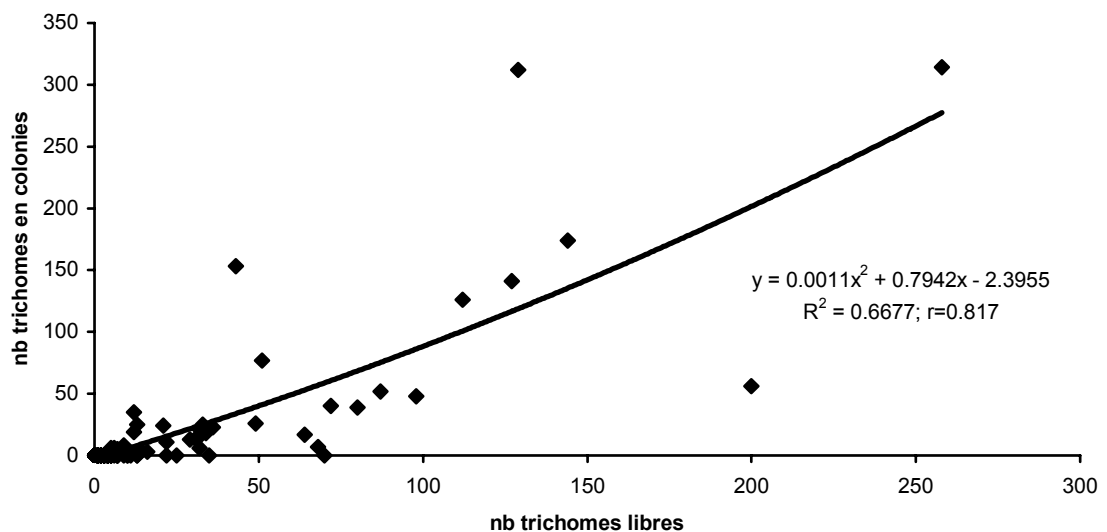


Figure 20. Nombre de trichomes en colonies et nombre de trichomes libres. Les valeurs de 0.5m du 5/12 (1065 libres et 224 en colonies) ne sont pas prises en compte).

On note enfin que les augmentations du nombre de trichomes suivent celles de la température avec un décalage d'un peu plus d'une semaine et que les variations sont assez rapides : on passe ainsi de $1.023 \cdot 10^6$ trichomes par mètre-carré entre 0 et 10m le 5 décembre à $0.006 \cdot 10^6$ seulement le 19 (Tableau 8), la variation étant progressive (Tableau 8).

Les trichomes de *T. erythraeum* ont une largeur variant de 8.2 à 22.0µm, avec une très forte majorité de filaments de 10.9µm. Les données sur *T. thiebautii* donnent à peu près la même largeur : 8.2 à 16.5µm (majorité à 10.9µm). Les observations montrent que la largeur, variable au début du suivi, se stabilise ensuite, tandis que le mode des histogrammes des longueurs de la Figure 21 passe des classes 5-7 (400-500µm à 600-700µm) à 2-4 (100-200µm à 400-500µm) à la fin, indiquant donc une diminution de leur longueur. C'est ainsi que le mode de la longueur des trichomes le 5/12 (jour du maximum d'abondance) est de 5 (400-500µm), alors qu'il était supérieur avant et qu'il sera plus faible après, indépendamment donc de leur abondance mais en relation, peut-être avec la température.

Observations sur les échantillons du filet

Les 7 comptages en notre possession pour le moment montrent que tous les échantillons du filet (>35µm) contenaient, non seulement des *Trichodesmium* mais aussi des dinoflagellés et des diatomées, ces dernières dominant dans tous les cas. Il ne semble pas qu'il y ait de corrélation inverse entre le nombre des *Trichodesmium* et le reste du phytoplancton.

Tableau 10. Concentrations par mètre cube des principaux taxons des échantillons récoltés par le filet de 35µm à Sainte-Marie.

Date		07/10	27/10	03/11	12/11	24/11	05/12	19/12/
Heure		09:30	08:45	09:10	08:20	08:40	07:45	08:15
N°prélevé		Phv 1	Phv 9	Phv 12	Phv 16	Phv 21	Phv 26	Phv 32
Volume filtré (m ³)		1.44	1.27	1.37	1.01	1.44	1.11	1.80
Diatomées	<i>Chaetoceros</i>	7811	très nombreux	très nombreux	très nombreux	359563	64144	79520
	<i>Rhizosolenia</i>	1619	1090	1293	3996	48049	22638	1947
	<i>Thalassiothrix</i>	3	0	610	1057	614	368	107
	<i>Thalassionema</i>	0	6	0	0	0	0	0
	<i>Nitzschia</i>	0	331	315	982	394	735	573
Dinoflagellés	<i>Ceratium</i>	2319	343	6750	1263	794	915	458
	<i>Peridinium</i>	53	76	987	135	67	36	138
<i>Trichodesmium</i>	<i>erythraeum</i>	0	0	0	0	4686	4677	1240
	<i>thiebautii</i>	0	0	0	0	375	541	196
	indifférencié	81	328	6023	3418	0	0	0
	faisceaux	0	0	0	0	0	29	9
	touffes	0	0	0	0	0	0	0
<i>Macrosetella</i> (Copépode)		6	0	0	4	6	29	9

