

Caractéristiques photosynthétiques de *Chlorella sorokiniana* Shihira & Krauss, en relation avec l'intensité lumineuse et la température. Corrélation avec le taux de croissance

M. Belkoura¹

A. Dauta²

Mots clés : *Chlorella sorokiniana*, activité photosynthétique, lumière, température, taux de croissance.

Les taux d'assimilation photosynthétique du carbone ont été mesurés chez *Chlorella sorokiniana*, en relation avec l'intensité lumineuse et la température. Les profils de photosynthèse, ajustés par le modèle mathématique de Peeters & Eilers (1978), font apparaître l'existence d'une capacité photosynthétique optimale (Pmax) croissante avec la température et une inhibition plus ou moins prononcée aux fortes intensités lumineuses. La thermodépendance de Pmax et de l'intensité seuil de saturation de la photosynthèse par la lumière a été clairement établie. L'intensité lumineuse optimale de photosynthèse et l'intensité lumineuse optimale de croissance sont parfaitement corrélées. La possibilité de déterminer un taux de croissance à partir d'une mesure du carbone assimilé est également discutée.

Photosynthetic characteristics of *Chlorella sorokiniana* Shihira & Krauss, in relation to light intensity and temperature. Correlation with the growth rate

Keywords : *Chlorella sorokiniana*, photosynthetic activity, light, temperature, growth rate.

The relationship between photosynthetic rate and light intensity was measured at three temperatures for the green algae *Chlorella sorokiniana*. The profiles of photosynthesis, adjusted by the model of Peeters & Eilers (1978), demonstrate the increase of the optimal photosynthetic rate (Pmax) with temperature. The photo-inhibition of the photosynthetic rate was more or less pronounced at the higher light intensity. Pmax and the light intensity threshold for photosynthesis saturation were found to be temperature dependent. A strong correlation appears between the optimal light intensity for photosynthesis and the optimal light intensity for growth. The determination of the growth rate from the photosynthetic rate is discussed.

1. Introduction

En conditions d'autotrophie, la croissance des algues dépend étroitement de l'activité photosynthétique (Banse 1976, Harris 1978, Dauta 1982, Gibson & Foy 1983, Post et al. 1985, Feuillade & Feuillade 1987, Geider & Osborne 1992). Aussi, tous les paramètres environnementaux (lumière, température, CO₂, nutriments...) qui conditionnent le taux de croissance de ces algues, interviennent sur l'assimilation photosynthétique du carbone. Rhee (1980)

considère la lumière comme un substrat dans la mesure où elle constitue la source d'énergie. Par ailleurs, cet auteur explique que la température affecte la croissance en modifiant les vitesses des réactions enzymatiques, la configuration moléculaire des constituants cellulaires et d'autres phénomènes physiologiques, notamment l'activité photosynthétique. Dans la plupart des travaux (Jassby & Platt 1976, Lederman & Tett 1981, Iwakuma & Yasumo 1983, Coté & Platt 1984, Zevenboom & Mur 1984) axés essentiellement sur la recherche de modèles mathématiques décrivant l'évolution de l'activité photosynthétique en fonction de l'intensité lumineuse, les auteurs n'accordent que peu d'importance à l'influence de la température. Chez *Chlorella sorokiniana*, nous avons montré (Belkoura & Dauta 1992) l'existence d'une interaction complexe entre la lumière (intensité et photopériode) et la

1. Laboratoire de Physiologie Végétale, Faculté des Sciences Semlalia, Avenue du Prince Moulay Abdellah, BP S15, Marrakech, Maroc.

2. Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Paul-Sabatier, URA CNRS 695, 118, route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex, France.

température sur le taux de croissance. Les modèles mathématiques que nous proposons intègrent l'influence de ces 2 paramètres. Dans le présent travail, nous avons donc tenté d'apprécier l'influence des conditions héliothermiques sur l'activité photosynthétique de *Chlorella sorokiniana*. La finalité de cette étude était de vérifier l'existence d'une corrélation permettant d'estimer un taux de croissance par une mesure du carbone assimilé, ce qui autoriserait une méthode plus rapide que celle consistant à suivre la densité des cellules.

2. Matériel et méthodes

La souche de *Chlorella sorokiniana* est cultivée selon les conditions décrites par ailleurs (Belkoura & Dauta 1992).

