

Annexe 6

DIAPAZON-2001

DOSSIER SCIENTIFIQUE préparé par Aubert Le Bouteiller

1. Intérêt scientifique :

Importance biogéochimique de la diazotrophie

Karl et al. (1997) :

“ Biological dinitrogen (N_2) fixation – the exclusively prokaryotic metabolic process responsible for converting the most abundant but relatively inert form of N into biologically available substrates – is the dominant mechanism for introduction of N into the biosphere. It approximates the total losses from microbiological denitrification on the global scale. Consequently, data on the quantitative role of N_2 fixation in the oceans’ nutrient budgets are of considerable scientific interest ”.

Récemment, la fixation d’azote et ses conséquences biogéochimiques ont été examinées à grande échelle (Michaels et al., 1996 ; Gruber et Sarmiento, 1997) et quantifiées en Mer d’Arabie (Capone et al., 1998), dans l’Atlantique (Carpenter et al., 1999) et le Pacifique (Letelier et Karl, 1996 ; 1998 ; Karl et al., 1998) et dans les eaux côtières (Bell et al., 1999). La fixation de N_2 est maintenant considérée comme significative dans le cycle global de l’azote (Capone et al., 1997) et a été introduite dans les travaux de modélisation les plus récents (Bisset et al., 1999 ; Walsh et al., 1999 ; Tyrrell, 1999). Tyrrell (1999) a élaboré un modèle à deux boîtes et une dimension de l’océan global qui montre comment la diazotrophie, bien que relativement mineure dans l’ensemble des océans, contrôlerait à long terme la quantité globale d’azote réactif disponible et par conséquent la productivité océanique totale.

Quels organismes fixateurs d’azote ?

Outre quelques proteobactéries, seules certaines espèces de cyanobactéries sont capables d’utiliser le N_2 pour satisfaire leurs besoins métaboliques grâce à l’activité de la nitrogénase (Zehr et al., 2000). Les cyanobactéries les plus abondantes dans la ceinture tropicale océanique appartiennent à quatre genres principaux. Les *Prochlorococcus* sont les bactéries oxygéniques phototrophes les plus petites et les plus nombreuses (Chisholm et al., 1992). Les *Synechococcus* sont un peu plus grosses mais beaucoup moins abondantes (Johnson et Sieburth, 1979 ; Waterbury et al., 1979). Les *Richelia* vivent en symbiose dans diverses espèces de diatomées du genre *Rhizosolenia* ; elles possèdent des cellules spécialisées qui fixent l’azote appelées hétérocystes, et s’associent en colonies filamenteuses appelées trichomes (Villareal, 1992). Enfin, les *Trichodesmium* forment également des

trichomes qui s'associent en touffes ou en faisceaux pouvant atteindre plusieurs millimètres. On sait depuis longtemps que les *Trichodesmium*, bien que dépourvus d'hétérocystes, ont la capacité de fixer l'azote. En revanche, les *Prochlorococcus* ne fixent pas l'azote, et les expériences visant à démontrer cette capacité chez les *Synechococcus* en milieu marin n'ont pas jusqu'à présent été véritablement concluantes, même si les analyses par amplification génique n'en excluent pas la possibilité (Zehr et al., 1998).

La diazotrophie des Trichodesmium : bilan revu à la hausse

Les *Trichodesmium* sont considérés comme les principaux organismes diazotrophes en milieu océanique tropical. Les études quantitatives récentes consacrées à ces organismes ont apporté la preuve qu'à l'échelle des bassins, la part de la diazotrophie dans les bilans d'azote avait été largement sous-estimée (Gruber et Sarmiento, 1997). Ainsi, Karl et al. (1997) ont montré qu'à la station ALOHA au nord d'Hawaii, la fixation d'azote pouvait contribuer à satisfaire près de la moitié de l'azote requis pour soutenir l'exportation de matière organique hors de la couche de surface. Autrement dit, le processus de fixation d'azote représenterait une source importante d'azote "nouveau" (au sens de Dugdale et Goering, 1967) à la station ALOHA mais probablement aussi dans l'ensemble du Pacifique tropical oligotrophe, en particulier au cours des événements El Niño (Karl et al., 1997). Récemment, Capone et al. (1998) montrent que 60% du matériel particulaire accumulé en surface dans un très vaste "bloom" de *Trichodesmium* en Mer d'Arabie proviennent de la fixation de N₂. De même dans l'Atlantique tropical nord-ouest, Carpenter et al. (1999) montrent que la diazotrophie injecte une quantité considérable d'azote dans le système, bien supérieure aux valeurs généralement admises pour cette région. L'analyse des données de WOCE confirme le rôle biogéochimique majeur de la diazotrophie dans le Pacifique tropical et subtropical (Deutsch et Sarmiento, 1999).

