Université Pierre et Marie Curie - Paris VI

D.E.A

Diplôme d'Etudes Approfondies Océanologie Biologique et Environnement Marin

Option: ENVIRONNEMENT MARIN ET BIOGEOCHIMIE

Mémoire

Présenté par Séverine JACQUET

2000-2001

Importance comparée des biomasses et productions bactérienne et primaire planctoniques et leurs relations avec les variables physico-chimiques dans le Lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie

Sous la direction scientifique de : Jean-Pascal TORRETON, Directeur de Recherche

Institut de Recherche pour le Développement - IRD Nouméa

Remerciements

Je tiens à remercier Renaud FICHEZ pour m'avoir accueilli au sein de l'Unité de Recherche CAMELIA.

Merci à Jean-Pascal Torreton pour son encadrement pendant ces quatre mois, sa patience et ses critiques constructives tout au long de la rédaction du rapport.

Je remercie Sandrine CHIFFLET, Philippe GERARD, Jean-Fred MOULIN pour la réalisation des analyses physico-chimiques et leur aide pour certains échantillonnages, ainsi que Jean-Louis DUPREY pour les mesures d'alcalinité totale.

Je remercie Luc Maîtrepierre, de Météo France Nouvelle-Calédonie pour m'avoir fourni les données de vents et d'irradiance correspondant à ma période d'échantillonnage.

Je remercie également Jean BLANCHOT pour avoir analysé très rapidement le picophytoplancton en cytométrie de flux.

Je remercie également Fabien DUFIX, Georges BARGIBANT, capitaines du N.O. Coris sans qui il m'aurait été difficile de me rendre sur mes stations d'échantillonnage. Merci, Alain LAPETITE pour ton aide sur le bateau surtout les jours de forte houle....

Je remercie Pascal DOUILLET pour m'avoir fait bénéficier de ses connaissances en courantologie.

Je remercie maintenant toutes les personnes que j'ai pu rencontrer pendant ce stage, Jérôme, colocataire extraordinaire, ludo, spécialités « salade tahitienne et gâteau au chocolat », des VAT vraiment sympas et GO de chocs (organisateurs de séjours dans la grande terre): Alexis et Yves-Marie, Gaël et sa SUBARU dîte «la tondeuse», Pascal «scalpa», Héléna, «tu veux des pringle's ?», Murielle et Elodie «un quoi pour fille ?», Raphaêl «tu me rends ma chambre!!!».

Pour finir, je tiens à remercier ma famille sans qui je ne serais pas là.

Sommaire

1	INT	RODUCTION	1
	1.1	Cadre scientifique de l'etude	1
	1.2	PROBLEMATIQUE DE L'ETUDE	2
	1.3	Cadre geographique de l'etude	3
	1.4	OBJECTIFS DU DEA ET MOYENS MIS EN ŒUVRE	4
2	MAT	TERIELS ET METHODES	5
	2.1	STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE	5
	2.1.1	Choix des sites d'échantillonnage	5
	2.1.2	Profondeur de prélèvement	6
	2.1.3	Répartition temporelle de l'échantillonnage	6
	2.1.4	Opérations en mer	6
	2.2	ELEMENTS NUTRITIFS	7
	2.3	VARIABLES BIOLOGIQUES	7
	2.3.1	Chlorophylle a	7
	2.3.2	Abondance picophytoplanctonique	8
	2.3.3	Production primaire	8
	2.3.4	Biomasse bactérienne	11
	2.3.5	Production bactérienne	
	2.4	TRAITEMENTS STATISTIQUES	15
	2.4.1	Test-t sur populations hétéroscédastique	
	2.4.2	Coefficient de corrélation de rang de Spearman	
	2.4.3	Régression linéaire par l'Axe majeur réduit (AMR)	16
3	RES	ULTATS – DISCUSSION	17
	3.1	HYPOTHESES DE DEPART	17
	3.1.1	Gradients trophiques le long des radiales suivies	
	3.1.2	Représentativité des prélèvements à 3m	
	3.2	ETENDUE DES CONDITIONS TROPHIQUES.	19
	3.2.1	Variables physico-chimiques	
	3.2.2	Variables biologiques	
	3.3	REPONSES AUX OBJECTIFS DE L'ETUDE.	21
	3.3.1	Relations entre variables planctoniques et nutriments	21
	3.3.2	Changements qualitatifs en fonction des conditions trophiques	23
	3.3.3	Importance de la production bactérienne comparée à la production primaire	
4	CON	CLUSIONS ET PERSPECTIVES	29
5	BIBI	LIOGRAPHIE	32
ΑN	INEXE:	S	34

1 Introduction

1.1 Cadre scientifique de l'étude

Les zones côtières tropicales sont le lieu de concentrations humaines où les impératifs liés au développement économique menacent l'équilibre des écosystèmes marins côtiers. En milieu corallien, la prise en compte des altérations provoquées par les activités humaines apparaît actuellement comme une préoccupation majeure à l'échelle de la planète. Ce contexte impose aujourd'hui une approche pluridisciplinaire des effets anthropiques associant étude et modélisation des mécanismes du fonctionnement. La Nouvelle-Calédonie a été retenue comme chantier du Programme National sur l'Environnement Côtier (PNEC). Quatre thèmes de recherche composent ce chantier en accord avec les objectifs fixés par le PNEC. Ils sont repris dans les cinq actions de recherche de l'Unité de Recherche CAMELIA (Caractérisation et modélisation des échanges dans des lagons soumis aux influences terrigènes et anthropiques).

L'étude réalisée au cours de ce DEA s'intègre dans la troisième action de recherche (A.R.3) de l'UR : "Réponses des biocénoses planctoniques" (figure 1). La modélisation de la circulation a pour objectif d'identifier les facteurs déterminant la répartition des nutriments minéraux et organiques autochtones et allochtones (AR1). L'étude de la dynamique des échanges entre eau et sédiments (AR2) et des processus planctoniques (AR3) ont pour but de comprendre comment les caractéristiques physico-chimiques contraignent les peuplements et activités et, en retour, comment les activités biologiques agissent sur les nutriments. Ces 3 AR ont pour objectif commun, la réalisation d'un modèle biogéochimique global du lagon SW de Nouvelle-Calédonie.

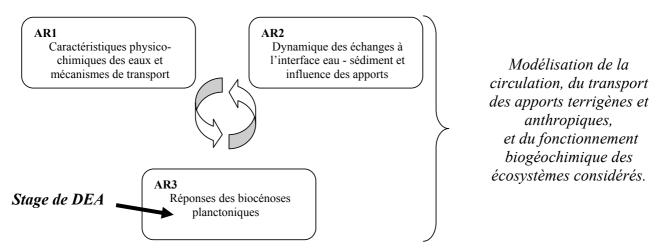


Figure 1 – Actions de Recherche de l'UR CAMELIA, intégration du stage de DEA

1.2 Problématique de l'étude

A notre connaissance, aucune étude n'a tenté d'aborder globalement l'effet des apports anthropiques sur les réseaux trophiques planctoniques de ces milieux naturellement oligotrophes. La structure et le fonctionnement des réseaux trophiques diffèrent fondamentalement entre milieux oligotrophes, dominés par les réseaux trophiques microbiens, et milieux eutrophes dominés par un réseau trophique "herbivore" (Legendre & Rassoulzadegan 1995). Les systèmes oligotrophes fonctionnent au moyen d'un recyclage important, ce qui explique la dominance de la biomasse hétérotrophe. Dans cette situation, les bactéries hétérotrophes sont considérées comme des compétiteurs efficaces du phytoplancton pour les éléments nutritifs (Kirchman, 1994). A l'opposé, les milieux eutrophes sont dominés par le phytoplancton. Dans les milieux eutrophes soumis à des apports extérieurs en matière organique et en nutriments minéraux, l'activité conjuguée des bactéries et de leurs consommateurs peut conduire à une libération des éléments nutritifs contenus dans la matière organique allochtone qui, en s'ajoutant aux apports directs, augmenteront l'eutrophisation.

A ces changements quantitatifs (en terme de productivité et de biomasse), peuvent s'ajouter des changements qualitatifs. Ainsi, en milieu oligotrophe, la contribution du picophytoplancton à la biomasse et à la production primaire globale est importante. Campbell *et al.* (1994) rapportent que *Prochlorococcus* peut représenter jusqu'à 67% de la biomasse totale de carbone du picophytoplancton dans les zones oligotrophes océaniques. Dans les eaux mésotrophes à eutrophes où *Synechococcus* et les picoeucaryotes prédominent, ils contribuent à hauteur de 40% à la biomasse picophytoplanctonique (Partensky *et al.* 1996).

On peut donc s'attendre à ce que l'eutrophisation de systèmes de caractère plutôt oligotrophe change profondément, non seulement leur productivité, mais également la nature même des relations trophiques et donc l'aptitude des écosystèmes aux usages que l'on en faisait avant l'altération. Les rares données disponibles en milieu lagonaire confirment en effet que les apports en nutriments conduisent à des changements profonds de la composition et du spectre de taille du phytoplancton (Bell 1992) et donc vraisemblablement, de la structure de l'ensemble du réseau trophique planctonique. De fait, les peuplements planctoniques des milieux lagonaires non perturbés, semblent limités par les ressources nutritives, ce qui devrait les rendre particulièrement sensibles aux apports eutrophisants. Peu de données sont disponibles sur la nature de cette limitation nutritive. Celle-ci varie selon les sites et les communautés étudiées (Smith 1984, Dufour & Berland 1999, Torréton *et al.* 2000). Il est donc impossible d'établir *a priori* la nature de cette limitation, et par conséquent de prédire les changements induits par les apports en nutriments occasionnés par l'activité humaine en milieu lagonaire. Parmi les approches possibles pour évaluer l'effet des apports nutritifs sur les communautés planctoniques, deux sont abordées au sein de l'action de recherche 3 de l'UR CAMELIA. La première étant d'évaluer *in vitro* la réponse des

communautés à des enrichissements (bioessais), la seconde d'établir s'il existe *in situ* des relations entre structure et activité des communautés planctoniques et variables physico-chimiques. Ce travail de DEA s'inscrit dans cette deuxième approche en se proposant d'évaluer l'importance comparée des productions bactérienne et primaire planctoniques dans un gradient d'eutrophisation dans le lagon Sud Ouest de Nouvelle-Calédonie et leurs relations avec les variables physico-chimiques.

1.3 Cadre géographique de l'étude

En raison de sa position géographique (22°S et 166°E), la Nouvelle-Calédonie est soumis à un régime tropical maritime qui se caractérise par de faibles contrastes de température (moins de 8°C) entre la saison la plus chaude et la saison la plus froide. Deux régimes de vents prédominent : les vents d'Est ou Alizés de direction ESE et SE prépondérants toute l'année et des coups d'Ouest plus occasionnels de direction NW et SW généralement associés au passage des perturbations (dépressions et cyclones). Ces vents conditionnent largement le renouvellement et la circulation des eaux lagonaires (Douillet, 1998).

Le lagon Sud-Ouest (figure 2) comprend le site urbain de Nouméa et ses zones estuariennes environnantes (22°10 à 22°35S et de 166° à 166°45E), ce qui représente un secteur de 200 km². Les apports en eau douce sont représentés principalement par trois rivières : les Pirogues, la Coulée et la Dumbéa. Les baies sont peu profondes (environ 10 m). Elles sont soumises à une influence terrigène et anthropique marquée dont la signature est différente selon l'activité locale. Le récif barrière est entaillé par des passes de profondeurs comprises entre 10 et 50 m qui correspondent aux embouchures des rivières lors des périodes d'émersion (les dernières : -18000 ans et –5000 ans). Les passes de Boulari, Dumbéa et Uitoé sont associées respectivement aux rivières des Pirogues, de la Dumbéa et de Païta.

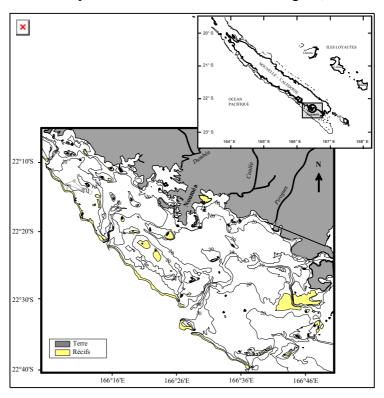


Figure 2 – Lagon Sud-Ouest de la Nouvelle-Calédonie

Cette partie du lagon a fait l'objet d'études détaillées, en particulier dans le cadre des programmes LAGON et ECOTROPE, notamment en courantologie, sédimentologie, étude du corail ou bien analyse de peuplements (zooplancton, poissons, macrofaune benthique), et enfin de la dynamique et du fonctionnement du système. Il s'agit, avec la Polynésie française, de l'un des sites majeurs en terme de recherche nationale sur les milieux coralliens du Pacifique. Toutefois, ce n'est que très récemment que des études ont commencé à aborder l'analyse de l'influence des activités humaines sur l'écosystème lagonaire. Le choix du lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie comme site principal d'activité de l'UR CAMELIA s'est fait en tenant compte de la forte densité de population le long de la côte et de la présence de zones estuariennes environnantes. Ainsi, sous l'effet de la pression démographique (déchets domestiques, eaux usées), de l'urbanisme et de l'industrie (fonderie de Nickel en fonctionnement), l'anthropisation croissante de la région de Nouméa affecte le lagon Sud-Ouest. A ces apports urbains viennent s'ajouter les apports terrigènes, agricoles et miniers, transportés par les rivières.

1.4 Objectifs du DEA et moyens mis en œuvre

Pratiquement, ce travail de DEA se propose de répondre aux questions suivantes :

- Peut-on mettre en évidence des relations entre nutriments d'une part et production primaire et production bactérienne, d'autre part ?
- Peut-on mettre en évidence des changements qualitatifs de communautés phytoplanctoniques en fonction de la richesse du milieu ?
- La production bactérienne est-elle liée à la production primaire? Que représente la production bactérienne en pourcentage de la production primaire? Ce pourcentage augmente-t-il avec l'eutrophisation?

Afin de répondre à ces questions, nous avons choisi un ensemble de stations permettant, *a priori*, de couvrir une large gamme de valeurs trophiques. Elles sont situées à proximité de Nouméa pour limiter la durée de transport des échantillons avant d'arriver au laboratoire.

