



HAL
open science

**VADE MECUM POUR LA RECHERCHE EN
BIOTECHNOLOGIE DES ALGUES - Version du 19 septembre
2005**

A Muller-Feuga

► **To cite this version:**

A Muller-Feuga. VADE MECUM POUR LA RECHERCHE EN BIOTECHNOLOGIE DES ALGUES - Version du 19 septembre 2005. 2005. <hal-04723606>

HAL Id: hal-04723606

<https://hal.science/hal-04723606v1>

Submitted on 7 Oct 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

Vade mecum pour la recherche en biotechnologie des algues

Version du 19 septembre 2005

Arnaud Muller-Feuga

Introduction

La pratique de la biotechnologie des micro-organismes, et notamment des microalgues, nécessite d'avoir présent à l'esprit ou d'accès facile un certain nombre de notions fondamentales, de définitions et de principes comme autant d'outils de travail. Le but du présent recueil est de les rassembler.

La forme utilisée se veut complète, et aussi précise que possible dans les explications, au risque que certains développements paraîtront parfois superflus. Mais les lecteurs non-initiés pourront ainsi trouver ici les explications qui leur manquent. Et des rappels sont parfois utiles à ceux pour qui ces notions sont plus familières.

Le contenu de ce manuel n'est pas figé et subira encore de nombreuses modifications. Le but recherché étant d'y inclure toute information utile à la conduite des travaux de recherche en physiologie des algues et pour la conception des systèmes de production d'algues. Son contenu devra évoluer avec le progrès des techniques et la connaissance.

C'est pourquoi la forme électronique nous a paru la plus appropriée. Les liens automatiques permettent, en cliquant dessus, d'accéder directement aux éléments recherchés. Un index vient compléter l'accessibilité aux informations.

Afin de faciliter la recherche des connaissances utiles, nous les avons séparées en deux grandes catégories :

- l'être vivant et son comportement par rapport à l'environnement,
- la caractérisation physico-chimique de l'environnement de l'être vivant.

A. Muller-Feuga

Sommaire

Introduction.....	1
Sommaire	2
Les microalgues	5
Caractères généraux des microalgues.....	6
Les métabolites bioactifs.....	8
Les acides gras poly-insaturés à longue chaîne.....	9
Les caroténoïdes.....	9
La symbiose : une source majeure de métabolites bioactifs.....	11
Rendons aux microalgues.....	11
La théorie de l'endosymbiose.....	11
Eléments de stratégie de recherche et développement ?.....	11
Le génome des microalgues.....	12
La biologie des algues.....	13
Photosynthèse.....	13
Equation de la photosynthèse.....	13
Rendement d'utilisation des substrats.....	14
Couverture des besoins en N et P.....	15
Stœchiométrie de la réaction.....	15
L'azote engagé dans les protéines.....	15
Rendement photosynthétique.....	16
Croissance des algues.....	17
Croissance d'une population d'algues.....	17
Les régimes d'entretien des cultures.....	17
Le régime dit « en batch » :.....	17
Le régime dit « en continu » :.....	17
Les mécanismes de la croissance des micro-organismes.....	17
Notion de croissance spécifique.....	17
Conséquences pratiques.....	18
Temps de doublement.....	20
Les phases de la croissance en batch.....	20
Le régime continu.....	20
Taux de dilution.....	20
Temps de séjour.....	21
Equation d'état.....	21
Production par unité de temps.....	21
Culture en batch.....	22
Culture en continu.....	22
Productivité.....	22
L'influence des facteurs du milieu.....	24
Influence de la disponibilité en lumière.....	24
Variation de disponibilité d'un élément nutritif au cours d'une culture.....	26
L'influence de la température.....	28
Autres facteurs influençant la croissance.....	29
pH.....	29
Carbone inorganique total (CIT).....	30
Agitation.....	30
Métabolites.....	30

