

Modélisation des effets conjugués azote/lumière sur la croissance phytoplanctonique : Modèle BioLov1

L.Pawlowksi, O.Bernard et A.Sciandra

La compréhension du cycle du carbone est fondamentale dans l'étude des changements climatiques liés à l'effet de serre. L'amélioration de l'estimation des bilans de carbone à l'interface océan-atmosphère passe par une meilleure évaluation de la production primaire océanique. En milieu marin, la fixation du dioxyde de carbone (CO_2) est assurée à la base des réseaux trophiques par les différentes communautés phytoplanctoniques qui servent également de nourriture aux niveaux supérieurs.

Cette fixation, qui se traduit par une production primaire, dépend d'une multitude de facteurs environnementaux dont les principaux sont la lumière, la température et les sels nutritifs (Rhee, 1980). La plupart des modèles de croissance autotrophes ne font intervenir qu'un seul de ces facteurs limitants comme la lumière (Bannister, 1979) ou un sel nutritif (Droop, 1968).

En milieu pélagique, ces facteurs limitent souvent simultanément la croissance phytoplanctonique. En effet, en eaux stratifiées, les intensités lumineuses sont importantes dans les couches supérieures mais il y a peu de nitrates alors qu'en profondeur, la lumière est moins importante mais les nutriments plus concentrés. Entre les deux, ces facteurs sont en conditions suboptimales (peu de lumière, peu de nutriments).

Des études expérimentales (Rhee & Gotham, 1981) ont mis en évidence l'effet de l'interaction entre la lumière et les sels nutritifs sur la croissance au travers d'une adaptation physiologique appelée phénomène de compensation : lorsque la lumière devient limitante pour la croissance de la cellule, celle-ci peut compenser cette carence par une augmentation de la synthèse en pigments photosynthétiques. Ceux-ci étant riches en composés azotés, cette synthèse n'est possible que lorsque l'azote n'est pas limitant dans le milieu. Cette adaptation permet à la cellule de croître même lorsque les conditions sont suboptimales.

Notre travail avait pour objectif de poursuivre le développement d'un modèle préexistant (Eveillard, 2000), en corrigeant ses défauts structuraux. Au moyen d'une nouvelle étude qualitative, il s'agit de vérifier si ses nouvelles propriétés sont correctes, et de dégager des outils mathématiques permettant l'identification des paramètres. Il s'agit enfin de tester la validité du modèle aux travers de simulations dynamiques en utilisant les données obtenues lors d'expériences de double limitation sur *Rhodomonas salina* (Cryptophyceae).

I. Etude qualitative d'un modèle de croissance phytoplanctonique en chémostat

I.1. Contexte expérimental : le chémostat.

Le chémostat a été inventé par Monod, Novick et Szilard en 1950. Ce dispositif permet d'étudier la croissance de micro-organismes dans un milieu contrôlé. C'est un système ouvert: il se remplit et se vide en permanence, ce qui renouvelle en continu le milieu de culture et maintient la culture des micro-organismes suffisamment longtemps pour pouvoir étudier leur croissance.

L'expérimentateur maîtrise le débit entrant (le débit sortant est identique) pour contrôler le taux de croissance de la population. Le taux de dilution d correspond au rapport entre le débit et le volume du chémostat. L'équilibre de la culture repose sur l'épuisement d'un substrat qui devient le facteur limitant. Le milieu neuf est apporté par le flux entrant qui contient le facteur limitant à la concentration S_{in} . Les intensités lumineuses et la température sont également contrôlées.

Les données utilisées pour cette étude ont été obtenues lors d'expériences de doubles limitations à température constante réalisées par Emilie Le Floch (thèse en cours au Laboratoire d'Océanographie de Villefranche sur Mer). Ces manipulations ont consisté à faire varier l'intensité lumineuse dans une large gamme d'une expérience à l'autre et pour chaque expérience, à faire également varier la limitation en azote.

I.2. Formulation du modèle.

