

Fiche Bilan Projet

Programme DIAPAZON (DIAzotrophie Pacifique ZONe)

I RESUMES

- Résumé étendu (400 mots) : 1 : Objectifs ; 2 : Stratégie; 3 : Résultats

1) La diazotrophie constitue une voie originale d'introduction d'azote nouveau dans l'océan. Dans les systèmes oligotrophes où les autres formes d'azote minéral sont épuisées, l'exploitation du diazote par certaines cyanobactéries augmente la fixation photosynthétique de carbone et peut donc jouer un rôle significatif dans le cycle global du carbone et la régulation du climat. Dans le Pacifique tropical sud-ouest connu pour ses efflorescences de diazotrophes du genre *Trichodesmium*, le programme DIAPAZON visait à déterminer les facteurs qui contrôlent ces efflorescences, à quantifier les flux de C, N et P associés et, à l'aide de la modélisation et des images fournies par les satellites, à estimer l'impact biogéochimique de la diazotrophie à l'échelle de la région.

2) Lors de 9 campagnes DIAPALIS à bord de l'Alis (2001, 2002, 2003), l'abondance et la capacité diazotrophe des cyanobactéries ont été examinées en fonction des caractéristiques physiques, chimiques et biologiques du milieu. En outre, l'atelier international Tricho Bleu (octobre 2002) a permis d'expérimenter en conditions contrôlées sur des populations naturelles de *Trichodesmium*.

3) Le phosphate minéral apparaît comme un des facteurs majeurs de contrôle du développement des organismes diazotrophes dans la région. Il est injecté dans la couche euphotique par le mélange hivernal et présente un pic de concentration en octobre. C'est toutefois aussi en octobre 2003 que les plus faibles abondances de *Trichodesmium* sont dénombrées : moins de 1 trichome/litre. Néanmoins, la diazotrophie, loin d'être nulle, atteint alors $200 \mu\text{mol}/\text{m}^2/12\text{h}$ grâce à l'activité de cyanobactéries diazotrophes du genre *Synechococcus* à haut PUB. Les concentrations de phosphate sont souvent extrêmement faibles de décembre à avril. En février 2003 cependant, elles apparaissent suffisantes pour que des pics d'abondance de *Trichodesmium* ($2,0 \times 10^8$ trichomes/ m^2 dans la colonne d'eau) et de diazotrophie ($2,1 \text{ mmol}/\text{m}^2/12\text{h}$) soient observés. L'impact de cette forte diazotrophie sur le bilan de carbone est suggéré par une baisse significative de 15 à 20 μM du carbone inorganique dissous contenu dans la couche de surface. L'élément fer susceptible de limiter sévèrement le développement des cyanobactéries diazotrophes semble ici en concentration suffisante (0,5 à 2 nM) pour satisfaire les besoins. 72 efflorescences ont été dénombrées dans le Pacifique sud-ouest de 1998 à 2004, dont 80% en saison chaude. Un grand nombre de ces efflorescences s'achèverait brusquement par lyse cellulaire généralisée et alimenterait la boucle microbienne. Sur l'année, la diazotrophie représente au minimum 20 à 30% de la production nouvelle totale, d'où son importance biogéochimique dans la région.

- Extended abstract (400 mots anglais) 1: Objectives ; 2: Implementation plan ; 3: Results

1) Diazotrophy represents a particular way by which new nitrogen is introduced in the ocean. In the oligotrophic systems where the other dissolved inorganic nitrogen sources are depleted, the use of dinitrogen by certain cyanobacteria increases the photosynthetic carbon fixation and hence could play a significant role in the global carbon cycle and the climate

regulation. In the South-Western Pacific known for its frequent *Trichodesmium* blooms, the DIAPAZON programme aimed at determining the main factors controlling these blooms, quantifying the associated C, N and P fluxes and, using modelling and satellites images, estimating the biogeochemical impact of diazotrophy at the scale of the region.

2) During 9 cruises aboard R/V Alis (2001, 2002, 2003), the abundance and the diazotrophic capacity of cyanobacteria have been examined as function of environmental physical, chemical and biological characteristics. In addition, the international Tricho Blue workshop (October, 2002) allowed to experiment under controlled conditions on natural populations of *Trichodesmium*.