Ces résultats sont importants car la production primaire couplée à la diazotrophie peut entraîner une exportation nette de carbone de la surface vers les couches profondes, d'où un prélèvement net de CO₂ atmosphérique (figure 1). **La fixation de N₂ peut donc jouer un rôle biogéochimique significatif dans le cycle global du carbone** (Hood et al., 2000). **Cette problématique constitue le fondement du programme DIAPAZON.**

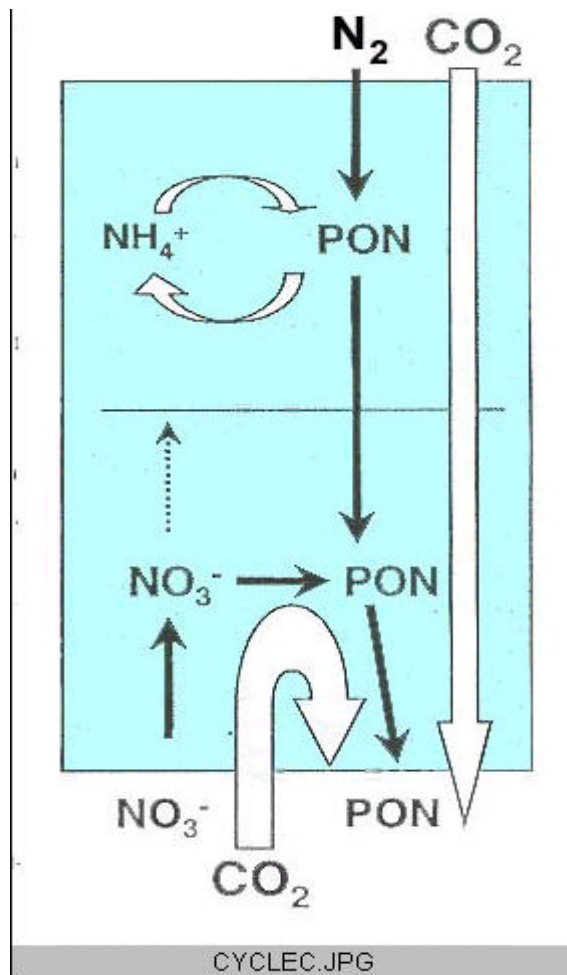


Figure 1 – Différence entre l'exportation de carbone due à la diazotrophie et celle due aux apports de nitrate (d'après Hood et al., 2000)

Abondance des *Trichodesmium* dans le Pacifique

En régime stratifié, une relation forte existe entre la distribution verticale du phytoplancton et celle des sels nutritifs (Herbland et Voituriez, 1979 ; Cullen et Eppley, 1981). Le maximum profond de chlorophylle est étroitement associé au sommet de la nitracline, dans l'Atlantique comme dans le Pacifique. Dans le plan vertical, à cette répartition typique de la biomasse correspond une variation caractéristique de la structure de taille du phytoplancton (Le Bouteiller et al., 1992). Le microscope à épifluorescence (Johnson et Sieburth, 1979 ; Blanchot et al., 1992) puis le cytomètre en flux (Olson et al., 1985 ; Campbell et Vaultot, 1993 ; Partensky et al., 1996) ont permis de décrire les principaux groupes taxonomiques présents en milieu tropical. Schématiquement, plus les eaux sont pauvres en sels nutritifs, plus les cellules sont petites (Herbland et al., 1985) et plus forte est la dominance des picocyanobactéries, c'est-à-dire les *Synechococcus* et surtout les *Prochlorococcus* (Blanchot et Rodier, 1996).