Les variables déterminées peuvent être classées en deux groupes :

- Variables biologiques: biomasse chlorophyllienne (totale et >2μm), abondance picophytoplanctonique, production primaire (totale et >2μm), biomasse bactérienne, production bactérienne.
- Variables physico-chimiques : éléments minéraux dissous (ammonium, nitrate, phosphate), données de sonde SEABIRD (température, profondeur, salinité, turbidité, lumière photosynthétiquement active ou PAR). Les échantillons pour dosage des C, N, P organiques dissous et silicates ont été collectés mais n'ont pu encore être analysés.

2 Matériels et méthodes

2.1 Stratégie d'échantillonnage

2.1.1 Choix des sites d'échantillonnage

La figure 3 présente la zone d'étude et les stations regroupées par radiale (ensemble des stations échantillonnées le même jour). L'annexe 1 donne leurs coordonnées GPS. Le choix des stations s'est fait selon les critères suivants : tout d'abord, la radiale devait respecter un degré d'eutrophisation supposé (par exemple d'un fond de baie vers l'entrée de celle-ci). Ensuite, le nombre de stations à échantillonner par jour devait être suffisant mais rester réaliste. Six stations par radiale correspondent au juste compromis entre les différentes contraintes inhérentes à l'étude. Enfin, chaque radiale devait correspondre à des caractéristiques environnementales différentes.

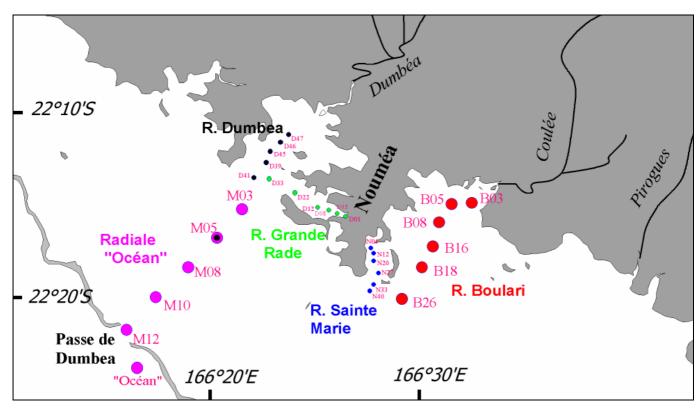


Figure 3 – Zone d'études et stations d'échantillonnage regroupées par radiale

Les radiales présentent les caractéristiques suivantes :

- "Baie de Boulari": système essentiellement soumis aux apports terrigènes véhiculés par la rivière La Coulée et de manière plus indirecte par la rivière des Pirogues. Ces deux rivières drainent des bassins versants présentant des activités d'extraction minières passées et présentes importantes.
- "Grande Rade": radiale caractérisée par la présence de l'usine pyrométallurgique gérée par la "Société Le Nickel" en fond de baie.

• "Baie de Dumbéa": système plus complexe soumis pour une large part aux apports terrigènes de la rivière Dumbéa et pour partie aux apports industriels de l'usine de traitement de minerai de nickel (Grande rade).

- "Baie de Sainte Marie": Zone sous influence anthropique recevant les eaux usées non traitées du quartier de Sainte Marie.
- "Océan": système lagonaire s'éloignant des influences anthropiques et terrigènes, radiale *a priori* la plus oligotrophe.

2.1.2 Profondeur de prélèvement

Les prélèvements ont été effectués à 3 m de profondeur. Des campagnes répétées au cours d'un programme précédent ont en effet montré en moyenne l'homogénéité de la colonne d'eau. L'échantillonnage à 3 m permet d'éviter l'éventuelle dessalure de surface après de fortes pluies.

2.1.3 Répartition temporelle de l'échantillonnage

La période d'échantillonnage s'est déroulée du 19/03/01 au 27/04/01. Chaque radiale a été échantillonnée 3 fois, avec six stations par radiale (la première du 19/03/01, n'en compte que quatre), nous avons obtenu 88 points de mesures.

2.1.4 Opérations en mer

Chaque sortie en mer permettait d'échantillonner une radiale. Les différentes opérations effectuées à bord du "Coris", navire de l'IRD, sont les suivantes :

Mesures à la sonde CTD

La sonde CTD Seabird SBE 19 (annexe 2) est une sonde multi-paramètre dotée de 3 capteurs qui permettent de mesurer la conductivité, la température, la pression. Des capteurs supplémentaires sont utilisés :

- Un fluorimètre qui permet la détermination *in situ* de la concentration en chlorophylle.
- Un capteur de PAR (Photosynthetically Active Radiations) afin de déterminer l'atténuation lumineuse en fonction de la profondeur.
- Un néphélomètre qui mesure la turbidité des eaux traversées par la sonde.

La sonde CTD, fixée à une corde, est descendue manuellement à vitesse régulière, elle acquière les paramètres hydrologiques obtenus par les différents capteurs.

Prélèvements d'eau

Une bouteille NISKIN (annexe 2) de 5 litres amenée à 3 m et fermée à l'aide d'un messager permet de prélever l'eau en chaque station. Les étapes préalables aux mesures d'ions ammonium sont réalisées en mer. Trois flacons de V=40 ml sont remplis d'eau en chaque station, 2 ml de réactif OPA (OrthoPhtaldiAldehyde) sont immédiatement ajoutés. La quantité d'eau restante dans la bouteille

NISKIN est transférée dans des flacons en polycarbonate (NALGENE) de quatre litres. Les flacons sont préalablement lavés à l'acide (HCl 10%), rincés trois fois à l'eau Milli-Q, séchés et enfin rincés 2 fois avec l'eau de prélèvement. Les bouteilles sont placées à l'obscurité dans une boîte fermée. Toutes les mesures sont réalisées en laboratoire moins de 2 heures après les prélèvements.

2.2 Eléments nutritifs

Les éléments nutritifs minéraux (nitrate, phosphate, ammonium) ont été mesurés par le laboratoire de Chimie Marine de l'IRD.

♦ Ammonium

L'ajout d'OPA, réalisé à bord, permet la formation d'un complexe OPA-ammonium dosable par fluorimétrie (Kérouel et Aminot, 1997). Il est nécessaire d'attendre cinq heures (flacons placés au sec et à l'obscurité) que la réaction de complexation se fasse entre les ions ammoniums et l'OPA. Pour chaque série d'analyse, une gamme d'étalonnage complète est effectuée en début et fin d'analyse. Un étalon interne est inséré tous les vingt échantillons pour vérifier qu'il n'y a pas de dérive du signal.

Nitrate, phosphate

Les mesures de nitrate (nitrate + nitrite) (Raimbault et al., 1990) et de phosphate (Murphy et Riley, 1962) ont été réalisées à l'aide d'un Technicon selon une méthode colorimétrique.

Limites

Les mesures d'ammonium présentent une variabilité ($\sigma = 0.013 \mu M$ en moyenne méthodologiques: entre triplicata) qui justifie la réalisation de triplicata et des conditions d'échantillonnage drastiques (les vapeurs d'huile de moteur peuvent par exemple fausser les mesures). Des duplicata ont été réalisés pour les mesures de nitrate et phosphate, conservés à -20°C avant analyses dans des flacons de 40 ml en polyéthylène haute densité. Pour des raisons techniques, seulement un flacon sur deux collectés par station a pu être dosé. La limite de détection du nitrate est de 0,05µM, celle du phosphate de 0,01 µM.

Variables biologiques

2.3.1 Chlorophylle a

La chlorophylle a a été déterminée par le laboratoire de Chimie Marine de l'IRD. Les mesures sont effectuées après filtration de 200 ml de l'échantillon sur filtres Whatman GF/F (fraction totale) et 100 ml sur membrane Nuclepore de porosité 2 µm (fraction >2µm) pour respecter le même fractionnement de taille que pour la production primaire. Le fractionnement de taille n'a pas été réalisé pour toutes les radiales, mais seulement du 19/03/01 au 12/04/01.

Les concentrations en chlorophylle a et phéophytine a ont été déterminées par fluorimétrie (fluorimètre TURNER TD 700) selon la méthode de Yentsch et Menzel (1963). Les concentrations des pigments sont données par les formules de Lorenzen (1966), modifiées par Jeffrey et Humphrey (1975). (Formule 1)

Formule 1 – Formules de Lorenzen (1966) modifiées

$$[Chla](\mu g.l^{-1}) = (F_0 \cdot F_a) \times \frac{v}{1000 \times V \times (K \cdot K_a)} \times D$$
 et
$$[Ph\acute{e}oa](\mu g.l^{-1}) = v \times \frac{K \times F_a - K_a \times F_0}{1000 \times V \times K_a \times (K - K_a)} \times D$$

avec:

v = volume de l'extrait (7 ml) Ka = facteur d'étalonnage du fluorimétre pour la phéophytine a pure (Phéo.a pure acidifiée)

V = volume filtré (l) K = facteur d'étalonnage du fluorimétre pour la Chl. a pure

D = facteur de dilution F_0 , F_a = fluorescence de l'échantillon avant et après acidification

Limite La chlorophylle a est considérée comme un estimateur de la biomasse méthodologique : phytoplanctonique. Toutefois, la relation entre la concentration en chlorophylle et le carbone phytoplanctonique n'est probablement pas constante. Cette relation est très probablement variable selon l'espèce (et donc les classes de tailles) et selon l'état physiologique des espèces présentes (y compris photoacclimation). La concentration en chlorophylle a est donc un indicateur de la biomasse chlorophyllienne plutôt

qu'une valeur de référence.

2.3.2 Abondance picophytoplanctonique

Dans les eaux oligotrophes (concentration en chlorophylle inférieure à 0,1–0,2 mg.m⁻³) les principaux composants du plancton sont les bactéries hétérotrophes et le picoplancton autotrophe (classe picoplanctonique 0,2-2µm, Sieburth *et al.* 1978). Le picophytoplancton (organismes autotrophes du picoplancton) est principalement représenté par les genres *Prochlorococcus*, *Synechococcus* (procaryotes) et des picoeucaryotes (Blanchot & Rodier, 1996). Les échantillons ont été fixés par ajout de glutaraldehyde (0,5 % final) dans 1,5 ml d'eau, cryogénisés dans l'azote liquide et envoyés en carboglace. L'abondance de ces trois groupes a été déterminée en cytométrie de flux par J. Blanchot (antenne IRD, Station Biologique de Roscoff).

Alors que les *Prochlorococcus* et les *Synechococcus* sont peu affectés par cette *méthodologique* : méthode de préparation (perte de 3-4 %), les effectifs du picoplancton eucaryote le sont de manière plus importante (jusqu'à 23% de perte, Partensky *et al.* 1996).

2.3.3 Production primaire

Protocole (figure 4)

La production primaire a été estimée par l'incorporation de ¹⁴C-bicarbonate (Amersham, 60,68 MBq/ml) (Steeman-Nielsen, 1952). L'incorporation mesurée correspond à la quantité de carbone incorporée dans le compartiment autotrophe. La mesure de production primaire a été effectuée en conditions « *in situ* simulées ». Les flacons étaient placés dans des filets recréant différentes proportions de l'énergie

incidente (100%, 50%, 25%, 12,5%, 6,25%, et 0% entouré de feuilles d'aluminium) et mis à incuber dans un bac exposé à la lumière du jour pendant environ 6 heures. L'incubation pour 50% de lumière était réalisée dans des flacons en polycarbonate (Nalgene) de 170 ml, pour les autres dans des flacons de 76 ml. La quantité de radioactivité introduite était respectivement de 0,417 MBq et de 0,185 MBq.

La quantité totale de radioactivité introduite dans les flacons était vérifiée sur trois flacons de 76 ml et trois flacons de 170 ml. Cinquante μ l de chacun de ces flacons étaient prélevés avant toute autre manipulation et placés dans les fioles à scintillation avec 4 ml de liquide scintillant (Packard, Ultima Gold) et 50 μ l de Carbosorb. Après incubation, le phytoplancton était collecté par filtration sur filtres Whatman GF/F sous très faible dépression (< 7000 Pa). Afin d'obtenir la production primaire de la classe de taille > 2μ m, deux filtrations étaient réalisées sur le flacon à 50% d'énergie incidente. La première (76 ml) sur filtre Whatman GF/F, et la seconde (94 ml) sur membrane Nuclepore de porosité 2 μ m. Les pourcentages > 2μ m ont été réalisés du 19/03/01 au 12/04/01, ce qui représente 8 radiales ou 46 mesures. Les filtres étaient d'abord placés dans des fioles à scintillation et immédiatement décarbonatés par ajout de 200 μ l de HCl (0,5 N). Les fioles étaient placées sous hotte pendant la nuit puis la quantité de radioactivité assimilée était mesurée après ajout de 4 ml de liquide scintillant. L'efficacité de comptage était déterminée à l'aide d'un standard externe. Toutes les manipulations étaient effectuées dans des flacons lavés à l'HCl 10%, rincés trois fois à l'eau Milli-Q, séchés et enfin rincés trois fois avec l'eau de prélèvement. Les expérimentations étaient effectuées en évitant l'exposition des échantillons à la lumière vive.

Calculs

Pour ramener la production primaire "simulée" (formule 2) à la production primaire (PPI, Production Primaire Intégrée) de la colonne d'eau *in situ*, il est nécessaire de :

- 1- Convertir les pourcentages de luminosité en profondeur équivalente à l'aide du coefficient d'atténuation obtenu grâce aux données de PAR de la sonde CTD.
- 2- Intégrer verticalement la production sur la totalité de la colonne d'eau (méthodes des trapèzes).
- 3- Corriger les productions du rapport de l'irradiance totale sur la journée à l'irradiance reçue pendant l'incubation. Les données d'irradiance ont été fournies par Météo France.
- 4- Ramener la production en unité de surface à une production par unité de volume en corrigeant de la profondeur d'intégration (afin de limiter les biais dus aux profondeurs variables des stations pour les analyses de corrélations).