3) The inorganic phosphate appears to be one of the main factors controlling growth of diazotrophic organism in the region. It is injected into the euphotic layer by the winter mixing, and generally shows a concentration maximum in October. However, the lowest abundances of *Trichodesmium* were also observed in October 2003: less than 1 trichome/litre. Nevertheless, at the same time, diazotrophy, far to be null, reached 200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/12\text{h}$ due to the activity of diazotrophic cyanobacteria described as high PUB *Synechococcus*. Phosphate concentrations are often extremely poor from December through April. In February 2003 however, they appeared to be high enough for observing maximum of *Trichodesmium* abundances (2.0×10^8 trichomes/ m^2 within the water column) and maximum of diazotrophy ($2.1 \text{ mmol}/\text{m}^2/12\text{h}$). The impact of such a high diazotrophic rate upon the carbon budget is suggested by a significant decrease of 15 to 20 μM of dissolved inorganic carbon observed within the upper layer. Iron, which is suspected to strongly limit growth of diazotrophic cyanobacteria, seems to be present here in adequate concentration (0.5 to 2 nM) for satisfying the requirements. 72 blooms have been observed in the South-Western Pacific between 1998 and 2004, 80% of which occurring in warm season. Most of these blooms would decline by a general cell lysis and would feed the microbial loop. The annual mean diazotrophy represents at least 20 to 30% of the total new production, from which its great biogeochemical importance in the region.

II BILAN FACTUEL (pas de limitation de taille)

- **Moyens humains** (en Equivalents Temps Plein)

	2002	2003	2004	2005 (prévu)	Total
Chercheurs	4	4	4	4	16
ITA	1	1	0	0	2
Thésitifs	3	3	2	2	10
Post-doc	0	0	0	0	0
Participation étrangère	0.5	0.5	0	0	1

- **Budget complémentaire**

Origine	2002	2003	2004	2005 (demandé)	Total
Régional	0	0	0	0	0
IRD	16000	15000	12000	8000	51000
PROOF	25000	8000	0	2000	35000
Soutien campagne	17000	0	0	0	17000
Européen *	0	0	0	0	0

Autres *					
----------	--	--	--	--	--

- détailler sur plusieurs lignes au besoin

- Nombre de jours en mer**

Bateau	2002	2003	2004	2005 (demandé)	Total
ALIS	32	22	0	0	54

- Utilisation des SO/ORE** : Votre projet s'est-il appuyé sur un service d'observation ou un ORE ?

Non

- Quel(s) avantage(s) en avez-vous retiré ?

- Intégration internationale** :

- Votre projet PROOF s'intègre-t-il dans un cadre plus général (projet européen, projet labellisé par un programme international...)

Non

- Votre projet a-t-il permis de démarrer des collaborations internationales ?

Oui

- Interaction avec le service base de données PROOF** :

- L'ensemble des données générées par le projet sont-elles sur la BD PROOF ?

Non, pas encore. Cependant, notre banque de données (<http://www.com.univ-mrs.fr/IRD/urcyano/bdd/diapazon/bddiapaz.htm>) est prête pour l'essentiel à être portée sur la banque PROOF. Ce travail pourrait être mené à bien en 4 à 6 semaines par un technicien à plein temps.

- Sinon, quelle proportion reste à transmettre ?

100 %

- Avez-vous été confronté à des problèmes de transmission ?

- Liste des publications**

Van den Broeck, N., T. Moutin, M. Rodier and A. Le Bouteiller. 2004. Seasonal variations of phosphate availability in the SW Pacific Ocean near New Caledonia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 268 : 1-12.

Berman-Frank, I., K. Bidle, L. Haramaty and P.G. Falkowski. 2004. The demise of the marine cyanobacterium, *Trichodesmium* spp., via autocatalysed cell death pathway. *Limnol. Oceanogr.*, 49 : 997-1005.

Dupouy-Douchement, C., G. Dirberg, M. Ténorio, J. Neveux et A. Le Bouteiller. Surveillance des *Trichodesmium* autour de la Nouvelle-Calédonie, du Vanuatu, de Fidji et de Tonga (1998-2004). 2004. *Arch. Sciences de la Mer*, N°7, 51p.