Mais, comme l'ont remarqué Le Bouteiller et al. (1992), cette prédominance caractéristique de la fraction picophytoplanctonique ($< 2 \mu m$) dans les eaux tropicales oligotrophes admet une exception remarquable : les *Trichodesmium*. Alors que les *Prochlorococcus*, les *Synechococcus* et les picoeucaryotes possèdent des propriétés de taille, de distribution et de fonction que l'on retrouve quasi identiques dans tout l'océan tropical stratifié, les *Trichodesmium* échappent à cette règle de deux manières au moins. Tout d'abord, les *Trichodesmium*, par la taille de leurs colonies, n'appartiennent pas à la fraction picophytoplanctonique. Ensuite, **leur distribution ne répond à aucune loi connue : on sait**

seulement que de manière occasionnelle, ils sont capables de se développer et de s'accumuler en surface en très grande abondance. Analyser et comprendre la dynamique des efflorescences font partie des objectifs prioritaires que se fixe le programme DIAPAZON, première étape nécessaire dans une perspective de prévision et de modélisation de ces phénomènes.

Les premières images satellitales révélant des efflorescences superficielles à forte structure horizontale et réflectance particulière dans la région du Pacifique tropical sud-ouest comprise entre les archipels de Nouvelle-Calédonie, du Vanuatu, des Fidji et des Tonga, sont celles fournies par le capteur CZCS en décembre 1979, janvier 1982 et mars 1984 (Dupouy et al., 1988 ; Dupouy, 1992). Des eaux colorées que l'on a pu attribuer à la présence de *Trichodesmium* s'étendent de manière quasi systématique chaque année sur des superficies qui peuvent atteindre près de 90 000 km² entre la Nouvelle Calédonie, les archipels du Vanuatu, de Fidji et de Tonga. Ces formations peuvent se maintenir plusieurs semaines consécutives. Au cours de prospections thonières par avion, de vastes traînées rouges ou jaunes ont souvent été observées au nord de la Nouvelle Calédonie entre septembre et mars (Petit et Hazane, 1982 ; Petit et Gohin, 1983). Lors des programmes PROPPAC et SURTROPAC, 6 des 14 dernières radiales le long du méridien 165°E ont montré, à partir d'analyses de chlorophylle *a*, la présence abondante de *Trichodesmium* en surface entre 8°S et 16°S. Récemment, le satellite SeaWiFS a livré de superbes images comme celles de février 1998 (Dupouy et al., 2000) qui confirment que la partie tropicale sud-ouest est la région du Pacifique la plus souvent envahie d'efflorescences de *Trichodesmium*. Au cours de la campagne WESPALIS-1 (novembre 1999), des eaux rouges très spectaculaires ont été photographiées à 22° S et 170° E. Les concentrations maximales sont observées 3 à 6 mois par an entre 15°S et 25°S et entre 160°E et 180°E (Dupouy et al., 2000). C'est pourquoi cette région a été choisie comme chantier d'étude des *Trichodesmium* pour les deux campagnes américaines TRICHONESIA (programme SIMBIOS de la NASA) réalisées en avril 1998 et octobre 1999, auxquelles ont participé plusieurs membres du projet. **Le chantier principal du programme DIAPAZON sera la Mer du Corail qui baigne les archipels de Nouvelle-Calédonie et du Vanuatu.**

Bien que typiquement oligotrophe, l'aire de répartition des *Trichodesmium* ne se limite pas au milieu océanique : ces organismes sont très fréquents dans certaines eaux côtières. Tout comme le lagon de la Grande Barrière d'Australie (Revelante and Gilmartin, 1982 ; Bell, 1992 ; Furnas, 1992 ; Bell et al., 1999) et parce qu'il est écologiquement et géographiquement très proche, le lagon de Nouvelle-Calédonie, en particulier dans sa partie orientale, est bien connu pour être périodiquement envahi par les *Trichodesmium* (Dupouy, 1992). **Ce lagon sera le chantier secondaire du projet.**

Des "blooms" en plein désert océanique ?

