

Évolution nycthémerale des composantes biochimiques du phytoplancton de la retenue du barrage Idriss premier (Fes, Maroc)

J. Bahhou* et M. Alaoui Mhamdi

Université Sidi Mohamed Ben Abdellah. Faculté des Sciences Dhar El Mehrez,
Département de Biologie, BP. 1796, Atlas Fes, Maroc

* Correspondance et tirés-à-part.

RÉSUMÉ

Dans le but de **parfaire** nos **connaissances** sur le **fonctionnement** du **sous écosystème** phytoplancton, **nous nous sommes intéressés** à **étudier** son **cycle nycthémeral** et son **metabolisme cellulaire** dans la retenue du barrage **Idriss premier**. Cette dernière, **construite** sur l'Oued Inaouène, **est située** à **une trentaine** de Km de la ville de Fès. **Au cours** de ce cycle, les **prélèvements** ont été effectués selon une **séquence** temporelle de 4 heures pendant 48 heures, les 7, 8 et 9 septembre 1994. **L'étude** de l'évolution des **composantes biochimiques** des cellules phytoplanctoniques à savoir **les protéines, les glucides** et **les lipides** a **permis** de mettre en **évidence** des variations **nycthémerales importantes**. Ces variations sont **d'autant** plus importantes que les variations spatiales **observées entre** les profondeurs. De plus, le rapport **protéines/glucides (PIG)**, **reconnu comme** un bon **indicateur** de l'état physiologique des **algues**, **présente des** valeurs plus **élevées la nuit** que le jour **au niveau** du fond **du lac**. Ce **résultat suggère** que le phytoplancton utilise les produits de réserve **synthétisés** le jour pour **assurer le fonctionnement métabolique** des cellules. De plus, les valeurs de ce rapport sont **relativement élevées** par rapport à celle **enregistrées** dans les **régions tempérées** et semblent **être liées** aux **ressources azotées** du milieu en particulier les apports de l'Oued Inaouène.

Mots clés : réservoir, phytoplancton, composition biochimique, cycle **nycthémeral**

ABSTRACT

The **diel** changes of the biochemical composition of the phytoplankton were studied in the Idriss first reservoir (located on the Inaouen river at thirty Km from the city of Fes, **Morocco**) during September 1994. Several biomass and metabolic indicators (proteins, carbohydrates, lipids, chlorophyll **a** and primary production) were assessed every fourth hour over tow days (7, 8 and 9 September). Since the **Protein/Carbohydrates** ratio (PIC) is largely recognised as a good integrator of the metabolic functions of the cells, we examined its distribution pattern concomitantly with aforementioned parameters. The results demonstrated enhanced **P/C** ratios clearly indicating that nutrients were sufficiently available for growth. In addition, this index showed a diel significant variation with levels higher in the night than in the day. Moreover, these results suggest that phytoplankton species during the night used the day-synthesised carbohydrates to insure the cell metabolic functioning. The PIC presents relatively high values in proposition to the ones that have been recorded in temperate regions, and seems to be related to **azotic** inputs of the Inaouen river.

Keywords : reservoir, phytoplankton, biochemical composition, diel changes

INTRODUCTION

Les cycles **nycthémeraux** conditionnent en premier lieu les **organismes** dont l'**activité photosynthétique** est **dépendante** de la lumière. Par voie de **conséquence**, ils **entraînent** aussi des **modifications** cycliques de l'**activité d'autres** niveaux trophiques. En milieu **lacustre**, il a **été démontré** que **plusieurs** facteurs abiotiques et biotiques interviennent dans les variations **nycthémerales** du phytoplancton.

Par **ailleurs**, un grand nombre de **travaux réalisés sur** des cultures d'algues ou en milieu **naturel** ont **mis en évidence** des variations **nycthémerales** de divers composantes cellulaires, particulièrement les pigments **chlorophylliens**, les glucides, les **protéines**, les **lipides** et l'ATP [1,2,3,4,5,6,7,8,9,10,11,12,13]. Dans les lacs des **régions Maghrébines**, seules les variations concernant les pigments et l'**activité photosynthétique** ont **fait l'objet** de nombreuses **études** [14,15,16,17,18]. Les recherches **portant sur** les variations **nycthémerales** des composantes biochimiques sont **inexistantes**.