La souche mère est maintenue en phase exponentielle de croissance par des repiquages fréquents (2 à 3 jours) sous une photopériode de 15/9 (15 heures de lumière pour 9 heures d'obscurité), une intensité lumineuse de $300 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ et une température de 30°C .

Dans les expériences destinées à la mesure de l'activité photosynthétique, les cultures en phase exponentielle de croissance sont préconditionnées pendant 2 jours à des faibles intensités lumineuses ($10 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) et à la température de l'expérience. Pour ces mesures, le milieu de culture est modifié par un mélange avec une eau naturelle minérale (Vittel), très chargée en HCO_3^- : cet ajout permet d'obtenir une alcalinité assez élevée ($100 \text{ mg CaCO}_3\cdot\text{l}^{-1}$), évitant des variations trop importantes du pH durant l'expérience et une diminution possible de la vitesse d'assimilation par une baisse trop rapide du substrat en carbone. Après un ajout de $^{14}\text{CO}_3\text{NaH}$ (concentration finale $10 \mu\text{Ci}\cdot\text{l}^{-1}$), la culture est répartie dans des flacons rodés de 60 ml, et placés dans une enceinte thermorégulée sous différentes intensités lumineuses comprises entre 0 et $820 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Après 90 minutes d'incubation, un volume de 15 ml de chaque flacon est filtré sur filtre en nitrate de cellulose d'une porosité de $0,45 \mu\text{m}$. Le filtre est ensuite rincé rapidement avec de l'eau minérale (3 fois 5 ml) et transféré immédiatement dans des fioles contenant du liquide scintillant (Ready Solv, HP/b, Beckman). La radioactivité du filtre est mesurée en scintillation liquide sur compteur à scintillation Beckman LS 133. Un témoin (bruit de fond) pris à $t = 0$ est déduit de la valeur obtenue. Les concentrations

en $^{12}\text{CO}_2$ ont été calculées à partir des valeurs de pH et d'alcalinité. Les pigments photosynthétiques ont été dosés par une méthode spectrophotométrique décrite par Marker et al. (1980), en utilisant de l'éthanol porté à ébullition pour l'extraction. Les résultats de P_{max} sont exprimés en $\text{mg C assimilé}\cdot(\text{mg Chla})^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$.

3. Résultats

La représentation des variations de l'activité photosynthétique en fonction de l'intensité lumineuse reçue, pour les 3 températures testées est donnée par la figure 1. Plusieurs formulations mathématiques de la courbe de saturation décrivant la variation du taux d'activité photosynthétique par unité de biomasse (P) en fonction de l'intensité (I) de la lumière ont été développées dans différents travaux (Talling 1957, Rodhe 1965, Vollenweider 1965, Bannister 1974, Jassby & Platt 1976, Peeters & Eilers 1978). Parmi ces modèles, l'équation de Peeters & Eilers (1978) (1) permet un bon ajustement aux points expérimentaux. L'équation proposée par ces auteurs prend en considération l'augmentation de l'activité photosynthétique avec l'intensité lumineuse d'une part, et rend compte du phénomène de photo-inhibition aux fortes intensités lumineuses d'autre part.

$$P = P_{\text{max}} * 2 * (1 + \beta) * I_r / (I_r^2 + 2 * \beta * I_r + 1) \quad (1)$$

avec $I_r = I/\text{lopt}$

Afin d'ajuster les courbes aux données expérimentales, nous avons dû identifier, pour chaque température, les paramètres P_{max} , lopt et β (Tableau 1).

Selon les différents modèles proposés dans la littérature, la forme des profils dépend de deux paramètres essentiels :

- la capacité photosynthétique optimale (P_{max})
- l'intensité seuil de saturation de la photosynthèse par la lumière (I_k).

L'évolution de P_{max} et de I_k avec la température (Fig. 2) met en évidence la thermodépendance positive de ces 2 paramètres, avec un Q_{10} égal à 2,3 pour P_{max} et 1,8 pour I_k .

La représentation graphique de $P_{\text{max}} = f(I_k)$ montre l'existence d'une corrélation positive entre ces 2 paramètres (Fig. 3). La pente de la courbe (α) reliant P_{max} et I_k exprime le rendement quantique de la photosynthèse ou l'efficacité photosynthétique : chez *C. sorokiniana* la valeur moyenne de α est égale à $0,07 \text{ mg C}\cdot(\text{mg Chla})^{-1}\cdot\text{h}^{-1}\cdot(\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})^{-1}$ ou encore $19 \text{ mg C}\cdot(\text{mg Chla})^{-1}\cdot\text{E}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$.