Les variables d'état ont été choisies de manière à obtenir un modèle de faible complexité dont les variables puisse facilement être intégrées dans un modèle hydrodynamique.. La variable C représente la concentration de

carbone particulaire dans le chémostat. Le carbone inorganique n'est pas représenté car il est généralement non limitant en milieu marin. Les trois autres variables sont liées à l'azote. Le modèle considère que le nitrate externe (de concentration S) est absorbé par la cellule et se répartit en 2 pools: l'azote associé aux molécules (apoprotéines) de chlorophylle (L : Azote dit chlorophyllien) et le reste, l'azote particulaire (N), la synthèse du premier se faisant à partir et au dépend du second. La somme $N+L$ représente l'azote particulaire total. Une hypothèse forte de ce modèle est que le rapport de la masse d'azote et de chromophores chlorophylliens dans une molécule de chlorophylle est constant et que, en conséquence, la variable L désigne également la concentration en chlorophylle dans le milieu, à un facteur f près. Il faut souligner que N , L et C sont des concentrations dans le chémostat et non des concentrations intracellulaires (voir glossaire). Le modèle est décrit par le système d'équations différentielles ordinaires (1) suivant:

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{S} = d \cdot (Sin - S) - \rho m \cdot \frac{S}{S + ks} \cdot C \\ \dot{N} = -d \cdot N + \rho m \cdot \frac{S}{S + ks} \cdot C - \boxed{a' \cdot k' \cdot N \cdot \frac{L}{C} + \beta \cdot L} \\ \dot{L} = -d \cdot L + \boxed{a' \cdot k' \cdot N \cdot \frac{L}{C}} - \beta \cdot L \\ \dot{C} = -d \cdot C + a' \cdot L - \lambda \cdot C \end{array} \right. \quad (5)$$

avec a' le taux de photosynthèse et k' , le taux de synthèse des pigments :

$$a' = \frac{\alpha \cdot I}{ki + I} \quad \text{et} \quad k' = \frac{kc \cdot kl}{kc + I} \quad (3)$$

Les modifications apportées au modèle initial (encadrées en pointillés) visent à rendre compatible ses propriétés mathématiques avec les données de la littérature et nos observations expérimentales. C'est ce que démontre ce chapitre.

1.3. Comportement qualitatif du modèle et de ses solutions à l'équilibre.

Les solutions du modèle à l'équilibre ont été calculées. Ensuite, nous avons étudié l'évolution de ces quantités lorsque le taux de dilution et/ou l'intensité lumineuse augmentent. Les résultats obtenus peuvent ainsi être comparés aux résultats expérimentaux.

Les expressions des quotas sont obtenues en quotientant les valeurs de variables d'état à l'équilibre. Pour résoudre les équations, nous considérons que nous pouvons considérer S^* négligeable devant Sin .

Taux de croissance à l'équilibre. le modèle ne formule pas de manière explicite le taux de croissance mais celui-ci peut être calculé à l'équilibre:

$$\mu = a' \cdot \frac{L}{C} - \lambda \quad (15)$$

Tableau I: Synthèse de l'action de la dilution et de la lumière sur l'évolution des différentes variables d'états à l'équilibre.

Solution à l'équilibre	augmentation du facteur	
	dilution d	lumière I
Nitrates (S^*)		
Azote particulaire non chlorophyllien (N^*)		
Azote particulaire chlorophyllien (L^*)		
Carbone particulaire (C^*)		

- *Quota chlorophyllien Q_L .*

Le calcul de Q_L à l'équilibre met en évidence une augmentation du quota chlorophyllien avec la dilution, en accord avec les observations. Cette décroissance correspond au phénomène de photoadaptation (Chalup & Laws, 1990; Geider *et al.*, 1998; Falkowski, 1997).

- *Quota en azote non chlorophyllien Q_N .*

On obtient une relation qui met en évidence une augmentation du quota en azote non chlorophyllien avec la dilution. Ce quota présente une valeur minimale pour une dilution nulle. Comme précédemment, ce quota atteint une valeur maximale lorsque le taux de dilution correspond au taux de croissance maximal du phytoplancton. Les bornes de ce quota, pour une intensité lumineuse donnée, sont donc :

$$\frac{\beta}{a \cdot k'} \leq Q_N^* \leq \frac{\mu_{\max} + \beta}{a \cdot k'} \quad (18)$$

- *Quota interne en azote.*

Ce quota correspond au rapport entre azote et carbone particulaires. Il équivaut également ici au quota de Droop quand le phytoplancton est mesuré par sa masse de carbone particulaire et s'exprime par la somme des relations (7) et (8) :

$$Q^* = Q_N^* + Q_L^* = \frac{N^* + L^*}{C^*} = \frac{d + \beta}{a \cdot k'} + \frac{d + \lambda}{a} \quad (21)$$