L'objet de la présente étude est de mettre en évidence les variations, à court terme, de la composition métabolique du peuplement phytoplanctonique en fonction des périodes d'activité photosynthétique des cellules algales et des facteurs environnementaux tel que la température et la lumière.

PRESENTATION DU SITE D'ETUDE

La retenue du barrage Idriss premier est située à une trentaine de kilomètres au Nord - Est de la ville de Fès. Elle est construite sur l'Oued Inaouène qui est un affluent de l'Oued Sebou (fig. 1). Cette retenue sert à l'irrigation, à la production de l'énergie et elle est destinée à l'alimentation de la ville de Fès en eau potable en l'an 2010.

Les principales caractéristiques morphométriques de la retenue sont résumées dans le tableau N° I.

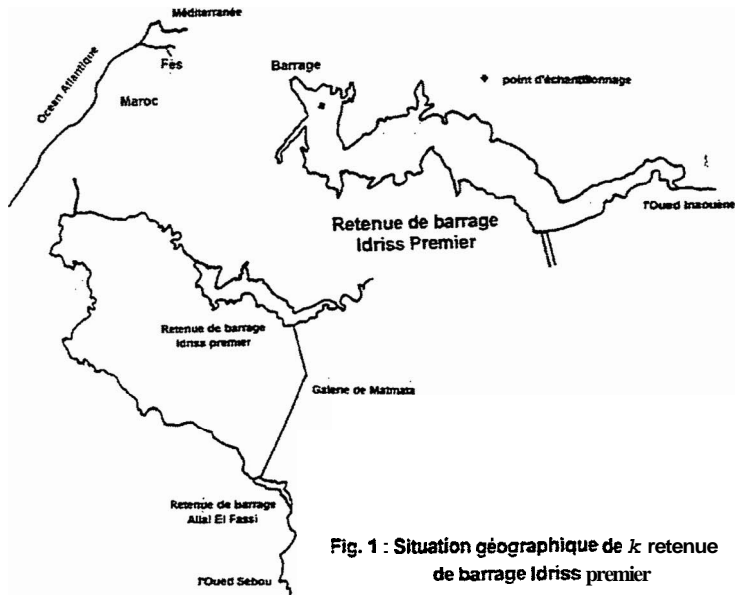


Fig. 1 : Situation géographique de la retenue de barrage Idriss premier

Tableau I : **Caractéristiques morphométriques de la retenue du barrage Idriss premier.**

Mise en eau	1973
Surface du bassin versant (Km ²)	4575
Surface de la retenue(Kir²)	57
Profondeur maximale (m)	32
Profondeur moyenne à la côte normale (m)	18
Longueur (Km)	23.5
Côte normale (NGM)	203
Volume au niveau normal (Mm ³)	1207

MATERIEL ET METHODES

Au **cours** de ce cycle, les **prélèvements** ont **été effectués** selon une séquence temporelle de quatre heures pendant 48 heures, les 7, 8 et 9 septembre 1994. Les **Bchantillons** ont **été prélevés** à la **verticale** du point le plus **profond** de la retenue à l'aide d'une bouteille de type **Van-Dorn** aux **niveaux** C_m -2m, -5m, -10m, et à 15m (fond).

Les **numérations phytoplanctoniques** ont **été effectuées** au microscope **inversé** (Wild M 40) d'**après** la **méthode d'Uthermö**l [19] **modifié** par **Legendre & Watt** [20].

L'**évaluation** de la biomasse à partir du volume cellulaire moyen de chaque **espèce pris** sur une **centaine** d'individus, est **effectué** selon la **méthode** de Lohman [21].