Oxygène	31
Les productions de microalgues.....	32
Les principales productions.....	32
Spiruline	32
Chlorelle.....	32
Aquaculture.....	32
Autres productions	33
Les systèmes de production.....	33
Les photobioréacteurs tubulaires industriels	34
L'installation de Klötze (Allemagne).....	34
Algatechnologies (Israël)	35
Les marchés.....	36
La technologie.....	36
Les tendances technologiques	38
Conduite des cultures en continu.....	39
Densité cellulaire optimale (Optimal cell density).....	39
Dilution différée.....	39
Le milieu physique des algues	41
Caractérisation de la lumière.....	41
La lumière solaire.....	41
Expression physique de la lumière	41
Expression de la lumière par référence à l'œil humain	43
Mesure de rayonnement photosynthétique.....	45
Les outils de mesure.....	46
Correspondances entre grandeurs physiques et grandeurs oculaires	46
Disponibilité de la lumière en milieu absorbant.....	47
La loi de Beer-Lambert :	47
Transmission ou Transmittance :	48
Absorbance ou Absorption :	48
Densité optique.....	48
Hydraulique, hydrodynamique.....	49
Conservation de la masse	49
La loi de Bernoulli	49
Viscosité.....	50
Pertes de charge.....	51
Le nombre de Reynolds.....	51
La turbulence.....	51
Les gaz impliqués dans la photosynthèse.....	52
Notion de pression.....	52
Composition de l'atmosphère actuelle.....	52
Solubilité des gaz dans l'eau	53
Le gaz carbonique ou dioxyde de carbone	53
Concentrations maximales de l'oxygène dans l'eau.....	56
Concentrations saturantes de l'oxygène dans l'eau en équilibre avec l'air	56
Pourcentage de saturation.....	57
Mesure de la concentration en oxygène dissous.....	58
Le transfert gaz-liquide dans les bioréacteurs	59
Le coefficient volumétrique de transfert de masse $K_L a$	59
Les données de la littérature.....	60
Détermination expérimentale du $K_L a$	60
Gazosiphon.....	61
Grandeurs physiques, dimensions et unités de mesure.....	62
Le système international.....	62
Les autres grandeurs.....	62

Les puissances de 10	63
Classification périodique des éléments	63
Equivalence des unités de taille et de poids du génome :	63
Bibliographie	64
Index	70

Les microalgues

Les microalgues sont des microorganismes photosynthétiques de nature procaryote (cyanobactéries, prochlorophycées) et eucaryote. Elles constituent le phytoplancton qui est à la base de la chaîne alimentaire aquatique et supporte notamment la totalité de la production de la pêche maritime mondiale, soit quelque 100×10^6 t par an. La production phytoplanctonique annuelle des océans a été estimée à 10^{11} t poids sec (Pauly & Christensen, 1995; Longhurst et al., 1995). Avec 11 phyla et 29 classes, la diversité des microalgues est particulièrement abondante (Hoeck et al., 1995). Une seule lignée proche des Chlorophytes a réussi à s'adapter à la plupart des habitats terrestres émergés en se vascularisant et en se dressant sur une tige. Elle a donné 2 phyla et 12 classes de plantes vasculaires. Le nombre de 30.000 espèces de microalgues décrites à ce jour est destiné à augmenter au fur et à mesure des découvertes, et le nombre total de 200.000 espèces est anticipé (Norton et al., 1996). Leur intérêt industriel étant examiné, il est important de préciser que 11.000 souches issues de 3.000 espèces de microalgues sont actuellement conservées dans des collections de cultures de par le monde (Andersen, 1996; Day, 1996). Cela représente le plus fort pourcentage d'espèces conservées in-vitro de tous les groupes de microorganismes (Skulberg, 2003).

Les microalgues sont un constituant majeur du règne végétal, non seulement du fait de leur biodiversité, mais également et surtout pour leur rôle dans l'apparition et l'entretien de notre atmosphère respirable, avec la production d'oxygène et la consommation de CO_2 . Bien que les relations entre les classes, et même les espèces au sein de chaque classe, restent l'objet de controverses, des classifications provisoires de cette partie polyphylétique du règne végétal basées essentiellement sur des critères cytomorphologiques ont été proposées (Figure 1).