Moutin, T., N. Van den Broeck, B. Beker, C. Dupouy, P. Rimmelin and A. Le Bouteiller. Phosphate availability controls *Trichodesmium* spp. biomass in the SW Pacific Ocean. Submitted to *Mar. Ecol. Prog. Ser.*

Mari, X., L. Haramaty and I. Berman-Frank. Coupling between autocatalytic cell death and transparent exopolymeric particles production in the cyanobacterium *Trichodesmium*: implications for carbon export. Submitted to *Limnol. Oceanogr.*

- **Liste des communications à des colloques internationaux**

Van de Broeck, N. T. Moutin, M. Rodier and A. Le Bouteiller. Does phosphate availability control the carbon cycle in the photic zone of the SW Pacific Ocean ? EGS, Nice, Mai 2002.

Dirberg, G., C. Dupouy, M. Tenorio, J. Neveux and A. Le Bouteiller. *Trichodesmium* biomass from space in the oligotrophic waters of the South West tropical Pacific ocean: First results of the DIAPAZON program. 35th COSPAR Scientific Assembly, UNESCO, Paris, 18-25 Jul. 2004.

ASLO 2005 Summer Meeting (SS20, Chairman A. Le Bouteiller, Co-chair C. Dupouy)

Mulholland, M.R. N (C and P) cycling in communities dominated by the marine diazotroph, *Trichodesmium* (cette "tutorial communication" comportera des résultats de l'atelier Tricho Bleu).

Raimbault, P. and N. Garcia. Nitrogen fixation and primary production in the South-Western Pacific

Garcia, N. and P. Raimbault. Diazotrophs in the South West Pacific: *Trichodesmium* et al.?

Neveux, J., M. Tenorio and C. Dupouy. Phycoerythrin of pelagic cyanobacteria in the South Western tropical Pacific

Moutin, T. N. van den Broeck, B. Beker, C. Dupouy, P. Rimmelin and A. Le Bouteiller. Phosphate availability and the control of *Trichodesmium* spp. biomass in the SW Pacific Ocean

Masotti, I., D. Ruiz-Pino and A. Le Bouteiller. Photosynthetic characteristics of *Trichodesmium* spp. in the SW Pacific.

Dupouy, C., G. Dirberg, M. Tenorio, J. Neveux and A. Le Bouteiller. Satellite *Trichodesmium* optical signature in the South Western Pacific

Le Bouteiller, A., C. Dupouy and M. Tenorio. Blooms of *Trichodesmium* : favourable or unfavourable issue for these organisms ?

- **Nombre de thèses en relation avec le projet : (Nom, université de rattachement, titre de la thèse)**

- 1) N. van den Broeck. Université de la Méditerranée. Rôle du phosphate dans le déclenchement et la limitation des efflorescences planctoniques dans les eaux du Pacifique tropical Sud Ouest : évaluation des conséquences sur le cycle biogéochimique du carbone. Directeur T. Moutin. Thèse soutenue le 22 déc. 2003.
- 2) I. Masotti-Muzzio. UPMC, Paris. Impact des efflorescences de cyanobactéries du genre *Trichodesmium* sur la pompe biologique et le cycle du carbone. Approche expérimentale et modélisation. Directeurs A. Le Bouteiller et D. Ruiz. Soutenance prévue en sept. 2005.
- 3) M. Tenorio. UPMC, Paris. Les cyanobactéries pélagiques en milieu tropical oligotrophe : occurrence, distribution, caractérisation et dynamique. Directeur J. Neveux. Soutenance prévue en sept. 2005.

- **Retombées du projet vers le grand public (articles de presse, film,....)**

- **Retombées du projets vers le privé (brevet, développement technique....)**

III BILAN SCIENTIFIQUE [2 pages maximum (Times 12 pt), figure incluse]

- Dans ce bilan, les rédacteurs privilégieront une présentation des points forts et des résultats marquants du projet.
- Une figure d'une demi-page maximum (légende détaillée en français et en anglais) viendra en support de ce texte.

Le Pacifique tropical sud-ouest est une région propice à la fixation du diazote par les cyanobactéries. La diazotrophie y est toujours importante, 200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/12\text{h}$ en moyenne, avec un minimum de 70 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/12\text{h}$. Cette moyenne n'inclut pas les valeurs élevées obtenues dans les eaux les plus riches en *Trichodesmium* (fév. 2003, DIAPALIS 7). Elle représente donc la diazotrophie « de base », celle qui a lieu tout au long de l'année (Raimbault et al, en prép.). En conditions optimales, la fixation de N_2 est beaucoup plus intense : elle s'élève à 700 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/12\text{h}$ en février 2003, avec un maximum de 2110 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/12\text{h}$. Ces valeurs sont à comparer à celle rapportée par Montoya et al. (2004) : 254 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{j}$ comme diazotrophie moyenne de l'Atlantique NW (155 profils). Dans le lagon calédonien, la diazotrophie est également considérable, du même ordre de grandeur qu'au large mais sur une colonne d'eau plus faible.