Pour la quantification de la production **primaire**, nous avons adopté la **méthode** à l'**oxygène dissous déterminé** par la **méthode** de **Winkler** [22]. Afin d'estimer l'**activité photosynthétique journalière**, nous avons réalisé 3 incubations successives **échelonnées** **entre** le lever et le **coucher** du soleil.

Les **Cchantillons**, destinés au dosage des glucides, des **protéines** et des **lipides** ont **été préfiltrés** sur **tamis** de 160 μm de vide de **maille afin d'éliminer** l'**essentiel** des **espèces zooplanctoniques** et des **débris**. Le **matériel particulaire** a **été ensuite** recueilli sur des **filtres** de fibre de **verre Whatman GF/C** de **porosité 0,45 μm** , **préalablement calcines** à 550 °C pendant cinq heures.

Le dosage des glucides a été réalisé selon la technique de Dubois & al. modifié par Moal & al. [23], les protéines par la technique de Lowry, adapté au matériel particulaire par Alaoui [24] et les lipides par le protocole du chloroforme/méthanol (2:1 v : v) [25].

RESULTATS

Oxygène dissous

Les teneurs en oxygène dissous varient entre $1,12 \text{ mg.l}^{-1}$ au fond à 10h le 8 septembre 1994 et $5,92 \text{ mg.l}^{-1}$ à la surface le 8 septembre 1994 à 14h (fig. 2). Les valeurs maximales sont enregistrées dans les couches superficielles et sont liées à la présence des Périidiniens qui présentent une biomasse élevée notamment à 0 et 2m. Les profils verticaux des teneurs en oxygène dissous permettent de mettre en évidence un gradient décroissant de la surface vers le fond.

L'évolution nyctémérale montre que les concentrations en oxygène subissent une augmentation le jour et une diminution la nuit. Par ailleurs, au cours du deuxième nyctémère à 10h, nous avons enregistré une augmentation des teneurs en oxygène dissous au niveau du fond due probablement à l'ouverture des vannes du fond qui créent des turbulences au niveau de la colonne d'eau.

Production primaire

Les valeurs de la production primaire fluctuent entre $-0,22 \text{ mg O}_2.\text{l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ enregistrée au niveau du fond entre 22h et 6h et $0,443 \text{ mg O}_2.\text{l}^{-1}.\text{h}^{-1}$, enregistrée à 0 et 2m entre 10h et 14h (fig. 3).

L'évolution nyctémérale de la production primaire est bien marquée avec un maximum le jour et un minimum la nuit. Cette évolution traduit une production positive durant la journée due à l'activité photosynthétique et une production négative durant la nuit où les phénomènes respiratoires deviennent prépondérants.

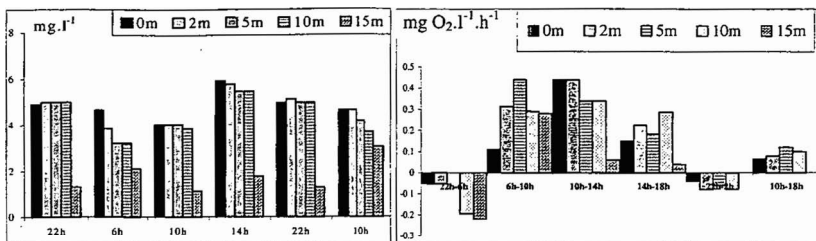


Fig. 2 - Variation nycthémerale des teneurs en oxygène dissous

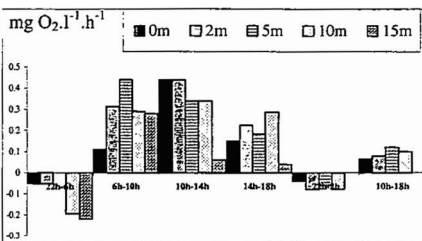


Fig. 3 - Variation nycthémerale de l'activité photosynthétique

Biomasse phytoplanctonique

La biomasse phytoplanctonique présente des variations nycthémerales importantes selon les profondeurs considérées puisque les valeurs extrêmes sont comprises entre 5,07 mg.l⁻¹ à 14h le 9 septembre 1994 à 15m et 18,46 mg.l⁻¹ à 18h le 9 septembre 1994 à 2m (fig.4a).