RESUME-CONCLUSIONS

Le suivi de deux mois s'est déroulé dans des conditions météorologiques variables, mais sans précipitations notables. Il est marqué par un réchauffement de l'eau entre le début et la fin, de façon très irrégulière, avec des phases de refroidissement et d'absence de stratification de la masse d'eau, qui accompagnent les périodes d'alizé soutenu. Une légère stratification et un réchauffement se produisent au contraire lors des périodes sans vent. Les variations de l'hydrologie semblent sans effet sur les concentrations de sels nutritifs (NO₂, NO₃, NH₄ et PO₄) dont les concentrations sont très faibles et peu variables. L'effet de la marée sur les paramètres de la sonde, n'apparaît pas lors du cycle diurne.

Le suivi a permis de mettre en évidence des variations temporelles des paramètres biologiques attribuables, au moins en partie, aux variations de température et peut-être à d'autres paramètres dont l'influence doit faire l'objet d'une étude plus approfondie. Si la variabilité de la concentration en chlorophylle <20 µm ne présente pas de tendance, celle de la fraction >20 µm augmente au contraire lors du suivi. Cette dernière fraction comprend, outre les *Trichodesmium*, de nombreuses diatomées et des dinoflagellés, comme le montrent les échantillons du filet. On note également une augmentation du rapport C/N particulière liée à la diminution de l'azote et à l'augmentation du carbone.

Le nombre de trichomes, très majoritairement de *T. erythraeum*, augmente très fortement vers la fin de l'étude (pour redescendre à des valeurs faibles tout à fait à la fin), sans pour autant atteindre le stade de l'efflorescence. Lors des phases de croissance, la distribution devient plus superficielle et le nombre de colonies augmente. Enfin, la longueur des trichomes semble diminuer du début à la fin, en réponse peut-être à l'augmentation de température. Les

résultats actuels ne mettent pas en évidence de corrélation négative entre le nombre de trichomes et l'abondance du reste du phytoplancton.

Le suivi de la production bactérienne qui a été fait, a répondu au souci de s'intéresser à un constituant du réseau trophique lagonaire, important en raison de son caractère oligotrophe (Cho et Azam, 1988 ; Fuhrman et al., 1989) et de son rôle de compétiteur de la production primaire pour les éléments nutritifs (Kirchman, 1994). En baie de Sainte-Marie, la production apparaît plus importante en profondeur qu'en surface (0.5 m), présente des variations temporelles associées en partie à la température et indépendantes de l'abondance des trichomes.

Les mesures de fixation de N₂ confirment la présence du processus de diazotrophie, même en l'absence de floraison de *Trichodesmium*. Mais les taux, équivalents à ceux mesurés quelques jours avant au cours de la campagne DIAPALIS 9, restent très faibles, alors que les comptages indiquent la présence constante de trichomes. Il est à noter également que les deux pics de fixation d'azote et de production primaire ne correspondent pas aux maxima d'abondance de *Trichodesmium*. Ces résultats soulèvent certaines questions : (1) est-ce que le lagon fournit une source d'azote facilement assimilable (ammonium ?) qui pourrait expliquer la faible activité diazotrophe des *Trichodesmium* présents? L'expérience réalisée sur des trichomes isolés semble confirmer cette hypothèse car la fixation d'azote mesurée était négligeable ; (2) l'échantillonnage utilisé pour la mesure de production (prélèvement de 0.6 l) est-il adapté à la collecte d'organismes présents à faible densité dans la colonne d'eau? Si c'était le cas, l'évolution temporelle de la diazotrophie que nous avons observée pourrait être le reflet de l'hétérogénéité spatiale ; (3) d'autres organismes (nanoplanctoniques, selon Zehr *et al.*, 2000) sont-ils responsables de la fixation d'azote observée en l'absence de *Trichodesmium*?

A la question du devenir des cyanobactéries filamenteuses, on ne peut que répondre partiellement. Si la disparition par broutage est l'une des trois voies, le peu de copépode du genre *Macrosetella* (Tableau 10) fait penser que ce processus est tout à fait marginal. La seconde voie est celle de la sédimentation qui apparaît possible mais difficilement démontrable par la technique des pièges à sédiments sur petits fonds. Reste donc la dégradation avec libération de MOD, qui n'a été abordée qu'à titre préliminaire lors de ce suivi mais sans présentation des résultats.