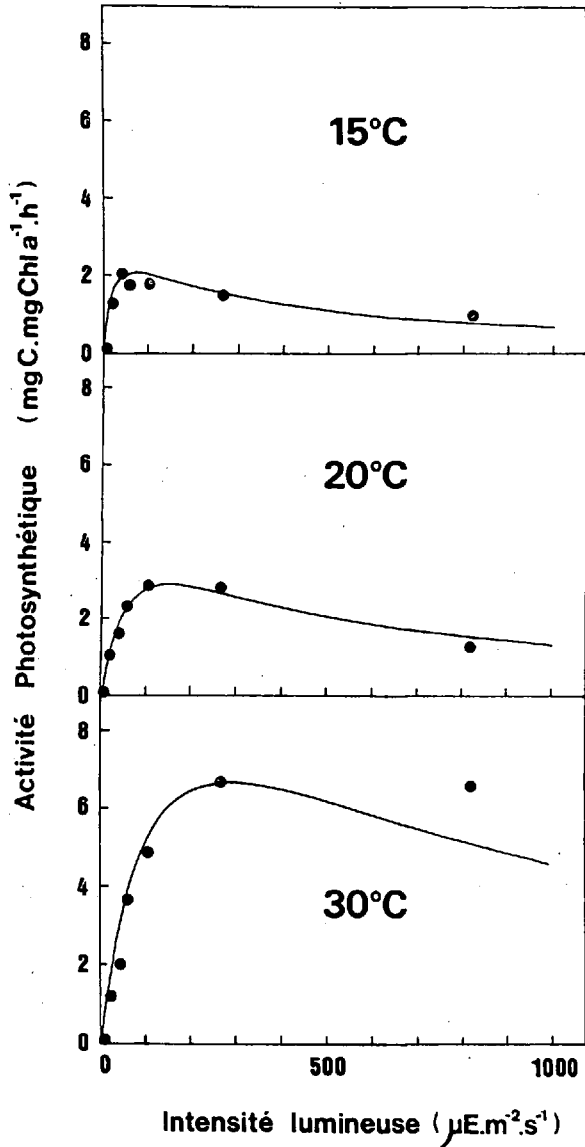


Fig. 1. Variations de l'activité photosynthétique en fonction de l'intensité lumineuse et de la température (--- ajustement par le modèle de Peeters & Eilers 1978).

Fig. 1. Variations of the photosynthetic activity with light intensity and temperature (--- adjustment to the model of Peeters & Eilers 1978).

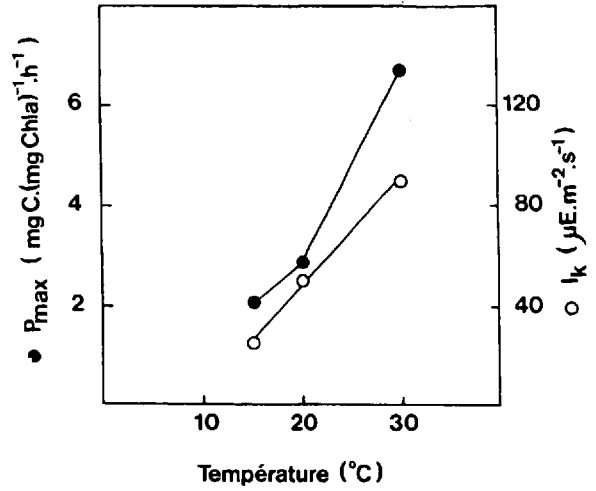


Fig. 2. Paramètres de la photosynthèse. Evolution de Pmax et de lk en fonction de la température.

Fig. 2. Parameters of photosynthesis. Changes in Pmax and lk in relation to temperature.