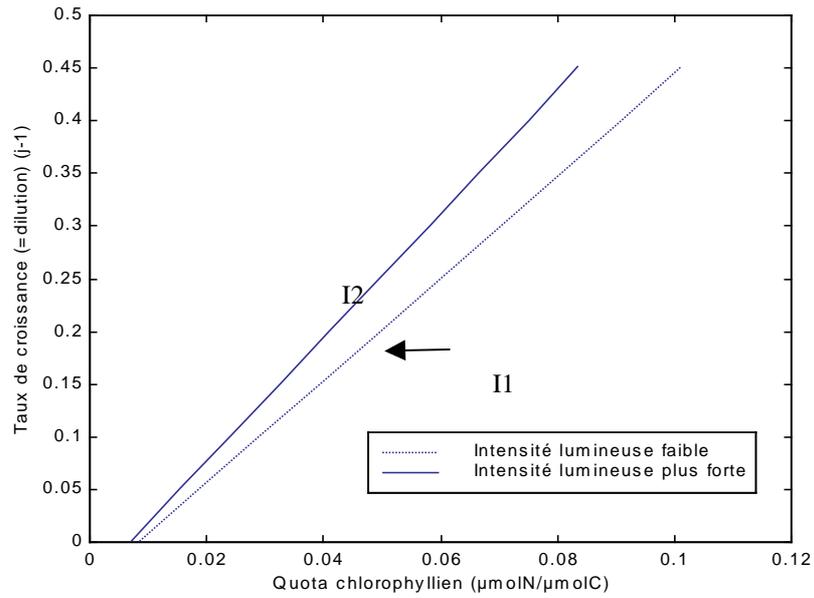


Figure 1: Evolution théorique du quota chlorophyllien simulé pour deux intensités lumineuses différentes. A dilution constante, le quota tend à diminuer lorsque l'intensité lumineuse augmente.

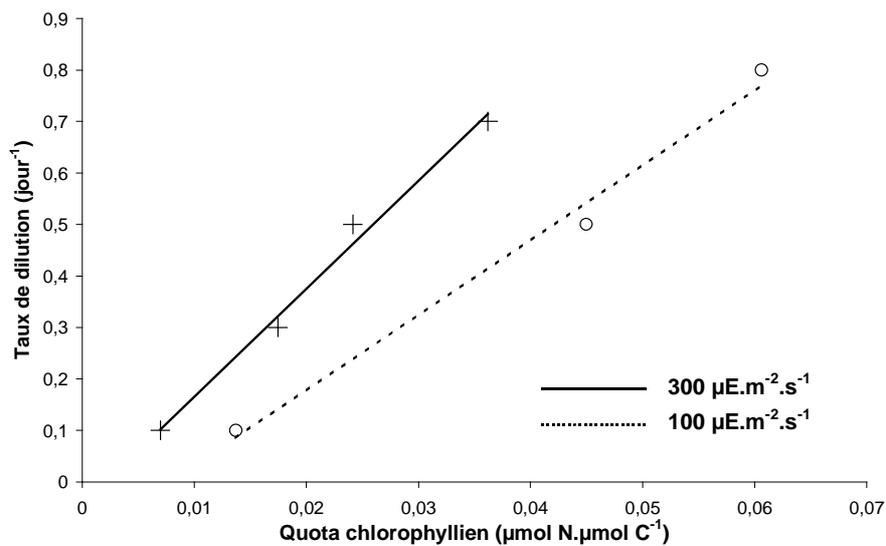


Figure 2: Relation entre le quota chlorophyllien estimé à partir des données expérimentales et le taux de dilution pour deux intensités lumineuses différentes.