Formule 2 - Calcul de la production ¹⁴C

La production à chaque niveau de lumière est calculée par : $PP(mgC.m^{-3}.h^{-1}) = \frac{dpm_{e^{-}}dpm_{b}}{dpm_{t}} \times \frac{Vp \times 1000}{Vf} \times 1,05 \times W$

avec:

dpm_e : désintégration par mn dans l'échantillon, et dpm_b à l'obscurité V_p : volume prélevé pour la mesure de radioactivité introduite (μ l) 1,05 fractionnement isotopique entre ^{12}C et ^{14}C

W concentration en carbonates (mgC.m 3) V_f: volume d'échantillon filtré (ml)

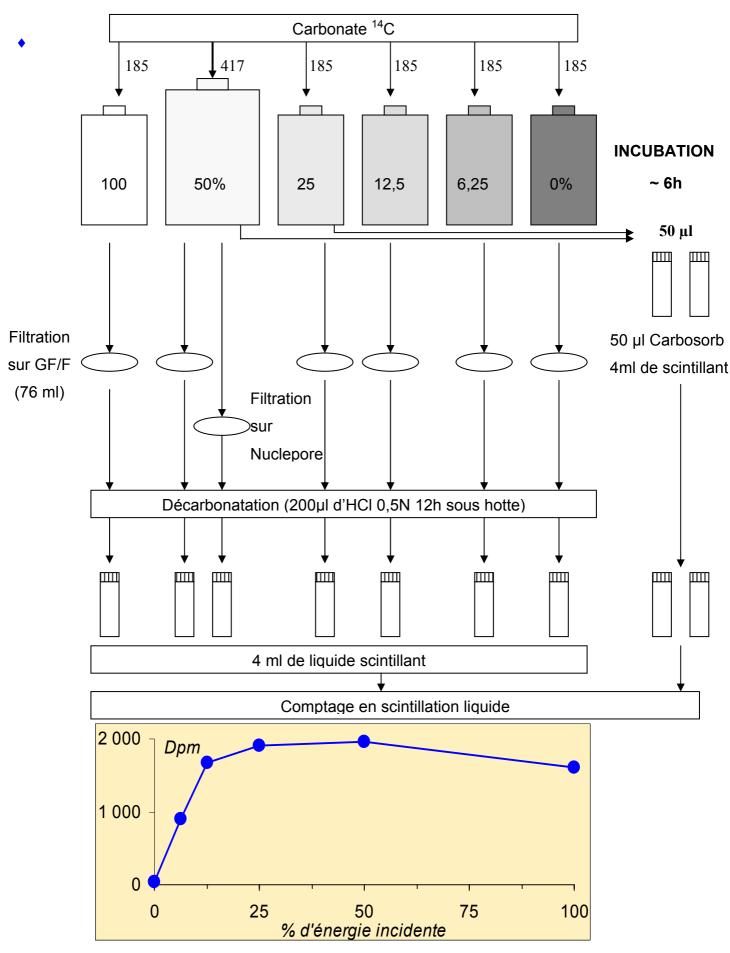


Figure 4 : Protocole de mesure de la production primaire

Estimation de la concentration des carbonates

Des mesures d'alcalinité totale réalisées par la laboratoire de chimie de l'IRD ont permis de connaître les valeurs caractéristiques du lagon Sud-Ouest sur toutes les stations échantillonnées.

La valeur moyenne obtenue pour l'ensemble des stations est de 28215 mgC.m⁻³ (σ = 215 mgC.m⁻³), sauf pour la station "océan" où la valeur mesurée est de 28920 mgC.m⁻³.

Limite La principale limite de cette méthode réside dans la définition de ce qui est mesuré. méthodologique : En effet, dès que le temps d'incubation est long, les risques que le ¹⁴C assimilé soit respiré ou recyclé augmentent. Ainsi, lorsque le temps d'incubation est long la mesure de production primaire est considérée comme intermédiaire entre une valeur brute et une valeur nette (avec respiration des organismes). Ce genre de limite a surtout son importance dans les bilans globaux de carbone, cela n'a pas de réel effet dans le cadre

de l'étude de DEA où des relations avec les éléments nutritifs sont recherchées.

2.3.4 Biomasse bactérienne

La détermination de la biomasse bactérienne passe par l'estimation préalable de l'abondance bactérienne. Les deux techniques de comptage bactériens ont pu être appliquées sur l'échantillonnage. Les mesures en cytométrie de flux ont été réalisées par J. Blanchot après coloration au SYBR green (Marie *et al.* 1997) et celles en microscopie à épifluorescence dans le cadre du DEA.

Microscopie à Epifluorescence

Le marqueur utilisé est le DAPI (4'6-diamidino-2-phenylindole), il se fixe sur l'ADN. Quand le complexe ADN-DAPI est excité avec une lumière d'une longueur d'onde comprise entre 330 et 380 nm il fluoresce dans le bleu. Le DAPI fixé sur du matériel non ADN peut fluorescer en jaune pâle. Cette méthode améliore la visualisation des bactéries et leur distinction des cyanobactéries de taille inférieure à 1 µm (Porter & Feig, 1980). Les cyanobactéries possèdent un pigment caractéristique la phycoérythrine qui fluoresce en orange lorsqu'il est excité dans le bleu. Plus de 400 bactéries ont été dénombrées sur au moins 20 champs pour obtenir un coefficient de variation de la moyenne par champs d'environ 10%.

Calcul

Formule 3 : Calcul de l'abondance bactérienne

$$Bact\'eries(10^6\,B\,/\,ml) = B_{\scriptscriptstyle T} \times \frac{100}{C} \times \frac{1}{c} \times \frac{18319}{V_{\scriptscriptstyle f}} \times \frac{1}{10^6}$$

avec:

B_T: nombre total de bactéries comptées

C : nombre de carreaux par champs sur lesquels sont dénombrées les bactéries

c :nombre de champs comptés

V_f: volume filtré (ml)

18319 : nombre de champs de 100 carreaux sur un filtre de 25 mm (diamètre de filtration = 1,597 mm)

Les dénombrements en microscopie ne diffèrent pas significativement (test-t pairé) de ceux obtenus en cytométrie, l'abondance bactérienne reportée pour chaque échantillon est la moyenne de celles obtenues en microscopie à épifluorescence et en cytométrie de flux.

La biomasse bactérienne a été calculée à partir du nombre de bactéries et de la relative constance du taux de carbone pour des bactéries de biovolume compris entre 0.036 et $0.073 \, \mu m^{-3}$ (0,41- $0,52 \, \mu m$ de diamètre équivalent sphérique), soit 20 fgC/cellule (Lee et Fuhrman, 1987).

2.3.5 Production bactérienne

• Protocole (figure 5)

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 5 ml ont été réalisés pour toutes les stations, excepté celles de la radiale "Océan" où le volume utilisé est de 10 ml. Cent µl de TdR (15 nM finale, un essai préalable a montré que l'incorporation saturait dès 2 nM) sont injectés dans des tubes fermés hermétiquement. Les réplicats sont mis à incuber pendant une heure (linéarité vérifiée au préalable au delà de 90 minutes) à la température in situ (± 1°C). L'incorporation est arrêtée au formol (37 % tamponné au Borate de Na). Pour chaque duplicata, 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 (10⁴ Pa) sur membranes en polycarbonate (Nuclepore) 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% w/v) dans les tourelles à filtration. Après quinze minutes à 4°C, le vide est rétabli et les membranes sont rincés trois fois avec 5 ml de TCA 5 % froid. Les filtres sont placés dans des fioles à scintillation avec 4 ml de liquide scintillant. La quantité de radioactivité incorporée par les bactéries est mesurée à l'aide d'un compteur à scintillation. La différence entre réplicats représente 0,32% en moyenne. L'efficacité de comptage est déterminée à l'aide d'un standard externe.

L'autoabsorption dans le précipité TCA des radiations faiblement énergétiques du tritium a été déterminée en incubant une série d'échantillons en double. L'un des lots a subi une hydrolyse acide à chaud (HCl 0.5N, $100^{\circ}C$, 30 min) et comparé au traitement standard. Le rapport entre échantillons hydrolysés et non hydrolysés est de 1.3 en moyenne ($\sigma = 0.1$) et les valeurs des échantillons non hydrolysés ont été multipliées par ce facteur.

Formule 4 -Calcul de la production bactérienne

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

avec:

dpm_{réplicats} : radioactivité moyenne des réplicats

 $dpm_{blanc}: radioactivit\'e \ du \ t\'emoin$

V_f: Volume d'échantillon filtré (ml)

T: temps d'incubation (min.)

AS: activité spécifique de la solution mère de TdR (1440 TBq.mol⁻¹)

K: 60.10¹² TBq.mol⁻¹

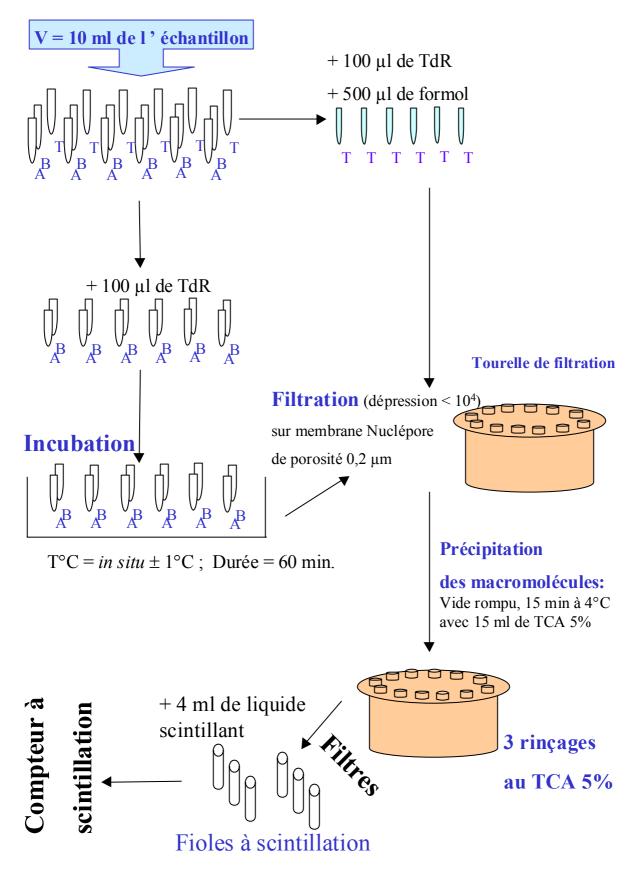


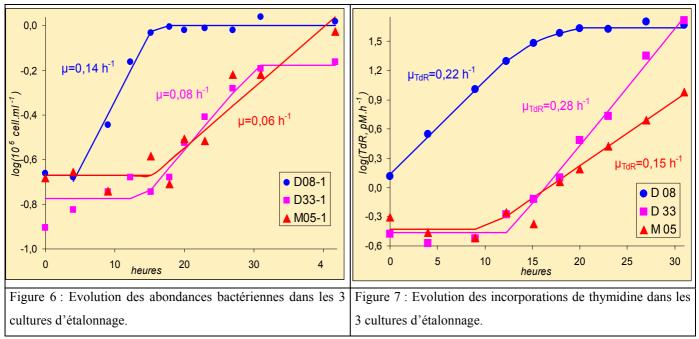
Figure 5 - Protocole de mesure de la production bactérienne

Calibration du taux d'incorporation en production cellulaire.

La réalisation d'un étalonnage permet de relier empiriquement la production de cellules à l'incorporation de thymidine. Pour cela, sur des assemblages bactériens naturels, il est nécessaire de découpler la production bactérienne et les contrôles (prédation, limitation nutritive) exercés sur celle-ci de façon à obtenir une croissance bactérienne nette. En parallèle est réalisé le suivi de l'incorporation de thymidine afin de le relier ensuite à la production nette. La démarche suivante a été appliquée sur trois sites de richesses contrastées pour représenter l'ensemble de nos stations de prélèvements :

- préparation d'un inoculum bactérien débarrassé des prédateurs en filtrant sans dépression sur membrane Nuclepore de porosité 0,6 μm.
- Dilution de cet inoculum (20% au total) dans l'eau du même milieu filtrée sur membrane de porosité 0,2 μm (Millipore), afin de supprimer une éventuelle limitation nutritive.
- Mise en culture avec agitation modérée à 27°C (≈ température in situ) à l'obscurité.

L'échantillonnage était effectué toutes les trois heures environ pour déterminer l'abondance cellulaire et l'incorporation de thymidine. La figure 6 présente la croissance bactérienne nette obtenue sur chaque culture. Après une période de latence plus ou moins prononcée, les trois cultures présentent une phase exponentielle, suivie dans deux cas d'une phase en plateau. La figure 7 montre que l'incorporation de TdR présente aussi ces trois phases, mais avec des durées de latence et des taux d'accroissement différents de ceux obtenus pour la croissance bactérienne.



Ducklow *et al.* (1992) proposent une formule pour le calcul (Formule 5) des facteurs de conversion qui n'est pas applicable dans notre cas car il suppose qu'il n'y a pas de phase de latence. La démarche choisie ici a consisté à relier la production nette des cellules entre début des cultures et arrivée au plateau (pour la culture M05 la plateau n'ayant pas été obtenu, le dernier point a été utilisé) avec l'incorporation de TdR intégrée sur la même période (Tableau 1).

Formule 5 – Calcul du facteur de conversion incorporation de thymidine - production de cellules Ducklow et al. (1992)

$$CF = \mu \frac{N_0}{T_0}$$

avec:

μ : taux de croissance (h⁻¹)

 N_0 : nombre de cellules à t_0 (cell.ml⁻¹)

 T_0 : quantité de thymidine incorporée à t_0 (pM.h⁻¹)

Tableau 1 – Production cellulaire nette, incorporation de TdR intégrée, et rapport production nette / incorporation de TdR pour les stations D08, D33 et M05

Variables	Unités	D 08	D 33	M 05
production cellulaire nette	$10^6 cell.t^1$	774	519	728
incorporation de TdR intégrée	$10^{-12} mol.l^{-1}$	258	230	211
production nette / incorporation de TdR	$10^{18} cell.mol^{-1}$	3,0	2,3	3,5

Les facteurs de conversion se situent dans les valeurs élevées de la littérature. Celles-ci sont très variables entre 0.1 et $60 \cdot 10^{18}$ cell.mol⁻¹, 74 % des valeurs (n = 97) se situant entre 1 et $4 \cdot 10^{18}$ cell.mol⁻¹ (revue de Ducklow & Carlson 1992). La valeur moyenne de nos trois déterminations 2.91×10^{18} cell.mol⁻¹ ($\sigma =$ 0.49x10¹⁸ cell.mol⁻¹) a été adoptée.