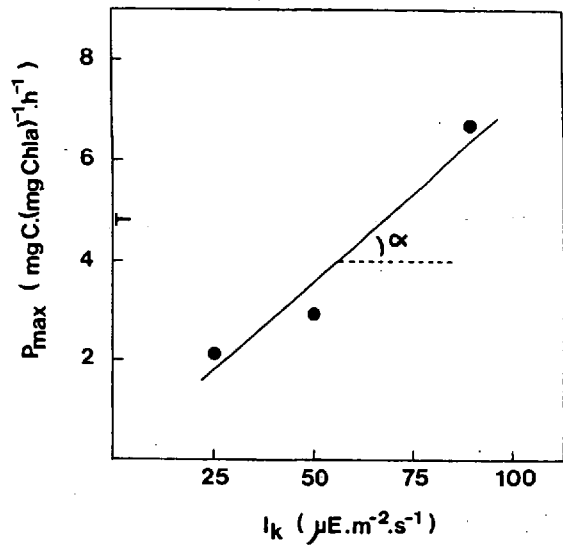


Fig. 3. Variations de Pmax en fonction de lk. Détermination du rendement quantique (α).

Fig. 3. Variations of Pmax in relation to lk. Determination of quantum efficiency (α).

Tableau 1. Paramètres du modèle P = f (I) ajustés au modèle de Peeters & Eilers (1978).

Table 1. Parameters of model P = f (I) adjusted to the model of Peeters & Eilers (1978).

Température (°C)	15	20	30
Pmax (mg C · mg Chla ⁻¹ · h ⁻¹)	2,08	2,89	6,70
lopt (μE · m ⁻² · s ⁻¹)	70	150	290
β	2	1	1

Un autre paramètre [$lopt_{(PS)}$] peut être déterminé sur les courbes de photosynthèse en fonction de l'éclairement. Malgré les effets toujours possibles du préconditionnement des cultures (Dauta 1982), ce paramètre est très voisin (Fig. 4) de [$lopt_{(T)}$] défini précédemment (Belkoura & Dauta 1992).

Les données de l'assimilation photosynthétique du carbone peuvent être utilisées pour calculer un taux de croissance μ de la population (Dauta 1982). Si l'on estime que le carbone cellulaire représente une constante pour une espèce donnée, tout doublement de ce stock implique une division cellulaire. Le facteur de multiplication q du carbone cellulaire est tel que :

$$q = e^{\mu} \text{ avec } e^{\mu} = 2^p \quad (2)$$

(p = nombre de divisions par jour)

Si dC/dt représente le taux de photosynthèse nette de la population d'algues, il est possible de déduire un taux de croissance (Eppley 1968, Peterson 1978, Capblancq 1982, Dauta 1982) :

$$\mu = (1/dt) * \ln(1 + dC/C) \quad (3)$$

où C représente le carbone cellulaire

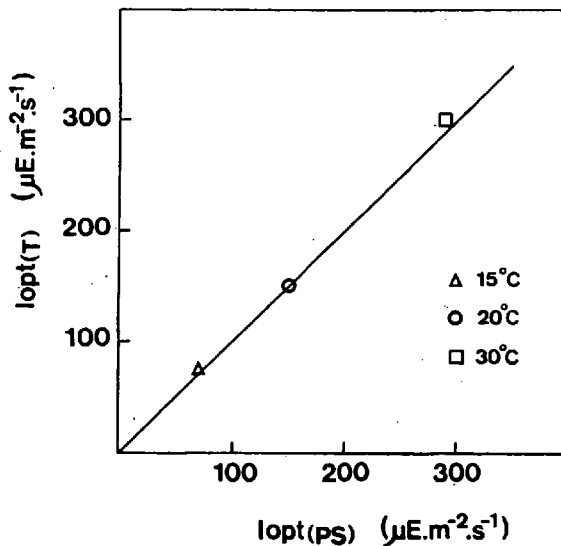


Fig. 4. Comparaison entre l'intensité lumineuse optimale de photosynthèse [$lopt_{(PS)}$] et l'intensité lumineuse optimale de croissance [$lopt_{(T)}$].

Fig. 4. Comparison between optimal light intensity for photosynthesis [$lopt_{(PS)}$] and optimal light intensity for growth [$lopt_{(T)}$].