D'une façon générale, les variations nycthémerales de la biomasse sont facilement discernables avec une augmentation diurne au niveau de l'épilimnion et une augmentation nocturne au niveau de l'hypolimnion.

L'évolution nycthémerale de la biomasse est essentiellement conditionnée par les mouvements verticaux de *Peridinium cinctum* qui représente de 32 à 41 % de la biomasse totale notamment dans la zone 0-10m, cette espèce de grande taille influence en grande partie les valeurs de la biomasse. En effet, la corrélation entre *Peridinium cinctum* et la biomasse totale est hautement significative ($r = 0,75$ au seuil 1%).

Protéines

Au cours de cette étude nycthémerale, les concentrations des protéines varient de 0,532 mg.l⁻¹ à 0m le 8 septembre à 22h à 4,344 mg.l⁻¹ au niveau du fond le 9 septembre 1994 à 2h (fig. 4b). Au niveau de la zone 0-10m, les valeurs moyennes des concentrations des protéines sont plus élevées le jour que la nuit quelque soit la

profondeur considérée. **Tandis qu'au** fond du lac, elles sont significativement plus **élevées la nuit** que le jour.

Les concentrations moyennes des protéines augmentent **considérablement du premier au deuxième nyctémère** avec un maximum **observé** à 14h à la profondeur 5m le jour et à 22h **au fond du lac la nuit**.

Glucides

Les concentrations des glucides varient **au cours** de cette **période** de 0,264 mg.l⁻¹ au niveau **du fond** le 8 septembre à 6h à 0,973 mg.l⁻¹ à 5m le 9 septembre à 14h (fig. 4b). **Les** concentrations moyennes des glucides présentent la **même évolution nyctémérale et spatiale** que celles des **protéines** au **niveau** de la zone 0-10m.

De la **même façon**, les concentrations des glucides augmentent **du premier au deuxième nyctémère** avec toujours un maximum à 14h à 5m.

Lipides

Les concentrations des **lipides** varient entre 0,395 mg.l⁻¹ à 10m le 8 septembre à 14h et 4,959 mg.l⁻¹ à 5m le 8 septembre à 22h (fig. 4b). De **même**, les concentrations des **lipides** sont plus **élevées la nuit** que le jour dans toute la colonne d'eau.

Protéine/Glucide (P/G)

Le rapport P/G, **reconnu comme** un **bon** indicateur de l'**état** physiologique des algues, varie entre 1,48 à 22h le 8 septembre 1994 à 0m et 5,12 à 22h le 8 septembre 1994 à 15m (fig. 4c).

La distribution temporelle des valeurs du rapport P/G **permet** de mettre en évidence une évolution relativement **similaire** dans la zone 0-10m, avec des valeurs comprises entre 1,58 et 3,37.