La production en cellules est donc calculée par PB (cell.l⁻¹.h⁻¹) = PB (pM.h⁻¹) × FC (cell.pMol⁻¹). La production en µC bactérien est calculée en utilisant le facteur de conversion 20 fgC/cellule (Lee & Fuhrman, 1987).

Limites

La méthode utilisée présente de nombreux avantages : simplicité des protocoles méthodologiques: expérimentaux, incubations de courtes durées, grande sensibilité des mesures, incorporation spécifique des bactéries aux concentrations utilisées. La validité des résultats passe cependant par la prise en compte de plusieurs phénomènes. Lors de cette étude, la vérification de la concentration de saturation et la calibration du taux d'incorporation en production cellulaire ont pu être effectuées. Il n'existe pas de calibration de ce type pour la zone d'étude. Torréton (1999) trouve un facteur de conversion sensiblement inférieur (0,7.10¹⁸ cell.mol⁻¹ de thymidine) dans le lagon de l'Astrolabe (Fidji). La détermination de ce facteur est liée à la réussite des cultures réalisées et nécessite un suivi sur 24 heures assez contraignant, c'est pourquoi il n'a pas été possible de réaliser plusieurs essais de ce type dans le cadre du DEA.

Traitements statistiques

2.4.1 Test-t sur populations hétéroscédastique

Le test de comparaison t considère deux populations normales de moyenne μ_1 et μ_2 et de variance commune σ^2 . Lorsque les variances s'avèrent inégales, il est préférable d'utiliser un test t modifié. Les formules de calcul utilisées se trouvent dans Scherrer (1984). Ce test a été appliqué sur les données de

sonde SEABIRD afin d'évaluer l'homogénéité de la colonne d'eau et donc la représentativité des prélèvements effectués à 3 m.

2.4.2 Coefficient de corrélation de rang de Spearman

Ce coefficient de corrélation non paramétrique permet de mettre en évidence toute relation monotone croissante ou décroissante entre deux variables quantitatives. Ce coefficient a été calculé pour déterminer le degré de liaison entre l'ordre des stations et les variables déterminées afin de tester la présence des gradients le long des radiales échantillonnées.

2.4.3 Régression linéaire par l'Axe majeur réduit (AMR)

Celle-ci est un cas particulier de régression linéaire. Elle permet de représenter la tendance de la liaison entre deux variables aléatoires par une droite unique, en faisant jouer un rôle symétrique à ces deux variables. Cette méthode a été appliquée pour toutes les relations mise en évidence dans le chapitre "Résultats". Les régressions sont effectuées à l'aide du programme de régression de modèle II avec tests de permutation (Legendre, 1994, http://www.fas.umontreal.ca/biol/casgrain/fr/labo/model-II.html). Toutes les régressions sont effectuées sur les Logarithmes Népériens des variables afin d'homogénéiser les variances.

3 Résultats - Discussion

L'objectif de cette étude est d'observer sur une large gamme de valeurs s'il est possible de mettre en évidence :

- Des relations entre nutriments, d'une part, et biomasse phytoplanctonique, biomasse bactérienne, production primaire et production bactérienne, d'autre part.
- Des changements qualitatifs des communautés phytoplanctoniques en fonction de la richesse du milieu.
- Et enfin, d'évaluer l'importance de la production bactérienne en fonction de la production primaire, et notamment l'éventuelle variation du rapport de la production bactérienne à la production primaire en fonction des conditions trophiques.

Pour cela, il est nécessaire de vérifier certaines hypothèses de départ : existence d'un degré d'eutrophisation supposé le long des radiales, et représentativité des prélèvements d'eau à 3 m sur la verticale.

3.1 Hypothèses de départ

3.1.1 Gradients trophiques le long des radiales suivies

La présence d'un gradient le long de chaque radiale a été testée en effectuant des corrélations de rang de Spearman (annexe 3). Dans l'ensemble, il existe une relation entre la distance de la station à la côte et les valeurs mesurées. Il existe ensuite des particularités suivant la variable prise en compte. Les corrélations sont moins souvent significatives pour les variables physico-chimiques, ce qui est vraisemblablement lié à la sensibilité des méthodes de mesure (les corrélations non significatives sont le plus souvent celles où les éléments nutritifs sont les moins abondants). Au contraire sur les variables biologiques où les mesures sont plus sensibles, les gradients d'eutrophisation se vérifient plus fréquemment. L'abondance bactérienne ne présente de variation significative le long des radiales que dans 2 cas sur 15. En effet, d'une part, cette variable est très contrôlée (variations d'un facteur 2,7 au maximum sur cette étude), d'autre part, la précision des comptages est inférieure à celle des autres variables biologiques.



Le choix des stations s'est fait dans le but d'obtenir une large gamme de valeurs pour répondre aux questions posées. Les résultats montrent que les choix effectués permettent de répondre à cette exigence, et les radiales mettent en évidence le plus souvent un gradient d'eutrophisation.

3.1.2 Représentativité des prélèvements à 3m

La représentativité des données déterminées à 3m a été testée sur les mesures de chlorophylle *a in situ*. Les moyennes de chlorophylle *a* obtenues sur l'ensemble de la colonne d'eau (sauf pour les stations Océan et M12 où l'analyse a été limitée aux 30 premier mètres) présentent un coefficient de variation moyen de 18%. Ainsi, la colonne d'eau semble, en moyenne, relativement homogène. Pour tester cette homogénéité, et donc la représentativité des prélèvements effectués à 3m de profondeur, un test de comparaison de moyenne (test-*t* modifié) a été appliqué sur les moyennes de la tranche 2-4 m et sur celles de l'ensemble de la colonne sur les 79 profils où les moyennes de 2 à 4 m sont disponibles (annexe 4). La normalité des données a été vérifiée au préalable pour l'ensemble des profils. Les données de la tranche 2-4 m ne présentent pas toujours une normalité parfaite mais le test-t présente l'avantage d'être suffisamment robuste pour s'appliquer à des données s'en écartant (Scherrer, 1984). Les résultats du test montrent que la tranche 2-4 m ne donne pas une moyenne différente de la colonne d'eau complète (au seuil 0,01) dans 25 cas. Elle est supérieure dans 16 cas et inférieure dans 38 cas (voir figure 8).

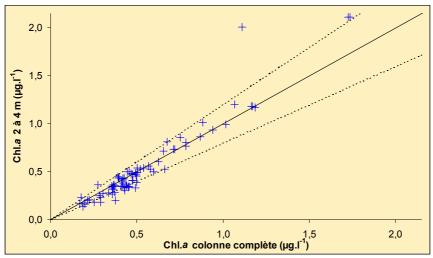


Figure 8 : moyenne de la chlorophylle a dans la tranche 2-4m en fonction de la moyenne dans la colonne d'eau. La droite en trait plein représente la pente 1 :1 (2-4m = colonne). Les droites en pointillés figurent des différences de \pm 20%.

Ces écarts sont toutefois assez modérés en moyenne. En effet, la moyenne dans la colonne 2-4m représente 0,83 fois la moyenne dans la colonne d'eau sur les profils sous estimés et 1,17 fois la moyenne dans la colonne d'eau sur les profils sur estimés. La figure 9 présente trois profils représentatifs des trois situations.



Le test réalisé sur les moyennes de chlorophylle a in situ dans la tranche 2-4 m et dans la colonne d'eau complète, montre que les prélèvements effectués à 3 m sont représentatifs de la colonne d'eau à \pm 20%.

3.2 Etendue des conditions trophiques

3.2.1 Variables physico-chimiques

L'ensemble des nutriments minéraux dissous mesurés au cours de cette étude montre des valeurs très faibles (figure 10). Un quart des mesures de phosphates (22/88) se situe sous les limites de détection. Ceci peut aussi s'observer pour les données de nitrate où deux valeurs sont situées sous la limite de détection. Les rapports N/P (ne tenant pas compte des valeurs sous la limite de détection) sont dans l'ensemble inférieurs au rapport molaire de Redfield (C/N/P=106/16/1 Redfield, 1958). Ceci suggère que le premier facteur limitant les communautés planctoniques pourrait être l'azote.

3.2.2 Variables biologiques

Comme pour les nutriments, les valeurs des variables biologiques sont le plus souvent très faibles (figure 11). La biomasse bactérienne se répartit sur une gamme de valeurs réduite. La biomasse bactérienne très homogène comparée aux valeurs de production bactérienne suggère un fort contrôle par

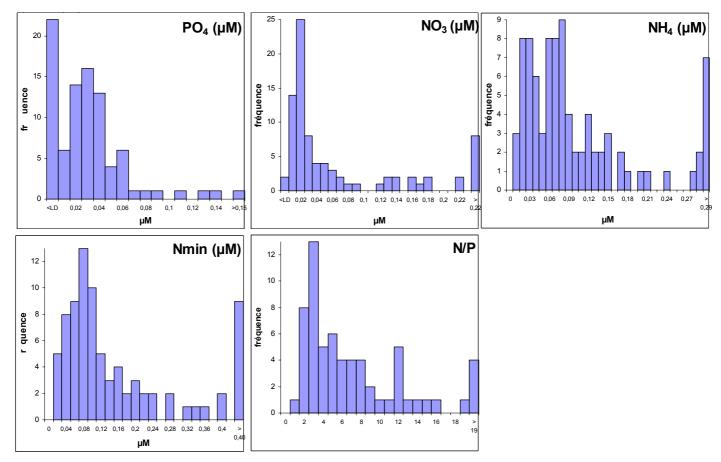


Figure 10 – Distributions des variables physico-chimiques. PO₄: phosphate (μ M), NO₃: nitrate (μ M), NH₄: ammonium (μ M), Nmin: azote minéral dissous (μ M). <LD: concentration inférieure aux limites de détection.

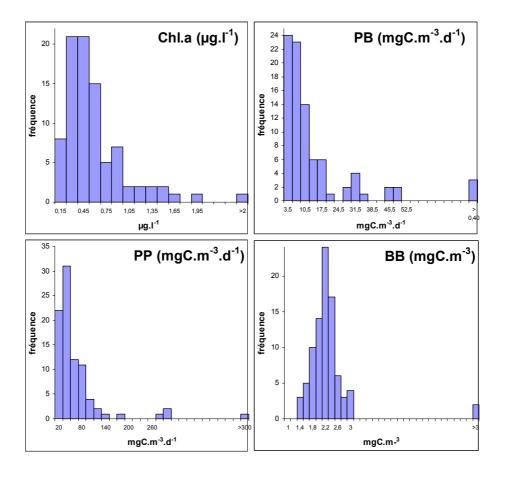


Figure 11 – Distributions des variables biologiques. Chl. a: chlorophylle a (µg.1⁻¹), PB: production bactérienne (mgC.m⁻³.d⁻¹), PP: production primaire (mgC.m⁻³.d⁻¹), BB: biomasse bactérienne (mgC.m⁻³).



Les conditions observées, dans l'ensemble plutôt oligotrophes, peuvent s'expliquer, tout d'abord, par les conditions climatologiques régnant lors de la période d'échantillonnage.

Les vents relevés pendant cette période ont été très contrastés (Annexe 5). Le début de l'échantillonnage a été marqué par des vents plutôt orientés ENE. Après le passage de la dépression tropicale forte SOSE (06/04/01 au 10/04/01), les vents se sont orientés SSE. La circulation lagonaire est commandée principalement par les vents (Douillet, 1998). Ainsi, des vents orientés à l'Est ont tendance à faire remonter les eaux oligotrophes océaniques par le Sud du lagon, avec des vitesses d'autant plus importantes que les vents sont forts (annexes 6, 7, et 8).

Enfin notre période d'échantillonnage coïncide avec une période d'appauvrissement (nutriments et chlorophylle *a*) déjà observée entre mars et mai (Bujan 2000)¹. Cette phase correspond à une saison de transition entre la saison chaude et humide et la saison hivernale.

¹ Sur des données mensuelles du programme ECOTROPE de 1997 et 1998

3.3 Réponses aux objectifs de l'étude

3.3.1 Relations entre variables planctoniques et nutriments

Le premier objectif était de mettre en évidence d'éventuelles relations entre variables biologiques et les éléments nutritifs. Pour cela, nous avons établi des corrélations entre les différentes variables indicatrices des peuplements planctoniques primaires et bactériens et les éléments nutritifs (tableau 2).

Tableau 2 – Coefficients de corrélation et degrés de signification des relations entre variables biologiques et nutriments minéraux dissous.

n : nombre de données Chl. a : chlorophylle a (µg.l⁻¹). PP : production primaire (mgC.m⁻³.d⁻¹). PB : production bactérienne (mgC.m⁻³.d⁻¹). Nbact : abondance bactérienne (10^6 cell.ml⁻¹). µ : taux de croissance bactérien (0^{-1}). NO₃ (µM) est la somme des nitrates et nitrites. Nmin (µM) : N minéral dissous est la somme des nitrates et de l'ammonium. Toutes les variables sont transformées en Log Népérien. *** : p < 0.001, * : p < 0.05, NS : Non Significatif

	PO ₄		NO_3		NH ₄		Nmin	l
	r	n	r	n	r	n	r	n
Chl.a	0,6227 ***	58	0,7612 ***	78	0,6892 ***	79	0,7566 ***	79
PP	0,4266 ***	65	0,4158 ***	82	0,4556***	86	0,4818***	83
PP/Chl.a	$0,\!0461~^{\rm NS}$	57	$0,114$ NS	76	$0{,}0678~^{\rm NS}$	77	$0,\!0224~^{\rm NS}$	77
PB	0,4961 ***	61	0,5817 ***	77	0,5547 ***	81	0,6601 ***	78
Nbact	$0.1838~^{\rm NS}$	61	0,2739 *	79	$0{,}1234~^{\mathrm{NS}}$	83	0,1791 ^{NS}	80
μ	0,4947 ***	56	0,5154 ***	72	0,5179 ***	76	0,6308 ***	73

Producteurs primaires

La chlorophylle a (indicatrice de la biomasse phytoplanctonique) et la production primaire sont corrélées de manière très hautement significative (p < 0,001) avec tous les éléments nutritifs. Les corrélations globales ne permettent toutefois pas de déterminer quel est le premier élément **Extensionality des la production** primaire sont corrélations globales ne permettent toutefois pas de déterminer quel est le premier élément **Extensionality des la production** primaire sont corrélations globales ne permettent toutefois pas de déterminer quel est le premier élément **Extensionality des la production** primaire sont corrélations globales ne permettent toutefois pas de déterminer quel est le premier élément **Extensionality des la production** primaire sont corrélations globales ne permettent toutefois pas de déterminer quel est le premier élément **Extensionality des la production** primaire sont corrélations globales ne permettent toutefois pas de déterminer quel est le premier élément **Extensionality des la production** primaire sont corrélations que la production primaire sont corrélation que la production primaire sont corrélation primaire sont corrélation primaire sont corrélation primaire sont correlation primaire de la production primaire sont correlation primaire primaire primaire sont correlation primaire sont correlation primaire sont correlation primaire sont correlati

Tableau 3 – Coefficients de corrélations et leur degré de signification. Les symboles utilisés sont les mêmes qu'en tableau 2. les variables sont transformées en Log Népérien.