REFERENCES CITEES

- Blanchot J., Charpy L., Le Borgne R. (1989) Size composition of particulate organic matter in the lagoon of Tikehau atoll (Tuamotu archipelago). *Marine Biology*, 102, 329-339.
- Carpenter E.J., Carmichael W.W. (1995) Taxonomy of cyanobacteria. In: Hallegraeff *et al.* (eds) "Manual on harmful marine microalgae", 373-380.
- Carpenter E.J., Subramaniam A., Capone D.G. (2004) Biomass and primary productivity of the cyanobacterium *Trichodesmium spp.* in the tropical N. Atlantic ocean. *Deep-Sea Research I*, 51, 173-208.
- Cho B.C., Azam F. (1988) Major role of bacteria in biogeochemical fluxes in the ocean's interior. *Nature*, 332, 441-443.
- Frontier S. (1972) Calcul de l'erreur sur un comptage de zooplancton. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 8, 121-132.

- Fuhrman J.A., Sleeter T.D., Carlson C.A., Proctor L.M. (1989) Dominance of bacterial biomass in the Sargasso Sea and its ecological implications. *Marine Ecology. Progress Series*, 57, 207-218.
- Holmes R., Aminot A., K erouel R., Hooker B.A., Petersen B.J. (1999) A simple and precise method for measuring ammonium in marine and freshwater ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56, 1801-1808.
- Jacquet S. (2001) Importance compar e des biomasses et productions bact rienne et primaire planctoniques et leurs relations avec les variables physico-chimiques dans le Lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Cal donie. *Rapport de DEA de l'Universit  Pierre et Marie Curie - Paris VI, option « environnement marin et biog ochimie » 31 pp. + annexes.*
- Kattner G. (1999) Storage of dissolved inorganic nutrients in seawater: poisoning with mercuric chloride, *Marine Chemistry*, 67, 61-66.
- Kirchman D.L. (1994) The uptake of inorganic nutrients by heterotrophic bacteria. *Microbial Ecology*, 28, 255-271.
- Le Borgne R., Neveux J., Rodier M., Tenorio M. (2002) Suivi du milieu marin en baie de Ouinn  (Nouvelle-Cal donie) du 3 janvier au 14 mars 2002. Doc. multigr. Centre IRD-Noum a, s r. Archives (Sciences de la Mer, Oc anographie) n  5: 63 pp.
- Le Bouteiller A., Blanchot J., Rodier M. (1992) Size distribution patterns of phytoplankton in the western Pacific : towards a generalization for the tropical ocean. *Deep-Sea Research*, 39, 803-823.
- Lorenzen, C.J., Welschmeyer, N.A., Vernet, A. E. (1983) Sinking rates of organic particles. *Limnology and Oceanography*, 28, 766-769.
- Montoya J.P., Voss M., K hler P., Capone D.G. (1996) A simple, high precision, high sensitivity tracer assay for N₂ fixation. *Applied and Environmental Microbiology*, 62, 986-993.
- Murphy J., Riley J.P. (1962) A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters, *Anal. Chem. Acta*, 26, 31-36.
- Raimbault P., Slawyk G., Coste B., Fry J. (1990) Feasibility of using an automated colorimetric procedure for the determination of seawater nitrate in the 0 to 100 nM range: examples from field and culture. *Marine Biology*, 104, 347-351.
- Rodier M., Le Borgne R. (1997) Export flux of particles at the equator in the western and central Pacific ocean. *Deep-Sea Research II*, 44, 2085-2113.
- Strickland J., Parsons T. (1972) A practical handbook of seawater analysis. *Fisheries Research Board Canada Bulletin*, 167, 310pp.
- Torr ton J-P., Dufour P. (1996) Temporal and spatial stability of bacterioplankton biomass and productivity in an atoll lagoon. *Aquatic Microbiology Ecology*, 11, 251-261.

Trottet A. (2003) Biodiversité des cyanobactéries filamenteuses du genre *Trichodesmium* dans l'Océan Pacifique tropical sud-ouest. *Mémoire de DEA Océanologie Biologique et Environnement marin – Connaissance des producteurs primaire*, Universités P et M Curie, Bretagne Occidentale et EPHE, 43pp.

Zehr J.P., Carpenter E.J., Villareal T.A. (2000) New perspectives on nitrogen-fixing microorganisms in tropical and subtropical oceans. *Trends in Microbiology*, 68 (8), 68-73.

REMERCIEMENTS

Le suivi en baie de Sainte-Marie a bénéficié d'un financement de l'IRD (UR 99) et du Programme National Environnement Côtier (PNEC). Les auteurs remercient tout particulièrement Jennifer Goujon, qui a effectué tous les comptages au microscope et à la loupe binoculaire ainsi que le traitement des échantillons de phytoplancton. Ils apprécient la mise à disposition gracieuse des données Météo-France par son Service communication/commercialisation.