1) Les *Trichodesmium* : Si les *Trichodesmium* sont ubiquistes et se rencontrent dans presque toutes les eaux tropicales ou subtropicales, certaines régions sont à l'évidence beaucoup plus favorables que d'autres à l'apparition de "blooms" ou en tout cas d'accumulations massives de cellules en surface, en quantité telle qu'elles en deviennent visibles à l'œil nu. Parmi les conditions nécessaires à la formation de telles efflorescences au large, trois sont bien connues (Sellner, 1997) :

?? Des eaux chaudes (21°C semble un minimum)

?? Des eaux très pauvres en sels nutritifs, en particulier en azote inorganique dissous (typiquement NO₃ < 0,1 μM) ;

?? Une mer calme, un vent faible ou nul pendant quelques jours.

Au large, la présence d'une stratification verticale est donc requise, avec une thermocline qui limite les échanges entre les eaux de surface oligotrophes et les eaux profondes riches en sels nutritifs. Le vent faible réduit la turbulence et favorise l'accumulation et le maintien en surface de cellules dont la flottabilité est rendue positive grâce à la formation de vacuoles gazeuses (Sellner, 1997). Les mouvements de convergence qui affectent la couche de mélange (les cellules de Langmuir) expliquent la formation de longues bandes colorées qui s'étendent à la surface de la mer, très spectaculaires vues d'avion ou du pont d'un navire. On connaît mal la relation entre ces accumulations visibles en surface et le pic d'abondance des colonies généralement observé entre 5 et 10 mètres.

Mais si elles sont nécessaires, ces trois conditions ne sont manifestement pas suffisantes pour permettre une croissance optimale des *Trichodesmium*. Des eaux chaudes et oligotrophes et plusieurs jours de temps calme sont des conditions très fréquentes tant dans l'Atlantique que dans le Pacifique sans que pour autant des traînées rouges apparaissent en surface. Les deux points fixes de la campagne EQUALIS en sont un bon exemple : plus de 20 jours d'un échantillonnage serré par calme plat en plein cœur de la très oligotrophe "warm pool" vers 2°S et 156°E n'ont pas permis d'observer le moindre pic de chlorophylle en surface ou en subsurface, donc pas d'accumulation de *Trichodesmium* en quantité significative (Radenac et al., 1993).

D'autres facteurs biotiques et abiotiques contrôlent la présence et le développement des *Trichodesmium*. **Déterminer quels sont ces facteurs et comprendre comment ils agissent représentent un défi majeur pour DIAPAZON.**

Avec toute la prudence qui s'impose en matière d'écologie des systèmes oligotrophes où typiquement la plupart des sels nutritifs ne sont détectés qu'à l'état de trace, très souvent à des concentrations en-dessous des limites de sensibilité des méthodes analytiques les plus pointues, on peut tout de même chercher dans la littérature quelques pistes pour essayer de comprendre comment des organismes aussi particuliers que les *Trichodesmium* parviennent à se développer dans des conditions *a priori* aussi défavorables.

Le phosphore et le fer sont les deux éléments le plus souvent suspectés comme éventuels facteurs limitants de la croissance des cyanobactéries diazotrophes. **Ils constitueront donc deux volets importants du projet.**