	PO ₄	NO_3	NH_4	Nmin
PO ₄	1	0,605 ***	0,592 ***	0,617 ***
NO_3		1	0,773 ***	0,917 ***
$\mathrm{NH_4}$			1	0,957 ***
Nmin				1

Les corrélations partielles ont donc été déterminées entre les variables chlorophylle *a*, production primaire et les nutriments (tableau 4). La Chl.*a* ou la PP ne sont plus significativement reliées à PO₄, lorsque la variance due à l'azote minéral dissous est retirée. Inversement, les corrélations entre Chl.*a* ou PP et l'azote minéral dissous restent très hautement significatives lorsque la variance due au PO₄ est retirée.

Tableau 4– Degré de signification des corrélations partielles entre chlorophylle *a* ou production primaire et phosphate et azote minéraux dissous. Les symboles utilisés sont les mêmes qu'en tableau 2. Les variables sont transformées en Log Népérien.

	PO ₄	Nmin
Chl.a	NS	P<0,001
PP	NS	P<0,001



Les corrélations observées globalement entre le phosphore et les variables Chl.a et PP sont en fait dues à la corrélations entre PO₄ et l'azote minéral.

Le rapport $\frac{PP}{Chl.a}$ (indicateur du taux de croissance du phytoplancton) n'est corrélé à aucun élément

nutritif, ce qui peut *a priori* sembler paradoxal. Ce point sera rediscuté après l'examen des caractéristiques de taille du phytoplancton en fonction des conditions du milieu.



En conclusion, la production primaire et la chlorophylle *a* sont bien reliées à l'azote minéral dissous, ce qui suggère un éventuel contrôle par l'azote. Ce phénomène est en accord avec les rapports N/P – minéraux dissous - bien inférieurs au rapport de Redfield.

Les droites de régression de modèle II des variables phytoplanctoniques en fonction de l'azote minéral dissous (Ln, µg.l⁻¹) sont les suivantes :

Variable	pente	IC 95%	ordonnée à l'origine	IC 95%
Ln Chl.a (µg.l ⁻¹)	0,60	0,52-0,70	0,30	0,12-0,50
$Ln PP (mgC.m^{-3}.d^{-1})$	0,81	0,67-0,98	5,25	4,96-5,61

IC 95%: Bornes de l'intervalle de confiance au seuil 0,05

Populations bactériennes

La production bactérienne et le taux de croissance bactérien sont corrélés de manière très hautement significative avec les éléments nutritifs minéraux dissous (tableau 2). La biomasse bactérienne n'est significativement corrélée qu'avec les nitrates. Comme pour la production primaire, certaines de ces corrélations peuvent être dues aux corrélations respectives des variables explicatives entre elles. Il est donc nécessaire d'effectuer de nouveau les corrélations partielles entre les variables caractéristiques des populations bactériennes et les nutriments.

Comme pour le phytoplancton, la production bactérienne et le taux de croissance bactérien ne sont corrélés qu'à l'azote minéral dissous lorsque la variance due au PO₄ est retirée (tableau 5).

Tableau 5 – Degré de signification des corrélations partielles entre production bactérienne ou taux de croissance bactérien et phosphates et azote minérale. Les symboles utilisés sont les mêmes qu'en tableau 2 Les variables sont transformées en Log Népérien.

	PO ₄	Nmin
PB	NS	P < 0,001
μ	NS	P < 0,001

Toutefois, comme les bactéries utilisent pour une part importante la matière organique issue de l'activité phytoplanctonique, les corrélations partielles entre bactéries, d'une part, et variables phytoplanctoniques et Nmin d'autre part ont été calculées (tableaux 6 et 7).

Tableau 6 – Degré de signification des corrélations partielles entre Production Bactérienne ou Taux de croissance bactérien et azote minéral et chlorophylle *a*. Les symboles utilisés sont les mêmes qu'en tableau 2. Les variables sont transformées en Log Népérien.

	Nmin	Chl.a
PB	P<0,001	NS
μ	NS	NS

Tableau 7 – Degré de signification des corrélations partielles entre Production Bactérienne ou Taux de croissance bactérien et azote minéral et production primaire. Les symboles utilisés sont les mêmes qu'en tableau 2. Les variables sont transformées en Log Népérien.

	Nmin	PP
PB	P < 0,001	P<0,001
μ	P < 0,001	NS

Les corrélations partielles montrent qu'une part importante de la variance de la production bactérienne est due à la production primaire (et non à la biomasse phytoplanctonique), mais que la corrélation avec l'azote minéral reste très hautement significative



En conclusion, l'activité bactérienne semble donc plutôt liée à la fois à l'azote minéral dissous et à la production phytoplanctonique. L'absence de relation significative (à l'exception d'un lien plus faible avec NO₃) entre biomasse bactérienne et éléments nutritifs, alors que la production ou le taux de croissance leurs sont très liés, suggère un contrôle sévère de type descendant, vraisemblablement par la prédation, à l'inverse de ce qui est observé pour le phytoplancton.

3.3.2 Changements qualitatifs en fonction des conditions trophiques

Le second objectif de l'étude était de mettre en évidence d'éventuels changements qualitatifs des communautés phytoplanctoniques en fonction de la richesse du milieu.

Ces éventuels changements qualitatifs ont été abordés à partir de fractionnements de taille ($2 \mu m$ correspond à la limite arbitrairement attribuée entre pico- et nano-plancton) et de l'abondance du picophytoplancton.

• Contributions du nanophytoplancton à la biomasse et à l'activité totale

Le pourcentage de chlorophylle a dans la fraction $> 2\mu m$ et le pourcentage de production primaire dans la fraction $> 2\mu m$ sont corrélés de manière très hautement significative avec les nitrates, l'ammonium et l'azote minéral, de manière hautement significative avec le phosphate (tableau 8).

Tableau 8 – Coefficients de corrélations et leur degré de signification entre proportions de la chlorophylle a ou la production primaire $> 2~\mu m$. Chl. $a\% > 2\mu m$: pourcentage de chlorophylle a dans la fraction $> 2\mu m$. PP $\%>2\mu m$: pourcentage de production primaire dans la fraction $> 2\mu m$. Les autres symboles utilisés sont les mêmes qu'en tableau 2. les variables sont transformées en Log Népérien.

	P	O_4	N	O_3	N	H_4	Nı	nin
	r	n	r	n	r	n	r	n
Chl.a % > 2μm	0,5338 **	29	0,6376***	38	0,6168***	39	0,6713***	38
$PP \% > 2\mu m$	0,5380**	29	0,6064***	38	0,5388***	39	0,623***	38

Comme précédemment, les corrélations partielles montrent que les pourcentages des fractions $> 2\mu m$, que ce soit pour la biomasse chlorophyllienne ou la production primaire, augmentent significativement avec l'azote minéral dissous lorsque la variance due au PO_4 est retirée (tableau 9).

Tableau 9 – Degré de signification des corrélations partielles entre proportions de la chlorophylle a ou la production primaire > 2 μm et phosphate et azote minéraux dissous. Les symboles utilisés sont les même qu'en tableaux 2 et 8. Les variables sont transformées en Log Népérien.

	PO_4	Nmin
Chl.a % >2μm	NS	P<0,01
PP % >2 μm	NS	P<0,01



Les changements quantitatifs observés - augmentation de la chlorophylle *a* et de la production primaire totales – s'accompagnent de changements qualitatifs importants : les contributions du nanophytoplancton à la biomasse et à la production primaire totales augmentent très significativement avec la concentration en azote minéral dissous.

• Abondance des principaux organismes du picophytoplancton

Les dénombrements en cytométrie de flux montrent que les abondances des *Prochlorococcus* décroissent de manière très hautement significative avec tous les éléments nutritifs (tableau 10). Les corrélations partielles (tableau 11) suggèrent que seul l'azote minéral dissous est déterminant pour cette décroissance.

Les abondances des *Synechococcus* ne montrent pas de lien significatif avec PO₄, NH₄ et Nmin, mais augmentent avec NO₃ (tableau 10).

Les abondances des picoeucaryotes ne montrent pas de corrélation significative avec NH₄ et Nmin, mais augmentent avec NO₃ et PO₄ (tableau 10). Les corrélations partielles (tableau 11) suggèrent que les abondances de picoeucaryotes sont plutôt déterminées par le phosphore.

Tableau 10 – Coefficients de corrélation et degrés de signification des relations entre les groupes picophytoplanctonique et les éléments nutritifs. Les symboles utilisés sont les mêmes qu'en tableau 2. Les variables sont transformées en Log

Népérien.	P	PO ₄		NO ₃		NH ₄		Nmin	
	r	n	r	n	r	n	r	n	
Prochlorococcus	-0,441***	66	-0,684***	84	-0,619***	88	-0,751***	84	
Synechococcus	0,135NS	66	0,292**	84	0,089NS	88	0,198NS	84	
Picoeucaryotes	0,498***	66	0,405***	83	0,085NS	83	0,237NS	83	

Tableau 11 – Degré de signification des corrélations partielles entre *Prochlorococcus* ou picoeucaryotes et phosphates et azote minéral. Les symboles utilisés sont les mêmes qu'en tableau 2. Les variables sont transformées en Log Népérien.

	PO_4	Nmin
Prochlorococcus	NS	P < 0,001
Picoeucaryotes	P < 0,01	NS



Des changements importants de la composition des communautés picophytoplanctoniques sont bien observés pour des concentrations croissantes en éléments nutritifs. L'abondance en *Prochlorococcus* décroît avec l'eutrophie du milieu, alors que les *Synechococcus* et les picoeucaryotes augmentent respectivement avec les concentrations en nitrates et en phosphates.

Ces tendances antagonistes entre abondances des *Prochlorococcus* et des *Synechococcus* en fonction des concentrations en éléments nutritifs sont en accord avec celles observées dans le Pacifique (Blanchot & Rodier, 1996) et l'Atlantique tropical (Partensky *et al.* 1996) ainsi qu'en milieux côtiers tropicaux (Charpy & Blanchot, 1998; Crosbie & Furnas, 1999). Ces tendances sont généralement interprétées comme étant dues aux taux de croissance maxima moins élevés chez *Prochlorococcus* que chez *Synechococcus* ainsi qu'à une photoadaptation à de faibles énergies lumineuses (Partensky *et al.* 1996, Furnas & Crosbie, 1999). Les avantages compétitifs que *Prochlorococcus* peut avoir en conditions d'oligotrophie extrême ne lui permettent pas de dominer en milieu plus eutrophes.

 Contribution des principaux organismes du picophytoplancton à la biomasse phytoplanctonique totale

La contribution de chacun de ces groupes picophytoplanctoniques à la biomasse phytoplanctonique totale peut être évaluée par le rapport de leurs abondances respectives à la chlorophylle *a* totale. Tous les rapports décroissent de manière très hautement significative avec l'azote minéral dissous (tableau

Tableau 12 — Coefficients de corrélation, degrés de signification des relations entre rapports abondances picophytoplanctoniques/Chlorophylle a et Nmin. Nmin (μ M): N minéral dissous est la somme des nitrates et de l'ammonium. Proc.: Prochlorococcus, Syn.: Synechococcus, Picoeuk: picoeucaryotes. ***: p < 0.001, NS: non significatif.

	r	n
Proc. / Chl. a	-0,823***	78
Syn. / Chl.a	-0,659***	78
Picoeuk. / Chl.a	-0,645***	77



Une diminution très hautement significative de la contribution de la fraction picoplanctonique à la biomasse chlorophyllienne totale est bien observée pour des concentrations croissantes en éléments nutritifs minéraux. Cette décroissance est en accord avec l'augmentation des contributions du nanoplancton (> 2 µm) pour des conditions trophiques croissantes.

Les profonds changements qualitatifs mis en évidence pourraient expliquer l'augmentation de la chlorophylle *a* en fonction des concentrations en azote minéral dissous (cf. § 3.3.1.). En effet, l'augmentation de la biomasse phytoplanctonique >2µm avec la concentration en azote minéral dissous suggère, soit un contrôle faible de cette fraction par les prédateurs, soit un taux de croissance bien supérieur à celui de la communauté totale.

Un test d'égalité des espérances sur le rapport PP/Chl.a (indicateur du taux de croissance du phytoplancton) montre qu'il est, en fait, inférieur pour la fraction > 2μm que pour la fraction < 2μm². Ceci suggère que le nanoplancton (>2μm) ne devient pas dominant en raison d'un taux de croissance plus élevé. L'hypothèse la plus vraisemblable est celle d'un échappement de la prédation.

Conclusion: Nous avons pu mettre en évidence (dans nos conditions expérimentales) que l'enrichissement du milieu peut induire des changements qualitatifs importants des communautés phytoplanctoniques. Ces changements, et en particulier de classes de taille, ont probablement des conséquences notables sur les organismes contrôlant ces communautés et donc sur le réseau trophique planctonique dans son ensemble.