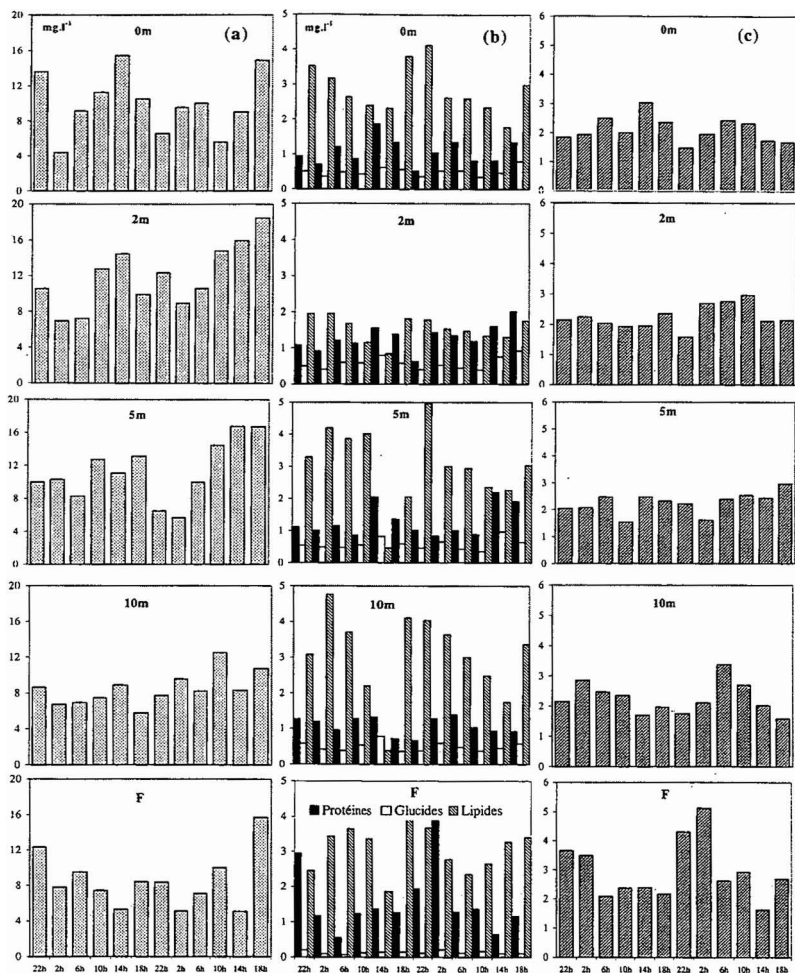


Fig. 4 : Variations nyctémérales de la biomasse phytoplanctonique (a) ; des concentration.. des glucides, des protéines et des lipides (b) ; et du rapport P/G (c).

Par ailleurs, l'évolution **nycthémerale** de ce rapport est nettement plus **importante au niveau du fond**, elle traduit une **élévation** des valeurs du P/G la **nuit** (de 2,16 à 5,12) par rapport **au jour** (de 1,62 à 2.39).

DISCUSSION

L'étude de l'évolution des composantes biochimiques **cellulaires** à savoir les **protéines**, les **glucides** et les **lipides**, au **cours** d'un cycle de 48 heures, a **permis** de **mettre en évidence** des variations **nycthémerales importantes**. Toutefois, ces variations **temporelles** sont **d'autant** plus importantes que les variations spatiales **observées entre les profondeurs de prélèvement**.

Globalement, il **apparaît** que, dans la **zone 0-10m**, les teneurs en **protéines** et en **glucides** sont en moyenne plus **élevées le jour** que la **nuit** et semblent être **liées** aux variations de l'oxygène dissous dont les coefficients de **corrélations** sont respectivement de **0,49** et **0,48** au seuil de **1%**. Les plus fortes valeurs des **glucides** et des **protéines** sont **enregistrées à 10h** et à **14h**, heures pour **lesquelles** sont **enregistrées les plus fortes valeurs** de la production primaire. A ce propos, **il est intéressant** de noter qu'en milieu **lacustre**, la source majeure des **glucides** est la production **primaire** (phytoplancton). Ces derniers, **considérées comme les principaux produits** de la **photosynthèse**, constituent 72% de la production **totale journalière** [26].

Par ailleurs, cette **différence** entre le **jour** et la **nuit** s'estompe au fur et à **mesure** que l'on **s'adresse** aux couches **profondes** où les variations **nycthémerales** traduisent une augmentation des taux des **glucides** et des **protéines** pendant la **nuit** par rapport **au jour**. Cette **évolution liée** à la profondeur met, sans **doute**, en évidence le **rôle prépondérant** de la **lumière** dans ces variations. **Comme** à cette profondeur, **il est impossible** d'ivoquer les variations de l'énergie lumineuse comme facteur **déterminant**, **plusieurs** auteurs ont **parlé** d'un **rythme endogène qui permet d'expliquer** ces variations **nycthémerales**. Selon Amblard [3], ce **rythme** pourrait "**hériter**" de l'histoire photique des cellules dans les couches **supérieures** du lac.