Le phosphore : Dans le Pacifique Nord (Hawaii Ocean Times-Series), Karl et al. (1992) montrent comment des apports sélectifs de P sont nécessaires pour permettre la formation d'efflorescences de *Trichodesmium*. Bien que les observations de terrain ne permettent de déceler aucun enrichissement significatif en phosphate pendant les années El Niño 1991-92 alors que s'accumulent en quantité les *Trichodesmium* en surface, ces auteurs tirent de l'ensemble de leurs observations la conviction que le P devient le facteur qui contrôle la production et l'exportation de matière à la station ALOHA (Karl et al., 1997). Un des arguments en faveur de cette conclusion repose sur le rapport de constitution N/P des *Trichodesmium* dont la valeur mesurée (125/1) s'avère très supérieure au rapport de Redfield (16/1). Paradoxalement, de forts taux de fixation de N₂ ont été mesurés dans diverses régions océaniques en l'absence de phosphate mesurable. Des expériences comportant des additions de phosphate sur des communautés de *Trichodesmium* n'ont pas révélé de limitation significative en P (Hood et al., 2000). Pour expliquer comment ces organismes s'y prennent pour satisfaire leurs besoins en P, Karl et al. (1992) émettent l'hypothèse selon laquelle les *Trichodesmium* exploiteraient leur flottabilité variable pour effectuer des migrations verticales et descendre jusqu'à atteindre la nutricline afin d'y puiser le P absent dans la couche de surface. **Cependant, les analyses les plus fines de phosphate que l'on sait développer aujourd'hui (Thomson-Bulldis et Karl, 1998 ; Hudson et al., 2000) montrent que les**

teneurs réelles de phosphate dans les milieux aquatiques les plus pauvres seraient de 2 à 3 ordres de grandeur inférieures aux valeurs précédemment admises (Karl, 2000). Le paradigme de l'azote facteur limitant majeur des eaux tropicales du large est donc fondamentalement remis en cause. Déterminer le rôle du phosphore dans le développement des efflorescences, décrire et comprendre la physiologie de la prise (uptake), de l'assimilation et de l'utilisation du P (inorganique et organique) par les *Trichodesmium* et organismes associés, estimer à quelle vitesse le P est régénéré, constitueront un domaine de recherche prioritaire de DIAPAZON.

Le fer : Les besoins en fer des *Trichodesmium* sont examinés par Rueter et al. (1992) qui montrent que ces organismes sont nettement plus exigeants (environ 10 fois plus) que les autres espèces constitutives du phytoplancton des eaux tropicales oligotrophes. Le rapport entre photosystème 1 (PS1) et photosystème 2 (PS2) des *Trichodesmium* est très fort, de l'ordre de 24 (Subramaniam et al., 1999). Or, chaque PS1 contient 12 atomes de fer (Falkowski et al., 1998). En outre, le fer est un constituant critique de la nitrogénase qui est l'enzyme médiatrice de la fixation du N₂. Les *Trichodesmium* peuvent utiliser le fer dissous mais possèdent aussi un mécanisme unique qui leur permettrait d'exploiter le fer contenu dans les poussières apportées par l'atmosphère (Rueter et al., 1992). Or les apports éoliens sont souvent considérés comme la principale source de fer dans les océans oligotrophes (Duce et Tindale, 1991). Paerl et al. (1994) montrent, par des biotests pratiqués sur des échantillons de *Trichodesmium* prélevés dans l'Atlantique tropical, que le fer est un élément limitant non seulement de la fixation de N₂ mais aussi de la fixation de C, alors que dans les mêmes conditions, ni le molybdène ni le phosphore n'ont le moindre effet. En revanche, Karl et al. (1997) ont analysé le fer dissous présent dans le Pacifique au nord d'Hawaïi et concluent que les concentrations mesurées (0,2 à 1,0 nM) ne semblent pas limitantes pour que se développent les *Trichodesmium* de manière optimale.

Il est clair que les causes réelles de formation des efflorescences de *Trichodesmium* sont aujourd'hui encore bien mal connues (Sellner, 1997). Lors de la réunion de l'ASLO de février 1999, Kustka a présenté ses travaux réalisés dans l'archipel mélanésien lors de la campagne TRICHONESIA d'avril 1998. Aucune de ses observations ne permet de démontrer que le fer exerce un contrôle sévère sur la croissance des *Trichodesmium* dans les eaux du Pacifique tropical sud-ouest. Le long de la Grande Barrière d'Australie, Bell (1992) décrit d'importantes proliférations de *Trichodesmium* qui se produisent périodiquement dans le lagon. Sans le démontrer vraiment, il suggère que ces "blooms" seraient liés au phosphore et peut-être aussi à certains éléments trace tels que le fer et le molybdène injectés par les rivières qui se déversent dans le lagon. Les seules mesures de fer dans le Pacifique tropical sud-ouest semblent être celles de Nakayama et al. (1995) qui ont mesuré le fer dans les eaux de pluie et trouvé des teneurs de 3 ordres de grandeur supérieures à celles présentes dans l'eau de mer de surface. En une station située au nord-est de la Nouvelle-Calédonie, ces auteurs obtiennent un profil qui montre un petit pic de fer en surface (0,4 à 0,6 nM) révélateur d'apports atmosphériques (pluies ou poussières), surmontant une couche de plus de 100 m d'épaisseur ne contenant pas plus que 0,1 à 0,2 nM.