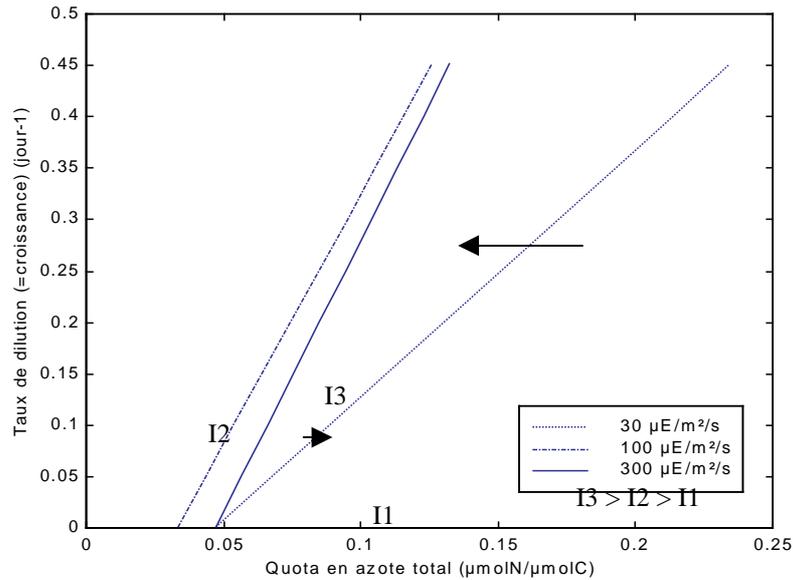


Figure 3: Evolution du quota interne en azote pour 3 intensités lumineuses différentes. Ce quota est d'abord décroissant puis croissant à mesure que les apports lumineux augmentent.

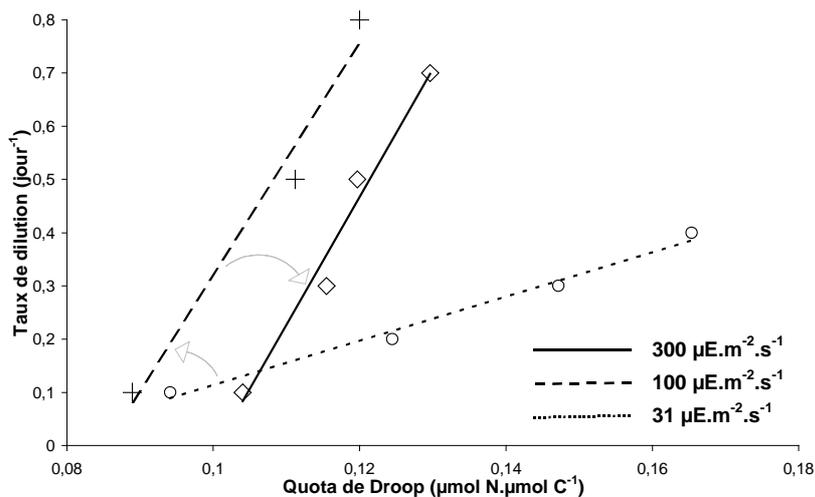


Figure 4: Evolution du quota interne en azote estimé à partir des données expérimentales, vis à vis de la lumière.

1.4. Conclusions

Le modèle présente globalement un comportement qualitatif satisfaisant, celui-ci étant en accord avec la littérature (Chalup & Laws, 1990; Geider *et al.*, 1998) et les données expérimentales. Cette étape a permis de dégager des critères qualitatifs permettant de valider le modèle.

Cependant, si le modèle est satisfaisant qualitativement, il est également nécessaire d'adopter une approche quantitative. En effet, il convient d'étudier si les valeurs des paramètres ont un ordre de grandeur raisonnable par rapport à ce qu'ils représentent. Cette approche sera intégrée dans l'étape d'identification. A partir des propriétés mathématiques qui viennent d'être dégagées, il s'agit maintenant de déterminer les valeurs des paramètres du modèle en confrontant ses propriétés aux données expérimentales.

II Identification des paramètres

L'étape d'identification a pour but de déterminer, à partir des données expérimentales, les valeurs des paramètres utilisés dans le modèle. Cette phase se décompose en deux étapes. Dans la première, des relations simples (relation linéaire par exemple) sont mises en évidence à partir des propriétés mathématiques du modèle. Ces relations combinent les variables d'états mesurées et les paramètres du système (intensité lumineuse, dilution). Lors de la seconde étape, ces relations sont vérifiées à l'aide des données expérimentales (ce qui constitue une validation qualitative du modèle) au travers de régressions. La pente et l'ordonnée à l'origine de chaque régression correspondent généralement à des expressions mathématiques combinant plusieurs paramètres du modèle. En combinant ces expressions et leurs valeurs entre elles ou avec celles obtenues pour d'autres relations, les différents paramètres sont identifiés petit à petit.

II.1. Nature et choix des données expérimentales utilisées.

Les mesures de nitrate, d'azote particulaire total (Nt), de carbone particulaire sont associées respectivement aux variables S, (N+L) et C pour le modèle. Les concentrations en azote particulaire chlorophyllien (L) ne sont pas mesurées mais elles peuvent être considérées comme étant proportionnelles à la concentration en chlorophylle a selon un facteur f ($L \approx f \cdot [Chla]$) qui n'est pas fourni dans la littérature. Ce facteur constitue donc un paramètre supplémentaire à identifier.