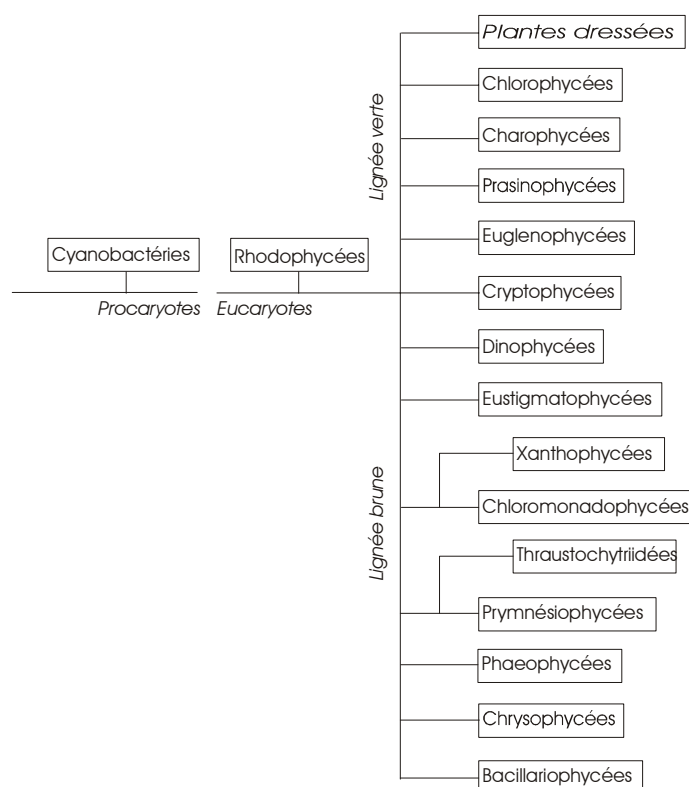


Figure 1 : Relations phylogénétiques provisoires entre classes d'algues.

Les espèces au sens cyto-morphologique de microalgues sont caractérisées par leur grand cosmopolitisme. Toutefois, des différences génétiques ont été décelées au sein d'une même espèce à des échelles allant de régions géographiques étendues à des populations très localisées. Avec la comparaison des séquences de certains gènes, la biologie moléculaire est sur le point de procurer un nouvel éclairage sur cette classification, de la même façon que pour les plantes vasculaires. Mais comme la classification en résultant dépend des gènes considérés, une discussion de spécialistes longue et confuse est en cours.

Caractères généraux des microalgues

A l'exception des diatomées (bacillariophycées) qui possèdent une thèque siliceuse externe, Du fait de leur petite taille et de leur habitat aquatique, les microalgues n'ont pas besoin de squelette rigide pour contrer la force de gravité comme les plantes dressées. Malgré cela, certaines classes, telles les diatomées et les péridiniens, présentent des thèques externes résistantes.

Comme pour la plupart des microorganismes, la reproduction est généralement asexuée, bien que des formes gamétoïdes aient été décrites pour certaines espèces. La reproduction végétative consiste dans une division de la cellule mère en deux cellules filles de taille égale à la moitié de celle de la cellule mère. Les cellules filles restent parfois dans l'enveloppe de la cellule mère jusqu'à la seconde ou la troisième division. Ainsi, le métabolisme des microalgues est dirigé vers la division et l'accroissement cellulaires, utilisant la lumière comme seule énergie. Toutefois, certaines algues peuvent, à la manière des bactéries, champignons et animaux, utiliser des substrats organiques comme source à la fois d'énergie et de carbone.