Si le fer est facteur limitant (selon la loi de Liebig), il convient alors de **comprendre comment des apports de fer peuvent avoir lieu dans la vaste région comprise entre 8°S et 25°S et entre 150°E et 180°E et pas ou peu ailleurs, et comment ces apports contrôlent le développement des efflorescences de *Trichodesmium*.**

Facteurs biotiques : Outre les facteurs du milieu, il est aujourd'hui bien connu que certains facteurs biotiques jouent un rôle essentiel dans le développement des efflorescences

phytoplanctoniques. **Dans le cas des *Trichodesmium*, il est donc important de savoir quelles sont les espèces présentes à un instant donné, et laquelle ou lesquelles de ces espèces se développent en “bloom” et comment ?** Les *Trichodesmium* forment des filaments (les trichomes) d'une centaine de cellules qui peuvent s'assembler en colonies de plusieurs centaines de filaments (fagots ou pelottes). Ces colonies, dont la formation semble favorisée par une faible turbulence (Paerl, comm. pers.), sont importantes lors du processus de la fixation d'azote nécessairement anaérobie (Paerl et Bebout, 1988). A ces colonies s'attachent divers organismes dont des bactéries hétérotrophes. Hans Paerl appelle ces associations des “trichosphères”. Or, cette association *Trichodesmium* / bactéries n'est pas fortuite. Au contraire, elle serait déterminante sinon à la diazotrophie elle-même, du moins lors du processus de déclenchement des efflorescences (Paerl, 1999). **Si elle s'avèrent indispensables, de telles associations bactériennes auto- et hétérotrophes doivent être mises en évidence et analysées pour en comprendre la fonction précise.**

2) ***Rhizosolenia* et *Richelia* en symbiose :** D'autres organismes sont capables de fixer l'azote et de former des efflorescences dans les eaux tropicales et sub-tropicales oligotrophes. Il s'agit des *Richelia* qui sont contenues en symbiose dans les diatomées des genres *Rhizosolenia* et *Hemiaulus*. Venrick (1974) rapporte en avoir observé en relative abondance sur plus de 3500 km² dans la vaste région oligotrophe du Pacifique Central Nord. Carpenter et al.(1999) ont rencontré une efflorescence de *Richelia/ Hemiaulus* au large de la côte NE de l'Amérique du Sud. Burford et al.(1995) déterminent que dans et au large du Golfe de Carpentaria (Nord de l'Australie), les *Rhizosolenia* sont le genre phytoplanctonique le plus fréquemment dénombré dans la fraction >35 µm au cours de 6 années d'observations mensuelles. **Il importe donc de déterminer si des *Rhizosolenia* ou des *Hemiaulus* contenant des *Richelia* sont présents en abondance dans les eaux prospectées dans le cadre du projet, et quelle est leur importance relative, à la fois numérique et fonctionnelle.** Il en est de même pour les colonies de *Katagnymene* qui ont été observées en quantité significative dans la région au cours des campagnes TRICHONESIA (Lundgren et al., soumis). Si les conditions de milieu sont favorables aux *Trichodesmium*, elles le sont aussi dans une certaine mesure à d'autres organismes diazotrophes, compte tenu de la niche écologique propre à chaque groupe planctonique. Il est ainsi possible que les picocyanobactéries mises en évidence par Neveux et al. (1999) dans le Pacifique tropical soient capables de diazotrophie (Zehr et al., 2000).