Le rapport **protéines/glucides** (PIG), **reconnu comme** un bon indicateur de l'état physiologique des algues, **présente** des valeurs relativement **élevées** par rapport à celles **enregistrées** dans les régions **tempérées** dont les valeurs sont **généralement inférieures** à 4 [24,8,27,13]. Cette observation est sans doute **A** rattacher aux apports importants en **azote** de l'Oued Inaoubne. En effet, le rapport PIG et les teneurs en nitrates sont **liées** par une corrélation **significative** ($r = 0.32$ au seuil 1%) [28]. De plus, l'existence d'une relation **entre** les apports en azote par l'Oued Inaoubne et son évolution au sein de la colonne d'eau **laisse supposer** que le rapport PIG est **également influencé** par les apports de l'Oued [29].

La distribution **spatiale** du rapport PIG montre un accroissement de ce rapport avec la profondeur et puisque les **éléments nutritifs** sont **suffisants** à ce **niveau**, cette augmentation ne peut être **expliquée** que par les variations de l'**intensité** lumineuse.

En effet, à forte **intensité** lumineuse l'accumulation des glucides conduit à une diminution du rapport PIG **tandis** qu'à l'**obscurité**, la **synthèse** des **protéines** l'emporte sur celle des glucides d'où une augmentation des valeurs **du** rapport [30,31]. D'après les travaux de **Ganf et al.** [32], le rapport PIG est **étroitement lié** aux variations de l'**intensité** lumineuse que ce **soit** en milieu **naturel** ou sur des cultures d'**algues**. De plus, **Morris & Skea** [33] a **montré** que l'incorporation du **carbone** inorganique à l'intérieur des protéines augmente avec la profondeur **là où** l'intensité lumineuse est faible **quant** à celle des glucides et des **lipides** elle **diminue**. Toutes ces expériences permettent d'expliquer l'augmentation du rapport PIG avec la profondeur.

La distribution temporelle montre que le rapport PIG est plus **élevé** la **nuit** que le jour. Des **résultats similaires** ont été **enregistrés** dans 3 lacs des **régions tempérées** (Aydat, Pavin et Villerest) montrant également une augmentation nocturne **du** rapport PIG [8,13]. Une telle augmentation peut être attribuée à un recyclage de ces composantes pendant la **nuit** **plutôt qu'à** leur **synthèse** [6]. Du fait que la **photophosphorylation** ne se produit pas à l'**obscurité**, les teneurs en **protéines** et en **lipides** deviennent plus **élevées** durant la **nuit**. En effet, la **synthèse** des **protéines** peut

augmenter de 57 à 89 % la nuit [31]. **Contrairement aux protéines**, les glucides **présentent un taw élevé le jour** et une diminution **au cours de la nuit** [26].

Notons enfin, que, **sur le plan général**, les cellules algales utilisent les **produits de réserves synthétisés le jour (comme les glucides)** et la **nuit (comme les lipides)** pour assurer la synthtse des **protéines** [30,4], le **maintien** de la division cellulaire et aussi pour **permettre** la respiration quand la **photosynthèse** est absente. A faible **intensité lumineuse**, le **métabolisme** cellulaire s'**oriente donc vers l'hétérotrophie** [34]. **Plusieurs auteurs ont montrt?** que les algues sont capables d'assimiler les acides **aminés** quand le **carbone fait défaut la nuit** [35].