L'application aux valeurs mesurées pour un cycle d'éclairement de 15 heures, et en supposant que le rapport respiration/ P_{max} est similaire à celui déterminé chez *Chlorella vulgaris* Beiger ($R/P_{max} = 0,1$; Piquemal 1990) s'écrit :

$$\mu = \ln [1 + (15 * P_{max} - 24 * R)/C] \quad (4)$$

avec μ exprimé en jour

La figure 5 donne la comparaison entre le taux de croissance calculé [μ_{mod}] par le modèle de Peeters & Eilers (1978) à partir des données obtenues précédemment (Belkoura & Dauta 1992) et celui calculé d'après l'assimilation du carbone [μ_{ca}]. La corrélation entre les deux expressions de μ est bonne (coefficient de corrélation voisin de 1). En revanche, il n'y a pas d'équivalence parfaite entre [μ_{mod}] et [μ_{ca}], en particulier pour des températures élevées (30°C) où le calcul par le carbone assimilé prévoit un taux de croissance plus faible (Fig. 5).

4. Discussion

Depuis près d'un demi siècle, les algues du genre *Chlorella* ont servi de modèle dans les études physiologiques et biochimiques (Cf. revue de Oh-Hama

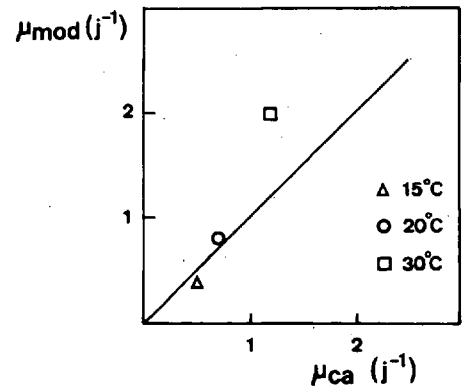


Fig. 5. Comparaison entre le taux de croissance [μ_{ca}] calculé à partir de P_{max} et le taux de croissance [μ_{mod}] calculé par modélisation.

Fig. 5. Comparison between the growth rate [μ_{ca}] determined from the P_{max} values and the growth rate [μ_{mod}] calculated from a model.

& Miyachi 1988). La multitude de travaux réalisés par un des pionniers de ce genre montre cependant l'existence d'une très grande diversité de réponses des différentes espèces, voire des différentes souches d'une même espèce, vis-à-vis des facteurs environnementaux (Kessler 1965, 1967, 1972 a et b, 1974, 1976, 1978, 1980, 1985, 1986, liste non exhaustive). Dans des travaux antérieurs (Belkoura & Dauta 1992) nous avons mis en évidence la spécificité du comportement de la souche marocaine de *Chlorella sorokiniana* en relation avec les conditions héliothermiques du milieu. L'étude présentée dans cet article constitue la suite logique à ces recherches ; elle représente en conséquence une contribution supplémentaire dans la connaissance des interactions de la lumière et de la température sur l'activité photosynthétique de cette microalgue, et des relations qui existent entre l'assimilation photosynthétique du carbone et le taux de croissance.

Les résultats obtenus montrent que *Chlorella sorokiniana* se caractérise par une capacité photosynthétique (P_{max}) 2,5 (à 15°C) à 4,5 (à 30°C) fois plus importante par rapport à une espèce du même genre (*Chlorella vulgaris* Beiger, Piquemal 1990). Ce paramètre semble donc être une caractéristique spécifique de chacune des espèces. En effet, chez d'autres Chlorophycées, Dauta (1982) rapporte des valeurs de P_{max} variant de 0,88 (*Scenedesmus quadricauda* Chod., à 15°C) à 13,6 mg C assimilé.(mg Chla)⁻¹.h⁻¹ (*Dictyosphaerium pulchellum* Wood., à 30°C). Pour les Cyanophycées, la capacité photosynthétique est généralement plus faible (de l'ordre de 1 à 4 mg C.(mg Chla)⁻¹.h⁻¹ ; Dauta 1982, Piquemal 1990) mais peut varier dans une assez large mesure [jusqu'à 8,6 mg C.(mg Chla)⁻¹.h⁻¹] en fonction des conditions de préconditionnement à la lumière (Foy & Gibson 1982a).

L'augmentation de P_{max} avec la température, observée également dans d'autres travaux (Dauta 1982, Reynolds 1984, Post et al. 1985, Piquemal 1990), correspond à un Q_{10} voisin de 2, ce qui est en accord avec les données de la littérature (Jewson 1976, Capblancq 1982, Dauta 1982).