Les microalgues ont colonisé une grande diversité de milieux, depuis les sources d'eaux chaudes jusqu'aux glaces polaires, présentant également des résistances à la dessiccation, aux fortes salinités, aux faibles intensités lumineuses, etc... Elles ont développé une variété de voies métaboliques vers de nombreuses substances d'intérêt en nutrition, cosmétologie et pour l'industrie pharmaceutique. Cette variété est probablement supérieure à celle des plantes dressées terrestres qui sont issue d'une seule des deux lignées évolutives des algues. Leur plasticité métabolique autorise une adaptation spécifique à une grande gamme de conditions de milieu. Par exemple, lorsque l'azote n'est pas disponible, ce qui empêche l'algue de synthétiser les protéines structurales nécessaires à la croissance et les acides nucléiques nécessaires à la division, le métabolisme est orienté vers la synthèse de composés carbonés ne comportant pas d'azote (polymères tels qu'amidon, polysaccharides) et vers des lipides d'intérêt tels que les caroténoïdes et les acides gras (Sukenic & Wahnou, 1991).

La plasticité métabolique des algues a fait l'objet de nombreux travaux, en particulier leur aptitude à synthétiser des acides gras polyinsaturés d'intérêt pour la nutrition animale. Les microalgues ont également développé des systèmes anti-radicalaires de défense contre les espèces activées de l'oxygène. Comme d'autres microorganismes, elles présentent une capacité de résistance à la compétition et à la prédation en synthétisant des substances actives. Des espèces ont développé des activités allélopathiques, ce qui les rend aptes à la production de masse en bassin ouvert. *Dunaliella tertiolecta* et *Pyramimonas grossii* font partie de celles-là (Smith, 1994). L'excrétion de carbohydrates de haut poids moléculaire et leur action inhibitrice sur la croissance des copépodes a été rapportée par Malej & Harris (1993).

Leurs caractères généraux font des microalgues d'excellents candidats pour la biotechnologie. A l'heure où les premières applications voient le jour en cosmétologie et en pharmacie, c'est toutefois dans le domaine de l'aquaculture que les microalgues sont le mieux installés et depuis le plus longtemps. Elles constituent, en effet, la nourriture incontournable des premiers stades larvaires des mollusques, crevettes et poissons à petites larves. Le Tableau 1 rassemble les 16 genres de microalgues les plus communément utilisées en aquaculture. La plupart des classes de microalgues sont représentées dans cette liste. La majorité sont eucaryotes, et présentent donc une séparation des organelles par des membranes plastidiales. Toutefois, les cyanobactéries du genre *Arthrospira* sont également incluses dans cette liste en raison des exemples nombreux de leur utilisation comme aliment en aquaculture pour les larves comme pour les stades plus tardifs. Les procaryotes, comme chez les eucaryotes, possèdent les systèmes photochimiques II et I. En revanche, ils ne possèdent que la chlorophylle a, au lieu de a et b pour les eucaryotes (avec l'exception des eustigmatophycées). Bien que les métabolites toxiques des dinoflagellées soient fréquemment dommageables pour la vie aquatique, un représentant de cette classe est proposée depuis peu en aquaculture. Les Thraustochytriidées sont mentionnées ici parce qu'elles sont considérées par certains auteurs (Barclay *et al.*, 1994; Lewis *et al.*, 1999) comme des algues hétérokontes. Elles sont aussi classées parmi les champignons (Gaertner, 1977; Porter, 1990). D'autres auteurs parlent d'en faire un phylum à part.

Tableau 1 : Classes, genres et espèces des principales microalgues cultivées et leur principales utilisations. Les noms synonymes sont entre parenthèses.