Par ailleurs, il n'existe pas de mesure d'azote particulaire non chlorophyllien (N). Nous ne disposons pas non plus de mesures du carbone particulaire lors d'expériences en milieu fermé (dilution nulle - batch). Sciandra *et al.* (1997) ont montré que le rapport entre le biovolume et la concentration en carbone particulaire reste constant pour différentes conditions de limitations par l'azote et la lumière chez *Dunaliella tertiolecta*. Par conséquent, nous estimerons les concentrations en carbone particulaire en batch à partir des données de biovolume. Celles-ci ne seront utilisées qu'en phase de batch pour l'ensemble des expériences.

Nous disposons de 4 séries de données réalisées pour des taux de dilution et des intensités lumineuses différentes. Chaque série comporte 2 expériences. Nous disposons par conséquent des données de 8 expériences.

II.2. Identification à l'équilibre.

Les solutions du modèle à l'équilibre font intervenir simultanément les termes d'intensité lumineuse I et de dilution d de façon relativement complexe ce qui rend très difficile l'emploi de méthodes mathématiques simples pour identifier les paramètres. Compte tenu des données disponibles et des propriétés du modèle à l'équilibre, l'expression des rapports entre N+L, C, L permet d'obtenir des termes plus simples mais qui restent dépendants de I et d . A partir de 2 valeurs de I (I_1, I_2) ou d (d_1, d_2) différentes, nous pouvons calculer les valeurs correspondantes pour le rapport considéré. En faisant la différence entre ces deux rapports, nous obtenons une relation qui ne dépend plus, respectivement, que de d ou I . Cette relation est alors suffisamment simple pour que les valeurs de ses paramètres soient obtenues par régression linéaire.

Cette méthode permet d'identifier les paramètres $k_i, k_l, k_c, f, \alpha, \beta$ et λ mais ne permet pas de déterminer les valeurs de ρ_m et k_s , ces termes n'apparaissant pas dans les relations précédemment mises en évidence.

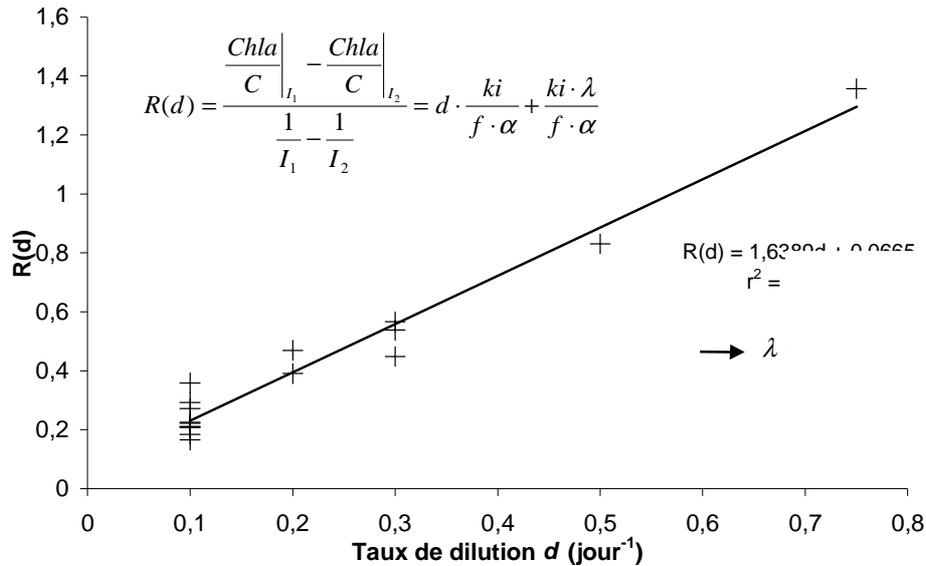


Figure 5: Exemple d'application aux données de la relation permettant l'identification de λ .

II.3. Identification en milieu fermé.

Nous avons vu que l'identification des paramètres à partir de relations à l'équilibre ne permet pas de déterminer les valeurs de ks et ρm , termes liés à l'absorption du substrat. Les mesures de la concentration en substrat à l'équilibre sont inexploitable car proches du seuil de détection de la méthode utilisée (autoanalyseur TECHNICON). Les données de substrats sont en revanche utilisables en phase de batch pour identifier ks et ρm .

II.4. Optimisation des paramètres.