RÉFÉRENCES

- 1 Weiler C. S. & D. M. (1979) Diel changes in phased-dividing cultures of *Ceratium furca* (Dinophyceae) : nucleotides **triphosphate**, adenylate **energy charge**, cell carbon, and pattern of vertical migration. J. Phycol. 15,384-391.
- 2 Joergensen N. O. G., M. Soendergaard, H. J. Hansen, S. Bosselmann & B. Riemann (1983) **Diel** variation in concentration, assimilation and respiration of dissolved free amino acids in relation to planctonic primary and secondary production in two eutrophic lakes. **Hydrobiologia**. 107, 107-122.
- 3 Amblard C. (1984) Variations **nyctémérales** des concentrations **en nucléotides adényliques** d'un phytoplancton lacustre (lac Pavin, France). Verh. Internat. Verrein. **Limnol.** 22, 1011-1018.
- 4 Lancelot C. & S. Mathot (1985) Biochemical fractionation of primary production by phytoplankton in Belgian coastal waters during **short** and long-term incubations with C-bicarbonate. I. Mixed diatom population. Mar. Biol. 86,219-226.
- 5 Bourdier G. & C. Amblard (1988) **Variabilités verticale** et temporelle des acides gras d'un phytoplancton lacustre **au cours d'un cycle nyctémérale**. **Hydrobiologia**. 157, 57-68.
- 6 Priscu J. C., L. R. Priscu, C. Howard-Williams & W.F. Vincent (1988) Diel patterns of photosynthethate biosynthesis by phytoplankton in permanently **ice-covered Antarctic** lakes under continuous sunlight. J. Plankton Res. 10,333-340.
- 7 Pinel-Alloul B. J. Devaux, C. Amblard, G. Bourdier, O. Marvalin, N. Angeli, M. Gawlar & D. Pont (1989) Variations à court **terme** des compartiments **planctoniques** d'un lac **humique** du Bouclier Canadien. Revue Sci. **Eau**. 2, 755-775.
- 8 Aleya L. (1991) **Ecophysiological signifiante** of the **diel** biochemical changes of particulates coupled with metabolic and environmental parameters in two tropically different lakes. Arch. Hydrobiol. 4,403-432.

- 9 Berdalet E., M. Latassa & M. Estrada (1992) Variations in biochemical parameters of *Heterocapsa* sp. and *Olisthodiscus luteus* grow in 12: 12 light: dark cycles. I : cell cycle and nucleic acid composition. *Hydrobiologia*. 238, 139-147.
- 10 Prézlin B. B. (1992) Diel periodicity in phytoplankton productivity. *Hydrobiologia*. 238, 1-35.
- 11 Markager S., A. M. Jespersen, T.V. Madsen, E. Berdalet & R. Weisburd (1992) Diel changes in dark respiration in a plankton community. *Hydrobiologia*. 238, 119-130.
- 12 Feuillade M. & J. Feuillade (1991) Variation journalibre des **produits** photosynthetises dans un lac **eutrophe**. Troisieme confrence internationale des limnologues d'expression frangaise. J-P. Vemet, Morges, 238-241.
- 13 Michard. M, L. Aleya & J. Devaux (1995) Diel changes in the biochemical composition of the particulate matter coupled with several parameters in the hypereutrophic Villerest reservoir (Roanne, France). *Hydrobiologia*. 300-301, 85-91.
- 14 Chifaa A., A. Tifnouti & O. Cherifi (1991) Etude **des rythmes** nycthmkraux des **organismes** planctoniques (phyto-zooplancton) dans un lac du barrage de **Marrakech** : barrage **Lalla Takerkoust**. Troisieme confrence internationale des limnologues d'expression frangaise. **J-P.** Vemet, Morges, 190-193.
- 15 Hassnaoui M., M.A. Benzekri & M. Loudiki (1991) Variations à court terme **du** phytoplankton dans **le** lac reservoir **Hassan 1^{er} (Maroc)**. Troisieme confrence internationale des limnologues d'expression **frangaise**. J-P. Vemet, Morges, 39-42.
- 16 Malki M. (1994) Etude de la **communauté** phytoplanktonique et des caractéristiques physico-chimiques des eaux du lac reservoir **Al Massira**. Thbse de **Doctorat d'état**. Univ. Hassan II, Casablanca. **287p**.
- 17 Bouhaddioui A. (1997) Bilans **biogéochimiques** de **l'azote** et du phosphore et **dynamique** des populations de la retenue **du** barrage Allal El Fassi. Thbse 3^{ème} cycle. Univ. F.S.T. Sais, **Fès**. 188 p.
- 18 Bouhaddioui A. & J. Bahhou (1998) Variations nycthmkrales des populations phytoplanktoniques de deux retenues **du** barrage du complexe Matmata. Troisieme **congrès** national de l'**Association** Marocaine de Limnologie. **Les** eaux continentales et le **développement** durable. Avril, Oujda.
- 19 Utermöhl H. (1958) **Zur vervollkommung** der quantitative **phytoplankton-**methodik. *Mitt. Int. Ver. Limnol.* 9, 1-38.
- 20 Legendre L. & W. D. Watt (1971-1972) On rapid technique for plankton enumeration. *Ann. Inst. Oceanogr. Paris* **WLVIII**, 173-177.
- 21 Lohman H. (1908) Untersuchungen **zur** Feststellung des vollstandigen gehaltes des meeres an plancton. **-wiss.** Meeresunters,abt. **Kiel** N.F. 10,132-170.
- 22 Rodier (1984) Analyse de l'eau. Edit. Duod. 1135p.
- 23 Moal J., J. F.Samain, J. F. Le Coz & J. Y. Daniel (1985) Protines, glucides et **lipides particuliers** : aspects mkthodologiques. *Oceanis*. 11, 487-502.