Classes	Genres	Espèces	Principales utilisations
Cyanophycées (algues bleue)	<i>Arthrospira</i> (<i>Spirulina</i>)	<i>platensis</i> , <i>maxima</i>	PVP
Rhodophycées	<i>Porphyridium</i> <i>Rhodella</i> <i>Galdieria</i>	<i>cruentum</i> (<i>purpureum</i>) <i>violacea</i> <i>sulfuraria</i>	B S S
Bacillariophycées (diatomées)	<i>Skeletonema</i> <i>Phaeodactylum</i> <i>Chaetoceros</i> <i>Thalassiosira</i> <i>Odontella</i>	<i>costatum</i> , <i>pseudocostatum</i> <i>tricornutum</i> , <i>calcitrans</i> , <i>gracilis</i> , <i>calcitrans forma pumilum</i> , <i>pseudonana</i> <i>aurita</i>	MB, CP MB, CP MB, CP MB B
Chlorophycées (algues vertes)	<i>Chlorella</i> <i>Dunaliella</i> <i>Nannochloris</i>	<i>minutissima</i> , <i>virginica</i> , <i>grossii</i> , <i>tertiolecta</i> , <i>salina</i> <i>atomus</i>	PVP PVP, CP MB
Prasinophycées (algues vertes à écailles)	<i>Tetraselmis</i> (<i>Platymonas</i>) <i>Pyramimonas</i>	<i>suecica</i> , <i>striata</i> , <i>chuii</i> <i>virginica</i>	PVP, MB, CP MB
Cryptophycées	<i>Rhodomonas</i>	<i>salina</i> , <i>baltica</i> , <i>reticulata</i>	MB, CP
Eustigmatophycées	<i>Nannochloropsis</i>	<i>oculata</i>	PVP
Prymnesiophycées (haptophycées)	<i>Isochrysis</i> <i>Pavlova</i> (<i>Monochrysis</i>)	<i>galbana</i> , <i>aff. galbana "Tahiti"</i> (T-iso) <i>lutheri</i> , <i>salina</i>	MB, CP MB, CP
Dinophycées (dinoflagellées)	<i>Cryptothecodinium</i>	<i>cohnii</i>	PVP
Thraustochytridiées	<i>Schizochytrium</i>	<i>sp.</i>	PVP

PVP: aliment pour proies vivantes de larves de poissons.

MB: aliment pour larves de mollusques bivalves.

CP: aliment pour larves de crevettes pénaées.

B : biotechnologie.

S : recherche scientifique.

En fonction de conditions ambiantes telles que la salinité, la lumière, les concentrations des nutriments, etc... la taille et l'apparence des microalgues peut changer profondément, ce qui rend l'identification des espèces plus difficile. Ainsi, il y eut des controverses à propos de la classification de certains genres, par exemple *Spirulina* vs. *Arthrospira* (Guglielmi *et al.*, 1993), *Chlorella* vs. *Nannochloropsis* (Gladu *et al.*, 1995), et de certaines espèces, par exemple *Nitzschia closterium* (Ehrenberg) Wm. Smith, *forma minutissima* vs. *Phaeodactylum tricorutum* (Wilson, 1946), *Skeletonema costatum* vs. *S. pseudocostatum* (Medlin *et al.*, 1991). Plus récemment, avec le progrès de la taxonomie moléculaire, de nouvelles classes sont proposées pour presque tous les genres du Tableau 1, en particulier parmi les Chlorophycées (Marin & Melkonian, 1999) et les Prymnesiophycées (Edvardsen *et al.*, 2000).

La description des microalgues d'aquaculture est bien documentée (p.e. Chrétiennot-Dinet *et al.*, 1986). Certains sites internet fournissent des informations assez complètes sur les microalgues, et même des souches (e.g. le Provasoli - Guillard National Center for Culture of Marine Phytoplankton aux Etats Unis, cemp.bigelow.org, le Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste in Mexico, www.cibnor.org, et la Culture Collection of Algae and Protozoa au Royaume Uni, www.ife.ac.uk/ccap). La plupart des sites traitant des microalgues sont répertoriés à la Phycological Society of America www.psaalgae.org.

Les microalgues sélectionnées pour la biotechnologie sont généralement libres dans leur milieu (non coloniales, non fixées). Celles présentant un comportement benthique ont été exclues en raison de leur tendance à adhérer aux parois qui rend leur nettoyage difficile. Celles d'usage en aquaculture sont décrites dans le Tableau 2. Toutes sont pélagiques et dans la gamme de taille du nanoplancton (2 à 20 µm). Les diatomées et les cyanobactéries restent souvent associées en chaînes de cellules, ce qui exclut le dénombrement et la détermination du poids cellulaire.

Tableau 2 : Caractéristiques morphologiques des microalgues les plus courantes.