En ce qui concerne l'intensité seuil de saturation de la photosynthèse par la lumière (I_k), les valeurs déterminées pour *Chlorella sorokiniana*, s'insèrent dans la gamme assez large (allant de 20 à 320 $\mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) définie par plusieurs auteurs (Harris 1978, Dauta 1982, Foy & Gibson 1982 a, b,

Reynolds 1984) quoique Collins & Boylen (1982) aient rapporté des valeurs de I_k pouvant atteindre 600 $\mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (à 40°C) pour *Anabaena variabilis*. La thermodépendance positive de I_k est cependant la règle générale pour toutes les espèces étudiées.

Le comportement similaire de P_{max} et de I_k en fonction de la température suppose que le rendement quantique (α) est relativement constant. Chez *Chlorella sorokiniana*, l'efficacité photosynthétique n'est pas affectée de manière significative par le facteur thermique. Cette observation rejoint celle de Post et al. (1985) sur *Oscillatoria agardhii* Gomont. D'après Reynolds (1984), le rendement quantique est très variable d'une espèce à l'autre, mais se situe en général entre les valeurs extrêmes de 2 et 37 mg C.(mg Chla)⁻¹.E⁻¹.m⁻². Considéré pendant longtemps comme une constante physiologique spécifique, des études récentes ont montré que α était susceptible de varier en fonction des conditions de préconditionnement à la lumière (Foy & Gibson 1982a), de la photopériode (Foy & Gibson 1982b) et des carences en azote ou en phosphore (Osborne & Geider 1986, Herzig & Falkowski 1989, Piquemal 1990).

La recherche d'une relation éventuelle entre l'activité photosynthétique et le taux de croissance a abouti à la mise en évidence d'une corrélation positive entre ces 2 paramètres. Cependant, les informations fournies par les mesures de photosynthèse restent difficiles à interpréter, en particulier si l'on prend en considération les problèmes posés par le préconditionnement à la lumière. En effet, Foy & Gibson (1982a) ont montré que la capacité photosynthétique (P_{max}) pouvait être réduite d'un facteur compris entre 11 et 67 % lorsque les cultures étaient préconditionnées à des faibles intensités lumineuses de l'ordre de 30 $\mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Au-delà de ce problème, la conversion des taux de photosynthèse en taux de croissance suppose également la prise en compte de paramètres tels que le quota cellulaire en carbone et la respiration (considérés comme constants dans l'équation 4). Or ces paramètres sont susceptibles de varier au cours d'un cycle de développement et en fonction des conditions environnementales (température, intensité lumineuse, nutriments...). Chez *Chlorella vulgaris* Beiger, les travaux de Piquemal (1990) ont montré que le quota cellulaire en carbone subissait des fluctuations (de 250 à 650 $\mu\text{g.mg}^{-1}$) en fonction des conditions thermiques du milieu, de l'intensité lumineuse reçue par la culture et de la disponibilité en nutriments (azote

et phosphore). Par ailleurs, de nombreux auteurs ont souligné que la respiration était une fonction complexe de la température (Collins & Boylen 1982, Verity 1982), de la photopériode (Enright & Craigie 1981, Verity 1982), de la densité des cultures (Bindloss 1974), de la taille des cellules (Banse 1976), de l'âge de la culture (Sharp et al. 1980) et de l'état nutritionnel (Piquemal 1990). Malgré ce nombre impressionnant d'incertitudes, qui démontrent la nécessité de poursuivre les recherches sur ces problèmes, on peut considérer que les mesures de production donnent des informations sur les potentialités de développement d'une population en fonction de la lumière et de la température, à défaut d'une mesure du taux de croissance réel.

Remerciements

Cette étude a été réalisée au Laboratoire d'Hydrobiologie de Toulouse dans le cadre d'un stage financé par l'AUPELF (Association des Universités Partiellement ou Entièrement de Langue Française).