Les *Trichodesmium* dans le Pacifique : quel rôle trophique ?

Croissance et Production : En dépit de leur capacité à fixer l'azote et de leur adaptation à des régimes lumineux élevés, les *Trichodesmium* ont un taux de croissance faible (temps de division de 3 à 5 jours), même dans des conditions *a priori* optimales (Carpenter, 1983). Cette étonnante propriété pourrait en fait refléter une adaptation à des conditions de pauvreté nutritive typiques des océans oligotrophes (Capone et al.,1997). Il s'agirait d'une stratégie différente de celle du picophytoplancton habituel dans ces eaux qui a un taux de croissance proche de une division par jour (Blanchot et al.,1997 ; André et al.,1999). Notons cependant qu'avec un taux de croissance aussi faible, il faudra plusieurs jours, voire plusieurs semaines de conditions optimales pour que se forment des efflorescences abondantes au point de couvrir la mer comme de “sciure de bois”.

La production primaire associée à la diazotrophie correspond à un apport de carbone nouveau dans le système, qu'il faut décrire et quantifier. La part de la fixation d'N₂ dans les besoins azotés des *Trichodesmium* change en fonction des différentes phases de développement d'une efflorescence (Mulholland et Capone, 1999). **Améliorer la**

connaissance des flux de carbone et d'azote générés par les organismes diazotrophes depuis la naissance d'une efflorescence jusqu'à son déclin constitue un des objectifs premiers du programme.

Les *Trichodesmium* croissent et synthétisent de la matière qui va ensuite circuler dans le réseau trophique, l'enrichir ou bien au contraire le quitter soit sous forme particulaire, soit sous forme dissoute.

1) Excrétion : Paradoxalement, compte tenu de la dépense d'énergie nécessaire à la diazotrophie, une part importante, jusqu'à 50 % selon Glibert et Bronk (1994), de la matière récemment fixée par photosynthèse serait excrétée directement sous forme dissoute. Une foule de microorganismes exploitent cette source nutritive et vivent associés aux colonies de *Trichodesmium* (Capone et al., 1994). Lors d'un "bloom" à la station ALOHA, Karl et al. (1992) observent que la concentration de NH_4 dans l'eau passe en quelques jours de moins de 50 nM à près de 1,4 μM . De même, l'azote organique dissous augmente de 4 à 13 μM . Autrement dit, la fixation de N_2 par les *Trichodesmium* a permis d'injecter rapidement dans le système une quantité considérable d'azote sous une forme chimique potentiellement exploitable par le phytoplancton et les bactéries hétérotrophes, d'où un bénéfice important pour l'ensemble du réseau trophique. La succession de processus métaboliques (excrétion ? sénescence des cellules ?) conduisant à cet apport de matière organique dissoute en quantité que l'on peut qualifier d'énorme dans un contexte d'oligotrophie est encore inconnue. **Il paraît essentiel de confirmer l'observation selon laquelle les *Trichodesmium* relargueraient effectivement dans le milieu une telle quantité de matière élaborée. Il importe aussi de l'expliquer et d'en analyser l'évolution au cours d'une efflorescence et les conséquences à la fois trophiques et biogéochimiques.**