3.3.3 Importance de la production bactérienne comparée à la production primaire

A l'opposé des systèmes oligotrophes où les bactéries hétérotrophes sont considérées comme des compétiteurs efficaces du phytoplancton pour les éléments nutritifs (Kirchman, 1994), les bactéries hétérotrophes pourraient augmenter l'eutrophisation des milieux côtiers soumis à des apports extérieurs en matière organique, en conduisant à la libération d'une partie des éléments nutritifs contenus dans celle-ci. Une possibilité d'évaluer cette hypothèse sur le lagon de Nouméa est de comparer la production bactérienne à la production primaire. Si cette hypothèse est vérifiée, la production bactérienne devrait augmenter proportionnellement plus que la production primaire dans des conditions trophiques croissantes. La demande bactérienne en carbone (production bactérienne/efficacité de croissance) devrait ainsi atteindre, voire dépasser la production primaire aux sites les plus eutrophes³.

Production bactérienne en pourcentage de la production primaire

-

² En admettant que le rapport carbone/Chl.a du phytoplancton est identique dans les fractions supérieure et inférieure à 2μm.

³ La production primaire benthique, essentiellement consommée au niveau des sédiments (Clavier & Garrigue, 1999), n'est pas susceptible d'alimenter significativement la production bactérienne planctonique.

La figure 12 présente les distributions du rapport PB/PP (en %). En moyenne, la production bactérienne représente 32% de la production primaire toutes stations confondues (seules trois valeurs non présentées dans la distribution excèdent 100% : 140, 267 et 321 %).

Ce rapport PB/PP, communément utilisé pour caractériser un flux potentiel entre le compartiment bactérien et le phytoplancton, n'est pas particulièrement élevé comparé aux données de la littérature, même en milieu océanique (revue de Ducklow et Carlson, 1992).

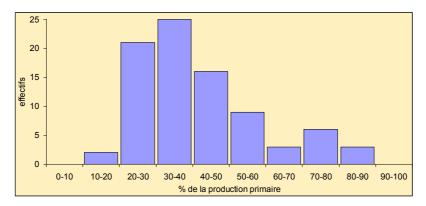


Figure 12 – Production bactérienne exprimée en pourcentage de la production primaire. Trois valeurs supérieures à 100% ne sont pas représentées

L'efficacité de croissance du bactérioplancton n'a pu être déterminée au cours de cette étude⁴. En utilisant la valeur moyenne de 22 % déterminée dans les eaux océaniques et côtières (revue de Del Giorgio et Cole, 1998), la demande bactérienne en carbone (DBC) serait supérieure à la production primaire (particulaire car nous n'avons pas mesuré la production dissoute) dans 70 % des cas. En utilisant la valeur moyenne de 34% déterminée en milieu estuarien (Del Giorgio et Cole, 1998), la DBC serait supérieure à la production primaire dans seulement 40% des cas.

Il est clair que, faute de mesures directes dans ce milieu, la demande bactérienne en carbone est trop dépendante du rendement de croissance adopté pour évaluer si elle dépasse la production primaire.

La relation entre productions bactérienne et primaire devrait permettre de préciser si la production bactérienne augmente proportionnellement plus que la production primaire dans des conditions trophiques croissantes.

-

⁴ Elle peut être déterminée en comparant décroissance du carbone organique dissous (COD) et augmentation de la biomasse bactérienne dans les cultures utilisées pour étalonner incorporation de thymidine et production bactérienne. Les échantillons collectés pour le dosage du COD dans ces cultures (cf. méthodologie) n'ont toutefois pu être encore dosés.

• Relation entre productions bactérienne et primaire dans des conditions trophiques croissantes

Nous avons vu que les corrélations partielles entre production bactérienne, d'une part, et azote minéral

et production primaire d'autre part, montraient qu'une part importante de la variabilité de la production

bactérienne pouvait s'expliquer par la production primaire (§ 3.3.1). Cette corrélation entre production

bactérienne et production primaire permet également de comparer leurs augmentations respectives dans

des conditions trophiques croissantes.

La figure 13 présente la régression linéaire de modèle II entre production bactérienne et production primaire. Certains points, ne suivant pas la tendance générale de la régression ont été enlevés du calcul (la relation est très hautement significative même avec ces radiales). Ils correspondent à trois radiales bien identifiées (« baie de Dumbéa » 17/04/01, « grande rade » 19/04/01, « baie de Sainte-Marie » 24/04/01) sans que l'on puisse comprendre pour l'instant pourquoi ces valeurs s'écartent de la tendance générale. Pour toutes les autres stations (n = 69), la corrélation est très hautement significative (r = 0,89). D'après l'intervalle de confiance (0,88-1.10), la pente n'est pas significativement différente de 1.

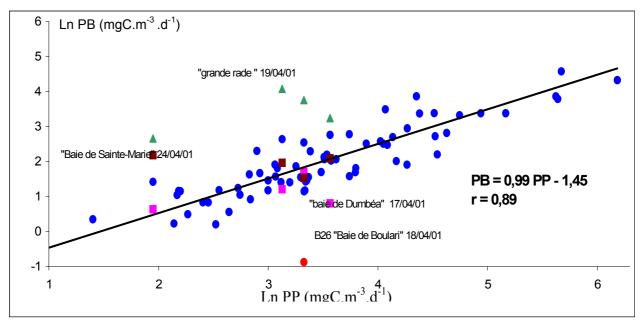


Figure 13 – Régression linéaire de modèle II entre log Népériens de la production bactérienne et de la production primaire.



En d'autres termes, les données obtenues au cours de ce travail ne montrent pas une augmentation plus rapide de la production bactérienne que de la production primaire dans des conditions trophiques croissantes. On ne peut donc pas mettre en évidence un effet direct des apports extérieurs sur l'activité bactérienne et donc un effet accélérateur des bactéries sur l'eutrophisation du lagon SO de Nouméa dans les conditions rencontrées.

4 Conclusions et perspectives

Parmi les approches possibles pour évaluer les effets des apports nutritifs sur les communautés planctoniques, deux sont abordés par l'UR Camelia : (1) Etablir in vitro la réponse à des additions de nutriments et (2) établir s'il est possible de mettre en évidence des relations in situ entre nutriments, d'une part, et biomasses et productions phytoplanctonique et bactérienne, d'autre part. Cette deuxième approche constituait le **premier objectif** de ce travail.

Les corrélations très hautement significatives entre chlorophylle a, production primaire, production bactérienne et taux de croissance bactérien, d'une part, et azote minéral dissous, d'autre part, suggèrent que l'azote minéral dissous est le facteur le plus déterminant dans l'enrichissement trophique des eaux lagonaires de la zone étudiée.

L'absence d'augmentation de l'abondance bactérienne peut être interprétée par un contrôle descendant étroit sur les bactéries, très probablement par la prédation. A l'opposé, l'absence d'augmentation du taux de croissance phytoplanctonique suggère que l'augmentation de la biomasse phytoplanctonique totale avec les concentrations en azote est plutôt due à un faible contrôle descendant sur ces organismes. Les changements de communautés, et notamment de taille, sont vraisemblablement, à l'origine de ce déplacement de l'équilibre entre production et consommation du phytoplancton. Cette hypothèse est en accord avec les taux de croissance plus faibles pour le phytoplancton de taille > 2 µm, suggérant que l'accroissement des plus grosses cellules ne vient pas d'un avantage physiologique.

Ces relations statistiques, si elles n'expriment pas une causalité, sont en bon accord avec plusieurs phénomènes : tout d'abord, les rapports N/P minéraux dissous sont inférieurs au rapport 16 de Redfield, ce qui suggère que le premier facteur potentiellement limitant est l'azote. Ensuite, les réponses des communautés à des enrichissements en N,P et C ont montré sans ambiguïté l'effet prédominant de l'azote (Nov. 2000, non publié). Enfin, le temps de renouvellement du phosphate varie de 9 à 74 h (Nov. 2000, non publié). Ces temps relativement longs suggèrent en effet que le phosphate ne limite pas les communautés planctoniques. Il va de soi que l'hypothèse d'un effet prédominant de l'azote ne peut s'appliquer aux masses d'eau où les concentrations en PO₄ étaient indétectables avec la méthodologie employée (1/4 des valeurs).

Le **deuxième objectif** était de mettre en évidence d'éventuels changements qualitatifs des communautés phytoplanctoniques en fonction de la richesse du milieu. Les effets quantitatifs des concentrations en azote minéral dissous s'accompagnent d'importants changements qualitatifs. D'une part, la fraction nanoplanctonique de la chlorophylle *a* et de la production primaire augmente avec les apports nutritifs. D'autre part, la contribution des organismes picoplanctoniques (*Prochlorococcus*, *Synechococcus* et

picoeucaryotes) à la biomasse totale diminue très significativement avec les concentrations en azote minéral dissous.

Ces changements qualitatifs peuvent avoir des conséquences importantes en terme de flux vers les organismes supérieurs. Les prédateurs du picoplancton ne sont en effet pas les mêmes que ceux du nanoplancton.

En supposant que le picoplancton nécessite deux étapes de prédations avant d'arriver au microzooplancton et que le nanoplancton peut être directement consommé par le microzooplancton il est possible de schématiser les flux de la production primaire vers le microzooplancton ainsi (Fig. 13):

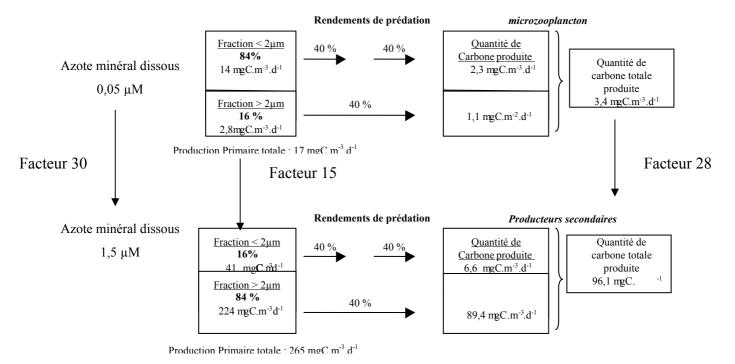


Figure 13 : Flux de carbone estimés dans deux situations trophiques contrastées du lagon SW. Les valeurs d'azote minéral dissous correspondent à la gamme rencontrée au cours de cette étude. La production primaire totale est estimée à partir de l'équation la reliant à l'azote minéral dissous. Les pourcentages de production > 2 µm sont estimés par l'équation les reliant à l'azote minéral dissous. On admet un rendement de 40% à chaque étape de prédation.

Ainsi, pour une concentration en Nmin 30 fois plus importante, la production primaire totale augmente d'un facteur 15. Toutefois, cette production est réalisée à 16% par du nanophytoplancton au site le plus pauvre et à 84 % par du nanophytoplancton au site le plus eutrophe. En raison du nombre d'étape de prédations supérieur pour le picoplancton, le carbone produit par les niveaux supérieurs du réseau trophique sera plus important (un facteur 28 ici, pour le microzooplancton) que ne le laisse supposer la production primaire totale.

Bien que les relations au sein des communautés picophytoplanctoniques soient sûrement beaucoup plus complexes que celles représentées ici, ce schéma montre l'importance de tenir compte des classes de taille phytoplanctoniques et, *a fortiori*, de la composition des peuplements pour évaluer l'impact réel des enrichissements en éléments nutritifs.

Les principaux facteurs de structuration des communautés planctoniques considérés au cours de cette étude sont les macronutriments comme l'azote et le phosphore minéral, mais d'autres auraient pu être pris en compte. Ainsi, les silicates ont une influence reconnue sur les communautés phytoplanctoniques (Cloern, 2001). De même, les micronutriments comme le fer, considéré comme un élément limitant dans certaines régions océaniques oligotrophes (Loukos *et al.* 1997) peuvent être déterminants. Les peuplements du lagon de Nouvelle-Calédonie ne sont cependant probablement pas limités par le fer, en raison des caractéristiques minières du continent. A l'opposé, le cortège des métaux associés aux minerais pourrait avoir une influence dans la structuration des communautés planctoniques. Une des actions de recherche de l'UR CAMELIA a pour objectif de prendre en compte le rôle des bactéries dans l'intégration des métaux dans la chaîne alimentaire.

Le **dernier objectif** était de comparer production bactérienne et production primaire et, en particulier, d'évaluer si la production bactérienne augmente de manière plus importante que la production primaire dans un gradient d'eutrophisation. L'intérêt de l'étude des relations entre production bactérienne et production primaire est en effet la détermination d'un seuil de basculement entre la compétition des bactéries avec le phytoplancton pour les ressources limitantes (situation oligotrophe) et l'aggravation de l'eutrophisation par les bactéries, insérant la matière organique allochtone dans le réseau trophique.

Ce travail ne permet pas de mettre en évidence un effet direct des apports extérieurs sur l'activité bactérienne et donc un effet accélérateur des bactéries sur l'eutrophisation du lagon SW de Nouméa dans les conditions rencontrées.

Toutefois, l'étendue de notre période d'échantillonnage a mis en évidence une forte variabilité des processus à court terme. En effet, les populations planctoniques évoluent sur des échelles de temps et d'espace variées en réponse aux processus physiques et biologiques. Les conditions d'eutrophisation observées au cours de cette étude peuvent être bien supérieures (d'au moins un facteur 3 pour la production bactérienne, données de Nov. 1999 non publiées) et l'étude des relations entre processus bactériens et phytoplanctoniques devrait être poursuivie dans ces situations plus eutrophes.

La forte variabilité à petite échelle des processus étudiés ici suggère dans tous les cas que la mise en évidence d'une saisonnalité nécessite de hautes fréquences d'acquisition et la compréhension de cette variabilité à court terme.