Travaux cités

- Bannister T.T. 1974. — Production equations in terms of chlorophyll concentration, quantum yield and upper limit to production. *Limnol. Oceanogr.*, 19 : 1-12.
- Banse K. 1976. — Rates of growth, respiration and photosynthesis of unicellular algae as related to cell size - a review. *J. Phycol.*, 12 : 135-140.
- Belkoura M. & Dauta A. 1992. — Interaction lumière-température et influence de la photopériode sur le taux de croissance de *Chlorella sorokiniana* Shihira & Krauss. *Annls Limnol.*, 28 (2) : 101-107.
- Bindloss C. 1974. — Primary productivity of phytoplankton in Loch Even, Kinross. *Proc. R. Soc. Edimb. B.*, 74 : 157-181.
- Capblancq J. 1982. — Phytoplankton et production primaire. In *Ecologie du plancton des eaux continentales*. Pourriot R. (Ed.), Masson, Paris : 1-48.
- Collins C.D. & Boylen C.W. 1982. — Physiological responses of *Anabaena variabilis* (Cyanophyceae) to instantaneous exposure to various combinations to light intensity and temperature. *J. Phycol.*, 18 : 206-216.
- Coté B. & Platt T. 1984. — Utility of the light-saturation curve as an operational model for quantifying the effects of environmental conditions on phytoplankton photosynthesis. *Mar. Ecol. (Prog. Ser.)*, 18 : 57-66.
- Dauta A. 1982. — Conditions de développement du phytoplankton. Étude comparative du comportement de huit espèces en culture. 1. Détermination des paramètres de croissance en fonction de la lumière et de la température. *Annls Limnol.*, 18 (3) : 217-262.
- Enright C.T. & Craigie J.S. 1981. — Effects of temperature and irradiance on growth and respiration of *Chondrus crispus* Stackh. In *10 International Seaweed Symposium Preceedings*. Levring T. (Ed.), Berlin, 271-276.
- Eppley R.W. 1968. — An incubation method for estimating the carbon content of phytoplankton in natural samples. *Limnol. Oceanogr.*, 13 : 574-582.
- Feuillade J.B. & Feuillade M. 1987. — Modelling steady-state growth and photosynthesis rates of *Oscillatoria rubescens* continuous cultures in relation to temperature and irradiance. *J. Plankton Res.*, 9 (3) : 445-457.
- Foy R.H. & Gibson C.E. 1982a. — Photosynthetic characteristics of planktonic blue-green algae : the response of twenty strains grown under high and low light. *Br. phycol. J.*, 17 : 169-182.
- Foy R.H. & Gibson C.E. 1982b. — Photosynthetic characteristics of planktonic blue-green algae : changes in photosynthetic capacity and pigmentation of *Oscillatoria redekei* Van Goor under high and low light. *Br. phycol. J.*, 17 : 183-193.
- Geider R.J. & Osborne B.A. 1992. — *Algal photosynthesis : the measurement of algal gas exchange*. Chapman & Hall, New York, London, 256 p.
- Gibson C.E. & Foy R.H. 1983. — The photosynthesis and growth efficiency of a planktonic blue-green alga, *Oscillatoria redekei*. *Br. phycol. J.*, 18 : 39-45.
- Harris G.P. 1978. — Photosynthesis, productivity and growth : the physiological ecology of photoplankton. *Ergebnisse der Limnologie*, 10 : 1-163.
- Herzig R. & Falkowski P.G. 1989. — Nitrogen limitation in *Isochrysis galbana* (Haptophyceae). I. Photosynthetic energy conversion and growth efficiencies. *J. Phycol.*, 25 : 462-471.
- Iwakuma T. & Yasumo M. 1983. — A comparison of several mathematical equations describing photosynthesis-light curves for natural phytoplankton populations. *Arch. Hydrobiol.*, 97 : 208-226.
- Jassby A.D. & Platt T. 1976. — Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 21 : 540-547.
- Jewson D.H. 1976. — The interaction of components controlling net phytoplankton photosynthesis in a well-mixed lake (Lough Neagh, Northern Ireland). *Freshwat. Biol.*, 6 : 551-576.
- Kessler E. 1965. — Physiologische und biochemische Beiträge zur Taxonomie der Gattung *Chlorella*. I. Säureresistenz als taxonomisches Merkmal. *Arch. Mikrobiol.*, 52 : 291-296.
- Kessler E. 1967. — Physiologische und biochemische Beiträge zur Taxonomie der Gattung *Chlorella*. III. Merkmale von 8 autotrophen Arten. *Arch. Mikrobiol.*, 55 : 346-357.
- Kessler E. 1972a. — Physiologische und biochemische Beiträge zur Taxonomie der Gattung *Chlorella*. VI. Verwertung organischer Kohlenstoff-Verbindungen. *Arch. Mikrobiol.*, 85 : 153-158.
- Kessler E. 1972b. — Physiologische und biochemische Beiträge zur Taxonomie der Gattung *Chlorella*. VII. Die Thermophilie von *Chlorella vulgaris* f. *teriat* Fott et Novakova. *Arch. Mikrobiol.*, 87 : 243-248.
- Kessler E. 1974. — Physiologische und biochemische Beiträge zur Taxonomie der Gattung *Chlorella*. IX. Salzresistenz als taxonomisches Merkmal. *Arch. Mikrobiol.*, 100 : 51-56.
- Kessler E. 1976. — Comparative physiology, biochemistry, and the taxonomy of *Chlorella* (Chlorophyceae). *Plant Syst. Evol.*, 125 : 129-138.
- Kessler E. 1978. — Physiological and biochemical contributions to the taxonomy of the genus *Chlorella*. XII. Starch hydrolysis and key for the identification of 13 species. *Arch. Mikrobiol.*, 119 : 13-16.