Afin de réduire l'écart entre les sorties du modèle et les données expérimentales, nous avons recours à une méthode d'optimisation. Cette étape consiste à rapprocher les simulations des données expérimentales par une méthode algorithmique qui minimise un critère des moindres carrés ordinaires (MCO) :

Tableau IV: Valeurs estimées des paramètres du modèle avant optimisation.

Paramètre	Symbole	Unité	Valeur
<u>Absorption des nitrates</u>			
Taux d'absorption maximal	ρm	$\mu\text{mol N} \cdot \mu\text{mol C}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$	2,1
Coefficient de demi saturation de l'absorption	ks	$\mu\text{mol N} \cdot \text{L}^{-1}$	0,42
<u>Synthèse de pigments</u>			
Taux de synthèse maximal	kl	j^{-1}	6,91
Coefficient d'ajustement	kc	$\mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	32,7
<u>Photosynthèse</u>			
Taux de photosynthèse maximal	α	$\mu\text{mol C} \cdot \mu\text{mol N}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$	62,4
Coefficient de demi saturation	ki	$\mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	210,7
<u>Dégradation et respiration</u>			
Taux de respiration	λ	j^{-1}	0,041
Taux de dégradation des pigments	β	j^{-1}	0,334
facteur de conversion Azote chlorophyllien:chl a	f	$\mu\text{mol N} \cdot \mu\text{gChla}^{-1}$	0,31

Tableau V: Valeurs des paramètres après optimisation.

Paramètres	ρm ($\mu\text{molN} \cdot \mu\text{molC}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$)	ks ($\mu\text{molN} \cdot \text{L}^{-1}$)	kl (j^{-1})	kc ($\mu\text{E} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$)	α (j^{-1})	ki ($\mu\text{E} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$)	λ (j^{-1})	β (j^{-1})	f ($\mu\text{molN} \cdot \mu\text{gChla}^{-1}$)
Valeurs	0,5	0,43	6,59	33,0	24,1	208,5	0,054	0,345	0,43

III Confrontation simulations/données

Grâce à l'identification des paramètres, il devient possible d'étudier la cohérence des simulations vis à vis des données expérimentales afin de tester la validité quantitative du modèle. Nous considérons les données selon qu'elles ont servi ou non à l'identification des paramètres. En toute rigueur, la validation d'un modèle ne doit se réaliser qu'en le confrontant à un jeu de données qui n'a pas servi lors de son identification.

La confrontation des sorties du modèle aux données nous permet d'apprécier la validité de l'identification dans le cadre de simulations dynamiques. En effet, lors des étapes précédentes, l'identification des paramètres a été réalisée à l'équilibre. Une mauvaise adéquation du modèle aux observations peut être due à des paramètres mal identifiés et/ou à des défauts structurels du modèle. Si l'on admet que l'identification sélectionne *a priori* le meilleur jeu de paramètres, alors une inadéquation entre simulation et données est imputable à un défaut structurel du modèle. En confrontant les simulations aux données utilisées lors de l'identification, il est possible de dégager plus facilement ces défauts structurels avant d'entamer une validation avec des données qui n'ont pas servi à l'identification.

Nous avons réalisé, pour chaque jeu de données, une simulation dont les conditions initiales sont estimées à partir des données expérimentales du batch (il n'existe pas de mesure au tout début des expériences). La concentration initiale en carbone est posée comme étant égale à la valeur de C_0 des relations (34) et (36). Pour respecter les quotas et les conditions très limitantes de début d'expérience, les concentrations initiales N_0 et L_0 sont posées de façon que ces quotas soient minima. Enfin, S_0 est considéré comme étant égal à S_{in} .

Différences simulations/données à l'équilibre. L'ensemble des simulations présente des équilibres proches des données. Il est difficile de dégager une tendance particulière à la sur- ou sous-estimation vis à vis de la lumière ou de la dilution pour les différentes variables d'états. Cependant, aux faibles intensités lumineuses ($12-16 \mu\text{mole quanta} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$), il y a sous-estimation des concentrations en carbone particulaire et chlorophylle. Par ailleurs, pour ces deux variables certaines expériences semblent suggérer que ces variables semblent être surestimées aux faibles dilutions ($0,1 \text{ j}^{-1}$) et sous-estimées aux fortes dilutions ($0,7-0,8 \text{ j}^{-1}$). L'azote particulaire total est relativement bien représenté. Ceci implique que lorsque la chlorophylle est sous- ou surestimée, l'azote non chlorophyllien présente vraisemblablement une situation inverse. Ceci n'est toutefois pas vérifiable à cause de l'absence de données. Le calcul des quotas chlorophylliens et en azote particulaire total à l'équilibre est comparable aux données expérimentales : dans la plupart des cas de l'ordre de $0,1-0,2 \mu\text{mole N} \cdot \mu\text{mole C}^{-1}$.