Bibliographie 32

5 Bibliographie

Blanchot J, Rodier M (1996) Picophytoplankton abundance and biomass in the western tropical Pacific Ocean during the 1992 El Niño year: results from flow cytometry. *Deep - Sea Res.* **43**: 877-895

- Bell PRF (1992). Eutrophication and Coral Reefs Some Examples in the Great Barrier Reef Lagoon. *Water Res.* **26**: 553-568
- Bujan S (2000) Modélisation Biogéochimique du cycle du carbone et de l'azote dans les écosystèmes côtiers tropicaux sous influences terrigène et anthropique, application au lagon de Nouméa (Nouvelle-Calédonie). *Thèse de doctorat de l'Université d'Aix Marseille II. 204 pp.*
- Campbell L, Nolla HA, Vaulot D (1994) The importance of *Prochlorococcus* to community structure in the central North Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.* **39** : 954-961
- Charpy L, Blanchot J (1998). Photosynthetic picoplankton in French Polynesian atoll lagoons: estimation of taxa contribution to biomass and production by flow cytometry. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **152**: 67-70
- Clavier J, Garrigue C (1999) Annual sediment primary production and respiration in a large coral reef lagoon (SW New Caledonia) *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **191** : 79-89
- Cloern JE (2001) Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **210**: 223-253
- Crosbie ND, Furnas MJ (1999) Abundance and distribution of photosynthetic prokaryotic in shelf waters of the Great Barriers Reef, Australia. *Bull. Inst. Océanogr., Monaco.* **19**: 377-385
- Del Giorgio P, Cole JJ (1998) Bacterial growth efficiency in natural aquatic systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **29**: 503-541
- Douillet P (1998) Tidal dynamics of the south-west lagoon of New Caledonia : observations and 2D numerical modelling. *Oceanol. Acta.* **21** : 69-79
- Ducklow HW, Carlson CA (1992) Oceanic bacterial production. Adv. Microb. Ecol. 12: 113-181
- Ducklow HW; Kirchman DL, Quinby HL (1992). Bacterioplankton cell growth and macromolecular synthesis in seawater cultures during the North Atlantic Spring phytoplankton bloom, May, 1989. *Microb. Ecol.* **24**: 125-144
- Dufour P, Berland B (1999) Nutrient control of phytoplanktonic biomass in atoll lagoons and Pacific Ocean waters : studies with factorial enrichment bioassays. *Est. Coast. Shelf Sci.* **234** :147-166
- Furnas M, Crosbie ND (1999) *In situ* growth dynamics of the photosynthetic prokaryotic picoplankters *Synechococcus* and *Prochlorococcus*. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*. **19**: 387-417
- Jeffrey SW, Humphrey GF (1975) New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c₁ and c₂ in algae, phytoplankton and higher plants. *Biochem. Physiol. Pflanz.* **167**: 191-194
- Kérouel R, Aminot A (1997) Fluorometric determination of ammonia in sea and estuarine waters by direct segmented flow analysis. *Mar. Chem.* **57** : 265-275
- Kirchman DL (1994) The uptake of inorganic nutrients by heterotrophic bacteria. *Microb. Ecol.* 28: 255-271
- Lee S, Fuhrman JA (1987) Relationship between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton. *Appl. Environ. Microbiol.* **53**: 1298-1303

Bibliographie 33

Legendre L., Rassoulzadegan F (1995) Plankton and nutrient dynamics in marine waters. Ophelia 41:153-172

- Lorenzen CJ (1966) A method for the continuous measurement of *in vivo* chlorophyll concentration. *Deep-Sea Res.* **13**: 223-227
- Loukos H, Frost B, Harrison DE, Murray JW (1997) An ecosystem model with iron limitation of primary production in the equatorial Pacific at 140°W. *Deep-Sea Res.* 44: 2221-2249
- Marie D, Partensky F, Jacquet S, Vaulot D (1997) Enumeration and cell cycle analysis of natural populations of marine picoplankton by flow cytometry using the nucleic acid stain SYBR Green I. *Appl. Environ. Microbiol.* **63**: 186-193
- Murphy J, Riley JP (1962) A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. Anal. Chim. Acta. 27: 31-36
- Partensky F, Blanchot J, Lantoine F, Neveux J, Marie D (1996) Vertical structure of picophytoplankton at different trophic sites of the tropical NE Atlantic Ocean. *Deep-Sea Res.* **43**: 1191-1213
- Porter KG, Feig YS (1980) The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.* **25**: 943-948
- 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. *Mar Ecol. Prog. Ser.* **104**: 347-351
- Redfield AC (1958) The biological control of chemical factors in the environment. American Sciences. 4: 205-221
- Sieburth JMcN, Smetacek V, Lenz J (1978) Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationships to plankton size fractions. *Limnol. Oceanogr.* **23**:1256-1263
- Scherrer B (1984) Biostatistique. Ed. Gaëtan Morin. 850 pp.
- Smith SV (1984) Phosphorus versus nitrogen limitation in the marine environment. *Limnol. Oceanogr.* **29** :1149-1160
- Steemann-Nielsen E (1951) Measurement of the production of the organic matter in the sea by mean of carbon 14.

 Nature 86: 103-110
- Torréton J-P, Dufour P (1996) Temporal and spatial stability of bacterioplankton biomass and productivity in an atoll lagoon. *Aquat. Microb. Ecol.* **11** : 251-261.
- Torréton J-P (1999) Biomass, production and heterotrophic activity of bacterioplankton in the Great Astrolabe Reef lagoon (Fiji). *Coral Reefs.* **18** : 43-53
- Torréton J-P, Talbot V, Garcia N (2000) Nutrient stimulation of bacterioplankton growth in Tuamotu atoll lagoons. *Aquat. Microb. Ecol.* 21: 125-137
- Yentsch CS, Menzel DW (1963) A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and pheophytin by fluorescence. *Deep Sea Res.* **10** : 221-231

ANNEXES

Annexe 1 — Coordonnées Lambert et GPS des stations de prélèvements par radiale

			С	oordon	né	es Lam	bert		Coordonnées GPS				
RADIALE	STATION	Lat (°)	Lat (')	Lat (")		Long (°)	Long (')	Long (")	Lat (°)	Lat (')	Long (°)	Long (')	
Baie de Boulari	B03	22	15	12		166	32	44	22	15,03	166	32,92	
	B05bis	22	15	80		166	32	0	22	15,48	166	32,00	
	B08	22	16	12		166	31	4	22	16,03	166	31,26	
	B16	22	17	14		166	30	44	22	17,07	166	30,92	
m m	B18	22	18	14		166	30	15	22	18,06	166	30,44	
	B26	22	19	46		166	29	7	22	19,59	166	29,30	
	D01	22	15	52		166	26	17	22	15,70	166	26,48	
Φ	D05	22	15	47		166	25	48	22	15,62	166	25,99	
Grande Rade	D08	22	15	38		166	25	22	22	15,47	166	25,55	
ira Ra	D16	22	15	19		166	24	20	22	15,15	166	24,52	
0	D22	22	14	46		166	23	40	22	14,60	166	23,85	
	D33	22	14	7		166	22	20	22	13,95	166	22,53	
	D47	22	12	5		166	23	20	22	11,92	166	23,53	
a e	D46	22	12	29		166	22	56	22	12,32	166	23,13	
p e	D45	22	13	7		166	21	46	22	12,94	166	21,96	
Baie de Dumbea	D39	22	13	24		166	22	14	22	13,23	166	22,43	
<u>а</u> О	D41	22	14	9		166	21	29	22	13,98	166	21,67	
	M05	22	16	57		166	19	45	22	16,78	166	19,94	
	M03	22	15	35		166	20	59	22	15,41	166	21,17	
1 (1)	M05	22	16	57		166	19	45	22	16,78	166	19,94	
Lagon passe	M08	22	18	23		166	18	16	22	18,22	166	18,45	
ag oas	M10	22	19	51		166	16	36	22	19,68	166	16,79	
	M12	22	21	10		166	14	49	22	21,00	166	15,00	
	Océan								22	23,279	166	15,752	
	N04	22	17	23		166	27	34	22	17,22	166	27,76	
rie	N12	22	17	40		166	27	44	22	17,49	166	27,93	
Ste Marie	N20	22	18	1		166	27	40	22	17,84	166	27,86	
٩	N27	22	18	33		166	27	59	22	18,38	166	28,17	
St	N33	22	19	5		166	27	42	22	18,92	166	27,89	
	N40	22	19	28		166	27	34	22	19,30	166	27,76	

Annexe 2 - Sonde CTD Seabird SBE 19 (photo du haut) et Bouteille NISKIN de cinq litres (photo du bas)





Annexe 4 : Moyennes, écart-types et nombres de valeurs pour la chlorophylle a déterminée par la sonde Seabird de 2 à 4m et sur l'ensemble de la colonne d'eau.

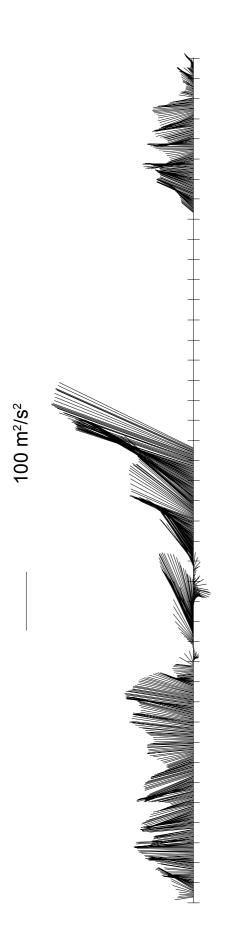
CV%: coefficient de variation, t: valeur de t selon le test-t hétéroscédastique (variances inégales), t (<0,01) valeur critique de t au seuil de confiance 0,01, ddl: degrés de liberté. Les symboles en dernière colonne caractérisent la tranche 2-4m par rapport à la colonne d'eau complète au seuil de confiance 0,01.

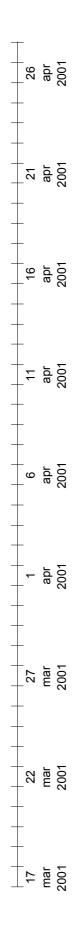
	,										
		Chl.a 2			Chl. a Colonne complète						
Date	station	•	moyenne écart- n		-	moyenne écart- n		CV%	t	t (<0,01)	ddl
04/00/04	D 04		type	4.5		type			0.05	0.70	
21/03/01	D 01	0,94	0,02	15	0,94	0,03	37	3	0,35	2,72	35 =
21/03/01	D 05	0,86	0,02	9	0,87	0,02	47	2	0,56	3,11	11 =
21/03/01	D 08	0,76	0,02	18	0,79	0,04	71	5	2,90	2,72	37 <
21/03/01	D 16	0,49	0,03	19	0,49	0,03	61	6	0,68	2,76	28 =
21/03/01	D 22	0,41	0,02	12	0,48	0,09	65	19	5,44	2,65	67 <
21/03/01	D 33	0,33	0,02	12	0,49	0,12	85	25	10,60	2,63	90 <
23/03/01	N 04	2,11	0,04	13	1,72	0,43	75	25	7,53	2,64	82 >
23/03/01	N 12	0,73	0,03	15	0,71	0,03	84	5	2,40	2,82	22 =
23/03/01	N 20	0,80	0,04	14	0,79	0,04	70	5	1,52	2,88	18 =
23/03/01	N 27	0,73	0,04	12	0,72	0,04	60	5	1,30	2,92	16 =
23/03/01	N 33	0,35	0,02	12	0,36	0,02	66	7	2,87	2,82	22 <
23/03/01	N 40	0,47	0,03	10	0,49	0,03	94	7	2,46	3,11	11 =
26/03/01	D47	0,71	0,05	14	0,65	0,06	53	9	3,56	2,81	23 >
26/03/01	D46	nd		_	0,72	0,04	50	6			nd
26/03/01	D45	0,54	0,03	8	0,54	0,02	46	5	0,27	3,25	9 =
26/03/01	D 41	0,40	0,02	9	0,41	0,04	51	9	0,81	2,95	15 =
26/03/01	D 39	0,54	0,03	10	0,50	0,04	76	8	3,25	3,05	12 >
26/03/01	M 05	0,20	0,02	3	0,37	0,16	75	43	8,33	2,72	37 <
27/03/01	B 03	nd			0,75	0,16	16	21			nd
27/03/01	B 05	0,56	0,02	8	0,57	0,03	38	6	0,92	2,95	15 =
27/03/01	B 08	0,50	0,02	9	0,50	0,03	44	7	0,65	2,95	15 =
27/03/01	B 16	nd			0,58	0,08	31	13			nd
27/03/01	B 18	nd			0,54	0,06	35	11			nd
27/03/01	B 26	nd			0,31	0,04	42	13			nd
02/04/01	M 03	0,24	0,02	30	0,29	0,03	266	10	13,70	2,69	45 <
02/04/01	M 05	0,31	0,02	27	0,43	0,09	462	20	21,26	2,63	93 <
02/04/01	M 08	0,18	0,02	46	0,20	0,02	193	9	9,11	2,64	79 <
02/04/01	M 10	0,18	0,02	37	0,25	0,02	412	11	16,02	2,70	43 <
02/04/01	M 10	0,10	0,03	31	0,23	0,03	452	13	14,80	2,70	35 >
02/04/01	Océan	0,23	0,02	26	0,18	0,02	382	11	14,80	2,72	30 <
02/04/01		0,14	0,02	20	0,19	0,02		''	14,29	2,75	30 <
04/04/01	D 01	1,17	0,05	52	1,18	0,07	122	6	1,31	2,62	126 =
04/04/01	D 05	1,18	0,04	35	1,17	0,06	194	5	1,35	2,65	69 =
04/04/01	D 08	0,99	0,03	42	1,02	0,05	258	5	4,15	2,63	85 <
04/04/01	D 16	0,53	0,02	43	0,58	0,04	329	6	12,10	2,65	72 <
04/04/01	D 22	0,60	0,03	46	0,63	0,05	266	8	4,48	2,62	107 <
04/04/01	D 33	0,53	0,02	27	0,66	0,08	301	12	19,66	2,63	93 <
12/04/01	N 04	1,18	0,13	29	1,16	0,12	129	10	0,59	2,71	39 =
12/04/01	N 12	1,20	0,09	27	1,06	0,18	151	17	6,38	2,65	72 >
12/04/01	N 20	1,01	0,07	45	0,88	0,12	103	13	8,62	2,61	135 >
12/04/01	N 27	2,11	0,11	22	1,73	0,59	93	34	5,77	2,62	110 >
12/04/01	N 33	2,00	0,20	37	1,11	0,48	153	43	17,56	2,61	142 >
12/04/01	N 40	0,85	0,05	25	0,75	0,09	158	11	8,19	2,69	46 >
	.,	0,00	5,55		5,70	5,55		• •	5, 15	2,00	

Annexe 4 (suite) : Moyennes, écart-types et nombres de valeurs pour la chlorophylle a déterminée par la sonde Seabird de 2 à 4m et sur l'ensemble de la colonne d'eau.