Les *Trichodesmium* ne sont pas les seuls à fixer le N_2 dans la région, en particulier en saison chaude où 20 à 30% de la diazotrophie totale ont lieu au-dessous de 60m, à des profondeurs où les *Trichodesmium* tendent à disparaître. La 9^e campagne DIAPALIS (oct. 2003) a permis d'examiner une situation extrême : dans des eaux riches en phosphates, une diazotrophie importante dans toute la colonne d'eau à toutes les stations alors que seuls quelques trichomes par litre sont dénombrés (Raimbault et al, en prép.). Les analyses de pigments montrent qu'il s'agirait de cyanobactéries diazotrophes libres du genre *Synechococcus* à haut PUB (Neveux et al, en prép.). La valeur moyenne de la diazotrophie dans cette classe de taille est proche de 200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/12\text{h}$, à comparer aux 180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{j}$ récemment mesurés par Montoya et al. (2004) dans le Pacifique nord-est.

Les cyanobactéries filamenteuses se présentent en général sous forme de trichomes libres, plus rarement sous forme de colonies. Elles appartiennent à 3 espèces principales, *Trichodesmium tenue*, *T. thiebautii* et *T. erythraeum*. Dans la fraction $>10\mu\text{m}$ qui contient tous les trichomes, la phycoérythrine est fortement corrélée au nombre de trichomes, à leur surface et à leur volume cellulaire (Tenorio et al, en prép.). En moyenne, la couche de surface contient 300 trichomes/l. En valeur intégrée, la médiane est de $3,5 \times 10^6$ trichomes/ m^2 (30 profils), tandis que les eaux les plus riches renferment $1,0$ à $2,0 \times 10^8$ trichomes/ m^2 (fév. 2003). La richesse des eaux du lagon est la même qu'au large. Pour comparaison, Carpenter et al. (2004) trouvent des valeurs médianes de $6,0 \times 10^6$ à $6,0 \times 10^7$ trichomes/ m^2 de 1994 à 1996 dans l'Atlantique nord-ouest.

La série des images SeaWiFS 1997-2004 montre une grande variabilité interannuelle du contenu en chlorophylle de surface de la zone comprise entre Nouvelle Calédonie et Vanuatu. La période la plus riche de cette série ($\text{C}_{\text{sat}} > 0,12 \text{mg}/\text{m}^3$) est observée de janvier à juin 1998 (Dupouy et al. 2000). Les observations lors des DIAPALIS 2001-2003 se situent dans la gamme moyenne et sont donc caractéristiques de la région. Les mesures de rétrodiffusion réalisées en bac expérimental lors de l'atelier Tricho Bleu montrent que les *Trichodesmium* peuvent être décelés sur les images SeaWiFS grâce au rapport réflectance orange sur contenu en chlorophylle (Dupouy et al. Article en prép.).

La comparaison de la production primaire à la fixation de N_2 à l'aide du rapport de Redfield fournit un indice de production nouvelle f basé sur la seule diazotrophie : sa valeur moyenne est 0,03. Comparée à la prise de nitrate, la diazotrophie représente en moyenne (hors

février) 19% de la production nouvelle totale ($\text{NO}_3 + \text{N}_2$), 30% en février 2003 et 60% à l'est de Lifou en mai 2002. La diazotrophie assure donc à elle seule une part importante de la productivité du système, d'autant plus qu'en milieu océanique oligotrophe le NO_3 n'est plus considéré aujourd'hui comme source d'azote nouveau puisqu'il provient en majorité de la régénération azotée récente (Lipschultz, 2001).