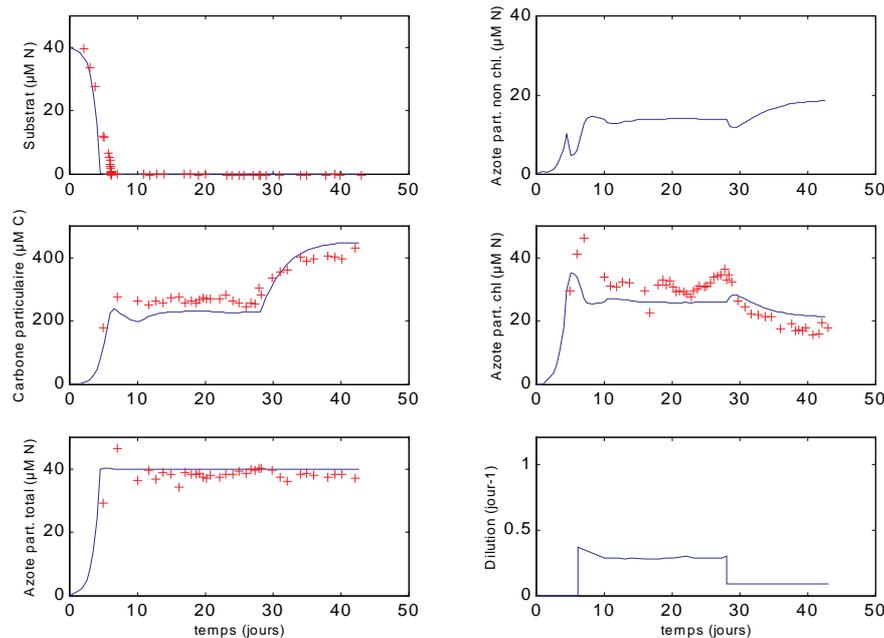


Figure 6: Confrontation des simulations aux données issues de l'expérience 4b00. ($I=32 \mu\text{mole quanta.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, $S_{in}=40 \mu\text{M N}$. Conditions initiales : $S_0:40 \mu\text{M N}$, $N_0:0,06 \mu\text{M N}$, $L_0:0,03 \mu\text{M N}$, $C_0:3,6 \mu\text{M C}$). La quantité totale de carbone fixée durant l'expérience est $4,91 \text{ mM C}$.

V Conclusions

Ce travail avait pour objectif d'améliorer et de valider un modèle préexistant de croissance phytoplanctonique en chémostat. L'approche qualitative proposée a permis de corriger les principaux défauts du modèle en modifiant sa formulation. Cette approche nous a également permis de définir une méthode simple et efficace permettant l'identification des paramètres du modèle. Des phases de validation qualitative et quantitative ont permis de dégager les qualités et défauts du nouveau modèle, tant en régime statique que dynamique. Le modèle présente un comportement qualitatif et quantitatif proche de celui des données expérimentales. Néanmoins, dans certaines conditions de luminosité ou de dilution faibles, il serait nécessaire de comparer les simulations avec d'autres mesures réalisées dans les mêmes conditions pour que le modèle puisse être validé de façon plus rigoureuse. Ce modèle est intéressant par la simplicité de sa formulation et par le fait qu'il reproduit bien le phénomène de compensation et les effets d'une double limitation lumière-azote. Il présente l'avantage d'utiliser peu de paramètres ce qui facilite son identification. L'absence de variables représentant les quotas, fréquentes lorsqu'il s'agit de simplifier ce genre de modèle est un atout supplémentaire car ces variables n'étant pas mesurables directement, elles constituent des freins à la validation de ces modèles. Il pourrait être intéressant d'améliorer la représentation de certains processus, notamment la respiration et la dégradation des pigments, tout en cherchant à limiter le nombre de paramètres.

Enfin, de part sa simplicité et son formalisme qui représente des concentrations de quantités mesurables en mer, ce modèle peut s'intégrer dans une structure plus complexe tel un système représentant les conditions physico-chimiques dans la colonne d'eau. Il pourrait alors servir à estimer la production du phytoplancton évoluant dans un contexte physique complexe, comme par exemple une couche de mélange en régime stratifié.