- 24 Alaoui **Mhamdi** M. (1985) **Dynamique** des populations et Cvolution **métabolique** du phytoplancton d'un lac **eutrophe** (Lac Aydat, PUY de DOME, France). Thèse 3^{ème} cycle. Univ. Blaise Pascal, France. 206 p.
- 25 Folch J., M. Lees & G.H. Sloane-Stanel. (1956) A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. J. Biol. Chem. 226,497-509.
- 26 **Hama** T. & N. Handa (1987) The seasonal variation of organic constituents in eutrophic lake, lake Suwa, Japan. I. Particulate organic matter. Arch. Hydrobiolo. 93 (4), 446-465.
- 27 Aleya L. (1992) The seasonal succession of phytoplankton in an eutrophic lake through the coupling of biochemical composition of particulate metabolic indicators and environmental conditions. Arch. Hydrobiol. **124**, 69-88.
- 28 Bahhou J., M. Alaoui **Mamdi** & L. Aleya (1997). Evolution **métabolique** des peuplements **phytoplanctoniques** de la retenue du barrage Idriss 1^{er} (Maroc). 5^{ème} conférence internationale des limnologues d'expression française. Juillet, Namur.
- 29 Alaoui **Mhamdi** M., L. Aleya & J. **Bahhou** (1996) Nitrogen compounds phosphate of the **Driss I** reservoir (Morocco) : input, output and sedimentation. Hydrobiologia. 335 : 75-82.
- 30 Terry K. L., J. Hirata & E. **A. Laws** (1983) Light-limited growth of two strains of the marine diatom ***Phaeodactylum tricomutum*** **Bohlin** : chemical composition, **carbone partitioning** and the **diel** periodicity of physiological processes. J. Exp. **Mar. Biol. Ecol.** 68,209-227.
- 31 **Cuhel** R. L. & R. S. Lean (1987) Influence of light intensity, light quality, temperature, and daylight on uptake and assimilation of carbon dioxide and sulfate by lake plankton. Can. J. Fish. **aquat. Sci.** 44,2118-2132.
- 32 Ganf G.G., S. J. L. Stone & R.L. Olivier (1986) Use of protein to carbohydrate ratios to analyze for nutrient deficiency in phytoplankton. Aust. J. Mar. Freswat. Res. 37 : 183-197.
- 33 Moms I. & W. Skea (1978) Products of photosynthesis in natural populations of marine phytoplankton from the Gulf of Maine. Mar. Biol. 47,303-312.
- 34 **Rivkin** R. B. & M. Putt (1987) Heterotrophy and photoheterotrophy by Antarctic **microalgae** : light dependent incorporation of amino-acids and glucose. J. Phycol. 23, 124-132.
- 35 **Flynn** K. J. & P. J. **Svrett** (1986) Development of the ability to take up L-lysine by the diatom ***Phaeodactylum tricomutum***. Mar. Biol. **89**, 317-325.