Le taux de croissance des *Trichodesmium* a été estimé à partir des mesures de production par classe de taille et du rapport C/Chla déterminé sur des *T. erythraeum* isolés (Masotti et Tenorio). Il est toujours faible, quels que soient le lieu, la saison ou les conditions de milieu. Au large, ce taux est typiquement de $0,2 \text{ j}^{-1}$. Les valeurs maximales ($0,35$ à $0,40 \text{ j}^{-1}$) sont relevées dans la couche de surface 0-20m. La cinétique P_B vs E établie sur des populations naturelles de *Trichodesmium* montre que les besoins en énergie radiative de ces organismes sont élevés ($I_C = 94 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ et $I_K = 327 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$. Masotti et al, en prép.). Avec de telles exigences énergétiques mais un taux de croissance plutôt faible, seules les colonies qui se maintiennent un temps suffisant dans la couche de surface pourront donc procéder à la division cellulaire. L'assimilation du phosphate est directement proportionnelle à la concentration de PO_4 dans la gamme des valeurs observées dans la région. Pour 30 nM de PO_4 , le taux de croissance estimé est de $0,3 \text{ j}^{-1}$ (Moutin et al, soumis). Le contenu de la colonne d'eau en carbone inorganique dissous a été mesuré pendant un cycle annuel. Une baisse significative de 15 à 20 μM a été mise en évidence dans la couche de surface en février 2003 (Masotti et Ruiz, en prép.), résultat probable de l'augmentation de la fixation du CO_2 due aux organismes diazotrophes. Ces derniers excrèteraient une part importante de matière organique synthétisée, ce qui expliquerait la forte corrélation mise en évidence entre diazotrophie et production bactérienne (Rodier et al, en prép.).

Au cours de l'atelier Tricho Bleu, les différentes phases évolutives d'une efflorescence de *Trichodesmium* ont été suivies au laboratoire sur des populations naturelles. Ces expériences ont permis d'examiner les processus enzymatiques de mort programmée des cellules (Berman-Frank et al. 2004) et de formation parallèle de particules exopolymériques transparentes (Mari et al, soumis) qui accompagnent le déclin des efflorescences. A l'instar de ces expériences, beaucoup d'efflorescences naturelles de *Trichodesmium* s'achèveraient en quelques jours par lyse cellulaire généralisée. Les 72 efflorescences de *Trichodesmium* repérées ou échantillonnées de 1998 à 2004 à partir des avions et navires de la Marine Nationale ainsi que par l'Alis illustrent la richesse en cyanobactéries filamenteuses de la région du Pacifique sud-ouest comprise entre 8°S et 25°S , 158°E et 170°W (Dupouy et al. 2004). Quel que soit le secteur géographique considéré, une prédominance forte est observée en saison chaude puisque 80% des efflorescences sont relevées de novembre à mars, avec un pic en janvier.

Le PO_4 injecté dans la couche euphotique à la faveur du mélange hivernal présente un pic de concentration en octobre. Il se trouve ensuite progressivement enfermé dans les couches d'eau superficielles par la stratification qui se met en place en début de saison chaude. Sa concentration diminue alors par consommation phytoplanctonique (Van den Broeck et al. 2004). Puisque les teneurs en fer dissous sont plutôt fortes dans la région (0,5 à près de 2 nM ; Rodier et al, en prép.), les besoins en fer des cyanobactéries seraient le plus souvent satisfaits. Dans cet environnement très pauvre en azote minéral dissous, le PO_4 exercerait un contrôle fort sur la croissance des cyanobactéries diazotrophes (Moutin et al, soumis). De son abondance en début de saison chaude, de sa distribution spatio-temporelle et de la vitesse à laquelle il s'épuise dans la couche de surface dépendra la dynamique des populations de cyanobactéries filamenteuses et de *Synechococcus* diazotrophes à haut PUB. Des 3 campagnes DIAPALIS réalisées en saison chaude, seule celle de février 2003 présente du PO_4 en quantité significative à toutes les stations : les abondances de *Trichodesmium* et la diazotrophie atteignent alors leurs valeurs maximales.

Si dans le Pacifique tropical sud-ouest, le fer est effectivement présent en quantité suffisante, ce serait alors la quantité globale de PO_4 provenant des couches d'eau profonde et remontée chaque année par mélange hivernal qui contrôlerait en priorité l'intensité de la diazotrophie et donc une bonne part de la production nouvelle de la région. Puisque sans le fer, ce PO_4 ne serait pas consommé, comme le suggèrent nombre d'observations réalisées plus à l'est dans le Pacifique sud, il est essentiel lors de futures investigations de déterminer d'où vient ce fer et surtout quelles sont les variabilités spatiales et temporelles de sa distribution.

IV REMARQUES

- **Problèmes éventuels rencontrés (organisation, financement, collaboration, technique)**
- **Appréciation éventuelle du rôle du CS PROOF dans la conduite de votre projet**