Bibliographie

- Bannister TT, 1979.** Quantitative description of steady state, nutrient-saturated algal growth including photoadaptation. *Limnol. Oceanogr.*, 24(1): 76-96.
- Chalup M.S., Laws E.A., 1990.** A test of the assumptions and predictions of recent microalgal growth models with the marine phytoplankter *Pavlova lutheri*. *Limnol. Oceanogr.*, 35(3): 583-596.
- Cloern J.E., Grenz C., Vidregar-Lucas L., 1995.** An empirical model of the phytoplankton chlorophyll: carbon ratio- the conversion factor between productivity and growth. *Limnol. Oceanogr.*, 40(7): 1313-1321.

- Droop M.R., 1968.** Vitamin B12 and marine ecology. IV. The kinetics of uptake growth and inhibition in *Monochrysis lutheri*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 48: 689-733.
- Eveillard D., 2000.** Modélisation de l'effet de la limitation conjuguée de la lumière et de l'azote sur la croissance autotrophe. Mémoire de DEA Océanologie Biologique et Environnement Marin - Université Paris VI. 32p.
- Falkowski P.G., Owens T.G., 1980.** Light-shade adaptation: two strategies in marine phytoplankton. *Plant Physiol.*, 66: 592-595.
- Falkowski P.G., Raven J.A., 1997.** Aquatic Photosynthesis. Blackwell science. 375p.
- Geider R.J., 1992.** Respiration: taxation without representation ? In P.G. Falkowski, A.D. Woodhead (eds). Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea. Plenum. pp333-359.
- Geider R.J., MacIntyre H.L., Kana T.M., 1998.** A dynamic regulatory model of phytoplanktonic acclimatation to light, nutrients and temperature. *Limnol. Oceanogr.*, 43(4): 679-694.
- Goldman J.C., Glibert P.M., 1983.** Kinetics of inorganic nitrogen uptake by phytoplankton. In E.J. Carpenter, D.G. Capone (eds). Nitrogen in the marine environment. Academic press. pp233-273.
- Laws E.A., Bannister, 1980.** Nutrient- and light-limited growth of *Thalassiosira fluviatilis* in continuous culture with implications for phytoplankton growth in the ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 25(3): 457-473.
- Monod J., 1950.** La technique de cultures continue : théorie et applications. *Ann. Inst. Pasteur*, 79: 390-410.
- Nelder A.J., Mead R., 1965.** A simplex method for function minimization. *Comp. J.*, 7: 308-313.
- Novick A., Szilard L., 1950.** Description of the chemostat. *Science*, 112: 715-716.
- Porcu J.F., 1995.** Effets conjugués de la lumière et des nutriments sur la croissance de *Dunaliella tertiolecta*. Mémoire de DEA Océanologie Biologique et Environnement Marin - Université Paris VI. 22p.
- Rhee G.Y., 1980.** Continuous culture in phytoplankton ecology. In M.R. Droop & H.W. Jannarch (eds). Advances in Aquatic Microbiology. Vol 2. Academic Press. pp151-203.
- Rhee G.Y., Gotham I.J., 1981.** The effect of environmental factors on phytoplankton growth : light and the interactions of light with nitrate limitation. *Limnol. Oceanogr.*, 26(4): 649-659.
- Scherrer B., 1984.** Biostatistique. Gaëtan Morin éditeur. Montréal. 850p.
- Sciandra A., Gostan J., Collos Y., Descola-Gros C., Leboulanger C., Martin-Jézéquel V., Denis M., Lefèvre D., Copin-Montégut C., Avril B., 1997.** Growth-compensating phenomena in continuous cultures of *Dunaliella tertiolecta* limited simultaneously by light and nitrate. *Limnol. Oceanogr.*, 42(6): 1325-1339.
- Sciandra A., Ramani P., 1994.** The steady states of continuous cultures with low rates of medium renewal per cell. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 178: 1-15
- Shuter, B., 1979.** A model of physiological adaptation in unicellular algae. *J. Theor. Biol.*, 78: 519-552.
- Tett P., Droop M.R., 1988.** Cell quota models and phytoplanktonic primary production. pp177-233. In J.W.T. Wimpenny (ed.), Handbook of laboratory model for microbial ecosystems . CRC.
- Zonneveld C., 1998.** A cell-based model for the chlorophyll *a* to carbon ratio in phytoplankton. *Ecol. Modelling*, 113(1-3): 55-70.