Lors de la campagne TRICHONESIA I, Dupouy et al. (2000) rapportent avoir observé des concentrations de chlorophylle (Chla) atteignant 0,42 mg m^{-3} . Très faibles pour un "bloom", ces valeurs sont en réalité très fortes pour des eaux tropicales oligotrophes. Elles sont même largement supérieures à celles de l'upwelling équatorial (0,203 mg m^{-3} en moyenne, d'après Dupouy et al., 1993). Sur les 0,42 mg m^{-3} , il y avait 22 % de Chla contenue dans des *Trichodesmium*, et par conséquent 0,33 mg m^{-3} de Chla appartenant à du phytoplancton autre que *Trichodesmium*. Sur 332 valeurs de Chla de surface récoltées dans la région en conditions oligotrophes, Dupouy et al. (1993) calculent une valeur moyenne Chla = 0,096 mg m^{-3} . On peut donc émettre l'hypothèse que les *Trichodesmium* ont permis le développement de 0,33 - 0,096 = 0,23 mg m^{-3} de biomasse chlorophyllienne dans la région prospectée par TRICHONESIA. Quel est donc ce phytoplancton "nouveau" ? Est-il constitué de *Prochlorococcus*, *Synechococcus* et picoeucaryotes, ou bien sont-ce des diatomées ou un autre groupe planctonique ? Cet exemple, unique dans la littérature, illustre l'importance que peut avoir le développement d'efflorescences de *Trichodesmium* à l'échelle régionale. **Le programme DIAPAZON a pour ambition de démontrer par quelles voies métaboliques la matière transite depuis les cyanobactéries jusqu'aux échelons supérieurs, et d'en établir un bilan qualitatif et quantitatif.**

2) Broutage : En plus des virus (Ohki, 1999), il semble que la plupart des organismes zooplanctoniques soient susceptibles de consommer directement les *Trichodesmium* (Sellner, 1997), mais en subissent la toxicité (Hawser et al., 1992). Cependant les expériences de O'Neil et Raman (1994) montrent que seuls les copépodes harpacticoides des genres *Macrosetella*, *Oculosetella* et *Miracia* sont capables de les ingérer grâce à leur résistance à la toxicité des *Trichodesmium* (expériences de Hawser et al., 1992). Mais si l'on sait que ces copépodes peuvent "brouter" et assimiler jusqu'à 45 % d'une colonie de *Trichodesmium* par jour (O'Neil et al., 1996 ; O'Neil, 1998), on ignore encore **comment le zooplancton contrôle**

les différentes phases de développement des efflorescences, et quel est le devenir de la production secondaire.

3) Sédimentation : Une partie des cellules sénescents sédimente et participe à ce que l'on appelle la "pompe biologique", processus biogéochimique essentiel qui a pour effet d'extraire du matériel particulaire de la couche euphotique et de l'exporter vers les couches profondes (Karl et al.,1997). Très peu de mesures ont été menées à ce jour pour permettre de quantifier ce flux de matière. **Une importante voie d'investigation est offerte en ce domaine non seulement pour quantifier les flux exportés par sédimentation, mais aussi pour analyser les processus de régénération microbienne et de minéralisation.**

4) Toxicité : En milieu côtier, les proliférations de *Trichodesmium* sont importantes à prendre en considération car elles peuvent provoquer des processus d'eutrophisation à l'origine de graves mortalités dans les récifs de corail (Endean, 1976) par réduction de la pénétration de la lumière dans l'eau, étouffement par sédimentation excessive de matière organique et anoxie (Bell, 1992). En outre, Jones (1992) montre que les *Trichodesmium* de la Grande Barrière australienne modifient la composition chimique des eaux et la quantité de matière en suspension. Preston et al. (1998) démontrent que les efflorescences de *Trichodesmium* qui sont fréquentes dans le Golfe de Carpentaria (nord de l'Australie) affectent le développement et même la survie des larves de crevettes pénaïdes, probablement grâce au facteur neurotoxique que les *Trichodesmium* sont capables de produire (Hawser et al., 1991). De même, des efflorescences de *Trichodesmium* sont à l'origine d'importantes mortalités dans les élevages de crevettes du Golfe de Thaïlande (Suvapepun, 1991) et sur la côte nord-ouest de Nouvelle-Calédonie. Devant la recrudescence des efflorescences de *Trichodesmium* au sud de l'Australie, une équipe appelée "Blue-Green Algae Task Team" a été mise en place à Melbourne dès 1992 avec pour tâche d'analyser les causes et de prévoir les conséquences de ces proliférations. De même en France, le projet EFFLOCYA coordonne depuis 1998 les recherches sur les cyanobactéries toxiques, tant d'eaux douces que marines. **La toxicité potentielle des *Trichodesmium* est un argument important en faveur de leur étude dans les eaux côtières exploitées par l'homme.**