- Kessler E. 1980. — Mass culture of *Chlorella* strains under conditions of high salinity, acidity, and temperature. *Algological Studies*, 26 : 80-86.
- Kessler E. 1985. — Upper limits of temperature for growth in *Chlorella* (Chlorophyceae). *Plant Syst. Evol.*, 151 : 67-71.
- Kessler E. 1986. — Limits of growth of five *Chlorella* species in the presence of toxic heavy metals. *Algological Studies*, 42 : 123-128.
- Lederman T.C. & Tett P. 1981. — Problems in modelling in photosynthesis- light relationship for phytoplankton. *Bot. Mar.*, 24 : 125-134.
- Marker A.F.H., Nush E.A. & Riemann B. 1980. — The measurements of photosynthetic pigments in freshwater and standardization of methods : conclusions and considerations. *Ergeb. Limnol.*, 14 : 91-106.
- Oh-Hama T. & Miyachi S. 1988. — *Chlorella*. In *Micro-algal biotechnology*. Borowitzka M.A. & Borowitzka L.J. (Eds.), Cambridge University Press, London, p. 3-26.
- Osborne B.A. & Geider R.J. 1986. — Effects of nitrate limitation on photosynthesis in the diatom *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin (Bacillariophyceae). *Plant Cell Environ.*, 9 : 617-625.
- Peeters J.C. & Eilers P. 1978. — The relationship between light intensity and photosynthesis : a simple mathematical model. *Hydrobiol. Bull.*, 12 : 134-136.
- Peterson B.J. 1978. — Radiocarbon uptake, its relation to net particulate carbon production. *Limnol. Oceanogr.*, 23 : 179-184.
- Piquemal F. 1990. — *Contribution à l'étude écophysiological de quelques espèces d'algues en culture*. Thèse Doctorat Université Paul Sabatier, Toulouse III, France.
- Post A.F., De Witt R. & Mur L.R. 1985. — Interactions between temperature and light intensity on growth and photosynthesis of the cyanobacterium *Oscillatoria agardhii*. *J. Plankton Res.*, 7 : 487-495.
- Reynolds C.S. 1984. — *The ecology of freshwater phytoplankton*, Cambridge University Press, London. Beck E., Birks H.J.B. & Connor E.F. (Eds), 334 p.
- Rhee G.Y. 1980. — Continuous culture in phytoplankton ecology. *Adv. Aquat. Microbiol.*, 2 : 151-203.
- Rodhe W. 1965. — Standard correlations between pelagic photosynthesis and light. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol. (suppl.)*, 18 : 365-381.
- Sharp J.H., Underhill P.A. & Frake A.C. 1980. — Carbon budgets in batch and continuous cultures : how can we understand natural physiology of marine phytoplankton ? *J. Plankton Res.*, 3 : 213-222.
- Talling J.F. 1957. — The phytoplankton as a compound photosynthetic system. *New Phytol.*, 56 : 133-149.
- Verity P.G. 1982. — Effects of temperature, irradiance and daylength on the marine diatom *Leptocylindricus danicus* Cleve. III. Dark respiration. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 60 : 197-207.
- Vollenweider R.A. 1965. — Calculation models of photosynthesis depth curves and some implications regarding day rates estimates in primary production measurement. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol. (suppl.)*, 18 : 427-457.
- Zevenboom W. & Mur L.R. 1984. — Growth and photosynthesis response of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* in relation to photoperiodicity and irradiance. *Arch. Microbiol.*, 139 : 232-239.