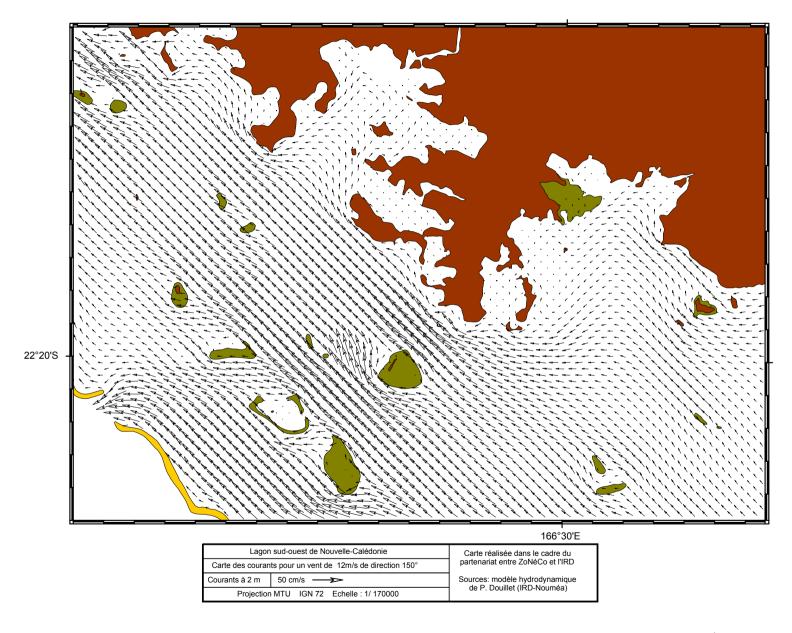
CV%: coefficient de variation, t: valeur de t selon le test-t hétéroscédastique (variances inégales), t (<0,01) valeur critique de t au seuil de confiance 0,01, ddl: degrés de liberté. Les symboles en dernière colonne caractérisent la tranche 2-4m par rapport à la colonne d'eau complète au seuil de confiance 0,01.

			Chl.a 2 à 4 m Chl. a Color				comp					
Date	station	moyenne e		n	moyenne e		n	CV%	t	t (<0,01)	ddl	
47/04/04	D.47		type	47		type		00	0.00	0.70	0.5	
17/04/01	D47	0,50	0,09	17	0,44	0,10	83	23	2,36	2,79	25	>
17/04/01	D46	0,52	0,03	17	0,52	0,10	82	19	0,26	2,64	80	=
17/04/01	D45	0,33	0,04	20	0,36	0,04	125	12	2,47	2,76	28	<
17/04/01	D39	0,35	0,02	15	0,41	0,13	155	31	5,16	2,61	130	<
17/04/01	D41	0,35	0,07	14	0,36	0,07		18	0,80	2,95	15	=
17/04/01	M05	0,34	0,05	11	0,45	0,22	163	49	4,94	2,66	58	<
18/04/01	B 03	0,44	0,03	32	0,43	0,07	72	17	0,93	2,62	102	=
18/04/01	B 05	0,44	0,03	31	0,39	0,06	80	16	4,57	2,63	99	>
18/04/01	B 08	0,45	0,02	31	0,39	0,07	114	17	8,12	2,61	135	>
18/04/01	B 16	0,36	0,05	33	0,37	0,07	144	20	0,45	2,64	75	=
18/04/01	B 18	0,32	0,02	22	0,36	0,11	132	30	4,02	2,61	152	<
18/04/01	B 26	0,28	0,02	18	0,34	0,07	173	22	7,51	2,65	70	<
19/04/01	D01	0,42	0,02	13	0,42	0,02	39	5	0,16	2,78	26	=
19/04/01	D05	0,43	0,03	23	0,42	0,08	112	20	1,04	2,62	115	=
19/04/01	D08	0,48	0,04	22	0,47	0,07	112	14	1,49	2,69	44	=
19/04/01	D16	0,50	0,06	22	0,46	0,07	157	15	3,42	2,75	30	>
19/04/01	D22	0,35	0,07	41	0,42	0,12	306	29	4,69	2,64	73	<
19/04/01	D33	0,29	0,02	38	0,37	0,12	398	31	12,69	2,59	300	<
23/04/01	M 03	0,27	0,02	18	0,36	0,12	222	34	10,27	2,60	211	<
23/04/01	M 05	0,34	0,02	20	0,45	0,14	283	31	11,53	2,60	175	<
23/04/01	M 08	0,25	0,02	17	0,28	0,06	120	22	4,11	2,64	77	<
23/04/01	M 10	0,27	0,02	16	0,30	0,03	248	11	6,54	2,79	25	<
23/04/01	M 12	0,36	0,02	16	0,27	0,08		29	14,93	2,65	64	>
23/04/01	Océan	0,21	0,02	22	0,22	0,03		12	3,67	2,76	29	<
24/04/01	N 04	0,50	0,02	24	0,60	0,11	136	19	9,38	2,61	156	<
24/04/01	N 12	0,81	0,11	25	0,68	0,14	132	21	5,53	2,70	41	>
24/04/01	N 20	0,48	0,06	23	0,47	0,05	162	10	0,27	2,78	26	=
24/04/01	N 27	0,44	0,02	26	0,40	0,04	135	11	6,90	2,65	67	>
24/04/01	N 33	0,36	0,04	13	0,37	0,08	183	21	0,94	2,85	20	=
24/04/01	N 40	0,37	0,01	20	0,44	0,06	208	14	12,47	2,61	129	<
26/04/01	D 47	0,35	0,03	43	0,36	0,07	129	19	0,38	2,61	152	=
26/04/01	D 46	0,45	0,01	30	0,50	0,05	160	10	9,68	2,61	151	<
26/04/01	D 45	0,39	0,03	37	0,50	0,10	247	20	14,24	2,60	206	<
26/04/01	D 41	0,34	0,02	22	0,45	0,11	253	23	14,39	2,60	184	<
26/04/01	D 39	0,35	0,03	27	0,44	0,08		18	12,42	2,65	68	<
26/04/01	M 05	0,41	0,02	27	0,47	0,09		19	11,22	2,61	149	<
27/04/01	B 03	0,39	0,03	45	0,42	0,07		17	4,40	2,61	167	<
27/04/01	B 05	0,17	0,04	33	0,20	0,07		35	4,03	2,65	67	<
27/04/01	B 08	0,20	0,03	36	0,21	0,09		43	2,04	2,61	155	<
27/04/01	B 16	0,17	0,07	46	0,17	0,17		103	0,16	2,61	153	=
27/04/01	B 18	0,33	0,02	31	0,43	0,10	317	22	15,06	2,60	236	<
27/04/01	B 26	0,18	0,03	29	0,29	0,14	409	48	12,51	2,60	172	<

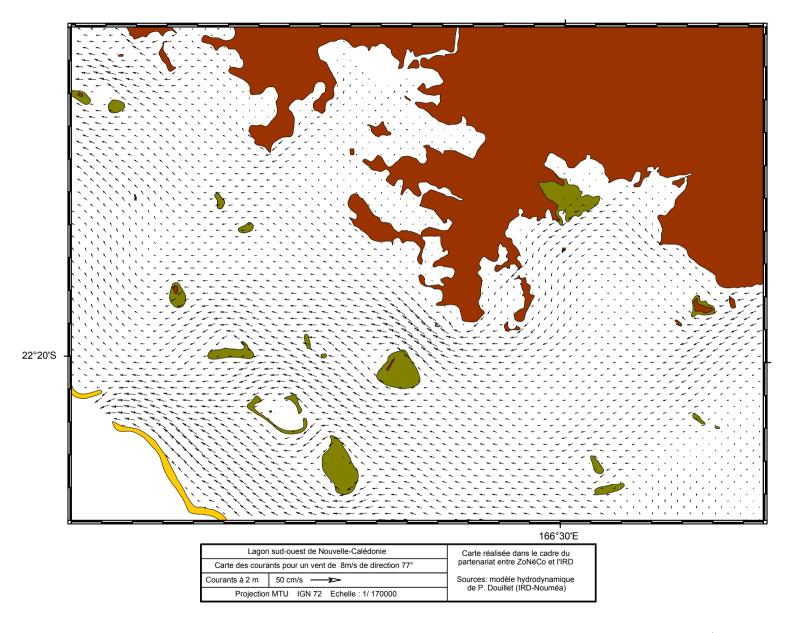




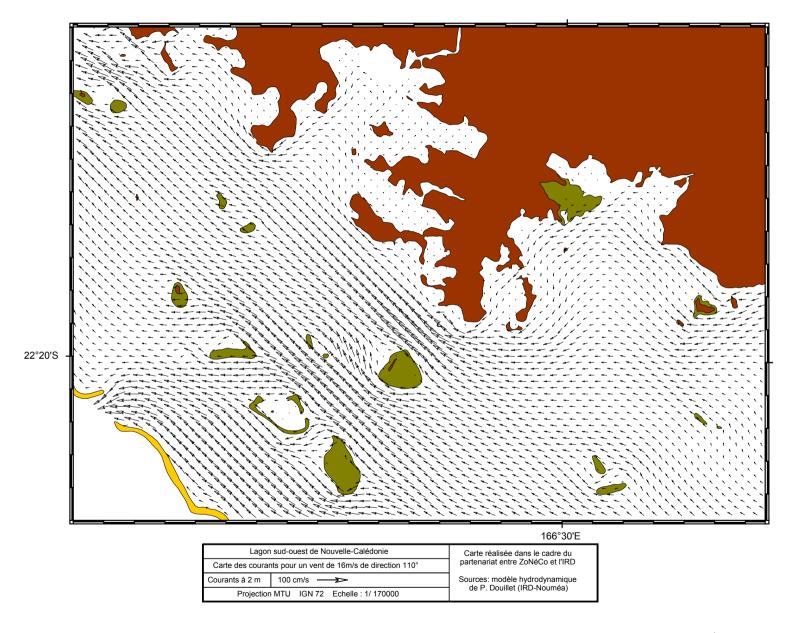
Annexe 5 - Tension de vent pendant la période d'étude. Les données manquantes sont dues à un problème technique. Données Météo-France



 $\textbf{Annexe 6} - \text{Modèle de circulation des eaux lagonaires induites par le vent} \; . \; \text{Vent de } 12 \; \text{m.s}^{\text{-}1} \; \text{direction } 150^{\circ}$



Annexe 7 – Modèle de circulation des eaux lagonaires induites par le vent . Vent de $8~\text{m.s}^{-1}$ direction 77°



 $\textbf{Annexe 8} - \text{Modèle de circulation des eaux lagonaires induites par le vent} \; . \; \text{Vent de 16 m.s$^{-1}$ direction } 110^{\circ}$

Résumé

Comprendre les effets des apports eutrophisants sur le fonctionnement du lagon SW de Nouvelle-Calédonie, de nature oligotrophe, nécessite plusieurs approches parallèles. Ce travail, en s'inscrivant dans une de ces approches, a pour objectif de contribuer à identifier les facteurs structurants les biomasses et productions des premiers échelons du réseau trophique planctonique.

Pour cela, les relations *in situ* entre variables biologiques (chlorophylle *a*, abondance du picoplancton autotrophe, production primaire, abondance et production des bactéries hétérotrophes) et les éléments nutritifs (ammonium, nitrates, phosphates) ont été déterminées. Ces variables ont été obtenues sur un ensemble de 5 radiales de 6 stations échantillonnées 3 fois entre mars et avril 2001 dans le but de couvrir une gamme de variation la plus large possible. Les corrélations montrent que l'azote minéral dissous est le facteur expliquant le mieux la variance des biomasses et activités bactérienne et phytoplanctonique.

L'augmentation de taille des producteurs primaires pour des concentrations croissantes en azote minéral dissous est en accord avec la décroissance du rapport de l'abondance du picoplancton autotrophe à la chlorophylle a. Ces changements de communautés ont vraisemblablement d'importantes conséquences sur le réseau trophique. Si la biomasse bactérienne varie très peu, vraisemblablement en raison d'un contrôle étroit par la prédation, l'augmentation de la chlorophylle (totale et > 2 µm) avec l'azote minéral dissous suggère un contrôle moins sévère du phytoplancton par les consommateurs. L'augmentation de la fraction nanoplanctonique n'est en effet pas due à un taux de croissance plus élevé que celui du picoplancton.

Enfin le rapport de la production bactérienne à la production primaire n'augmentant pas avec la richesse du milieu, les données de ce travail ne mettent pas en évidence une aggravation de l'eutrophisation par les activités bactériennes.

Mots clés : phytoplancton, bactérioplancton, gradients trophiques, nutriments, Nouvelle-Calédonie

Abstract

Several approaches are undertaken to understand the effects of nutrient loads in the SW lagoon of New Caledonia. The aim of this work is to identify the main factors constraining the biomass and production of the organisms at the lowest levels of the planktonic foodweb.

For this purpose, we determined the *in situ* relationships between biological variables (chlorophyll a, picophytoplankton abundances, primary production, biomass and production of heterotrophic bacteria) and inorganic nutrients (ammonium, nitrates, phosphates). In order to cover the widest range of trophic conditions, these data were collected on 5 transects of 6 stations sampled 3 times between March and April 2001. These statistical relationships suggest that inorganic dissolved nitrogen (DIN) is the factor explaining the greatest part of the variances of phytoplankton and bacterioplankton biomass and production.

Primary producers increase in size, in agreement with the decrease of picophytoplankton abundance/chlorophyll a ratio with increasing DIN concentrations. These changes of community composition are likely to have important consequences on the whole planktonic foodweb. While the stability of bacterial biomass with increasing DIN concentrations suggests a strong top-down control, the increase of chlorophyll a (both in the total and > 2 μ m fractions) indicates a lesser top-down control for phytoplankton. Indeed, the increasing contribution of nanoplankton is not due to a greater growth rate with increasing DIN concentrations.

Finally, the bacterial/phytoplankton production ratio does not increase with the trophic status. Therefore, the data obtained during this study do not support the hypothesis of an aggravation of eutrophication by bacterial activities.

Keywords: phytoplankton, bacterioplankton, trophic gradients, nutrients, New-Caledonia