Genre et espèce	Caractéristique	Longueur × Largeur (µm)	Poids cellulaire (pg)	Référence
<i>Arthrospira</i>	Cellules cylindriques formant des trichomes hélicoïdaux	50-300 × 10 (trichome) 1-12 (cellule)		Vonshak <i>et al.</i> , 1982 Borowitzka, 1989
<i>Porphyridium cruentum</i>	Cellules libres, sphériques, sans appendice	3-12	50-250	PBA
<i>Galdieria sulfuraria</i>	Cellules libres, sphériques, sans appendice	1,6-3,1	4-15	PBA
<i>Rhodella violacea</i>	Cellules libres, sphériques, sans appendice		376	PBA
<i>Chaetoceros calcitrans</i>	Cellules libres ^a , brune, quatre grandes soies diagonales	3-16	11 31-61	Chrétiennot-Dinet <i>et al.</i> , 1986 Brown, 1991
<i>C. calcitrans forma pumilum</i>	Plus petit que <i>C. Calcitrans</i> , soie proportionnellement plus courtes	3-8 3-7		Lopez-Elias & Voltolina, 1993 Chrétiennot-Dinet <i>et al.</i> , 1986
<i>C. minus</i>			8-22 (po ^b)	Fernandez-Reiriz <i>et al.</i> , 1989
<i>Chlorella</i>	Cellules libres ^a , vertes, sphériques, paroi cellulaire, 2 à 16 autospores	1.5-10 3-7 (<i>vulgaris</i>)		PBA
<i>Odontella aurita</i>	Cellules libres ou en chaînes, de forme sphérique à cylindrique.	50 x 10	800 -1000	Chrétiennot-Dinet, 1990 Gladue & Maxey, 1994
<i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	Cellules libres ^a , mobiles, vertes, deux flagelles, paroi cellulaire		1.000-3.000	PBA
<i>Cryptochodinium</i>	Cellules libres ^a , mobiles, sphériques ou elliptiques, cingulum incomplet, formant des kystes	10-30 30		Sournia, 1986 Gladue & Maxey, 1994
<i>Heterocapsa triquetra</i>	Cellules libres ^a , mobiles, sphériques ou elliptiques, formant des kystes	30	500-3.000	PBA
<i>Isochrysis galbana</i>	Cellules libres ^a , mobiles, jaunes à brun doré, haptoneème court sub-apical avec deux flagelles, pas de paroi cellulaire	5-6 × 2-4 × 2.5-3	23-47 (po ^b) 31	Chrétiennot-Dinet <i>et al.</i> , 1986 Fernandez-Reiriz <i>et al.</i> , 1989 Brown, 1991
<i>I. aff. galbana</i>		6.4	41-83	Fidalgo <i>et al.</i> , 1998
(T-iso)	Identique à <i>I. galbana</i>	4.6	15-19	Wikfors <i>et al.</i> , 1996
<i>Nannochloropsis oculata</i>	Cellules libres ^a or aggregated, ovoid, cell wall, no chlorophyll b	3-5 2-4	30-44	Brown, 1991; <i>et al.</i> , 1997
<i>Pavlova lutheri</i>	Cellules libres ^a , mobiles, brun doré, ovoïdes, haptoneème court sub-apical avec deux flagelles, pas de paroi cellulaire	3-6 7-9 × 5-7 × 3-4 3-6	10	Chrétiennot-Dinet <i>et al.</i> , 1986 Brown <i>et al.</i> , 1993 Gladue & Maxey, 1994
<i>Phaeodactylum tricorutum</i>	Cellules en chaînes, de forme ovale, en Y ou fuseau, valve unique	3-4 × 8 to 25-35	30-40 (po ^b) 102 57 (phase log)	Chrétiennot-Dinet <i>et al.</i> , 1986 Fernandez-Reiriz <i>et al.</i> , 1989 Brown, 1991
<i>Rhodomonas</i>	Cellules libres ^a , mobiles, deux flagelles sub-apicaux	>10 5-12 (<i>salina</i>) 13 × 8	81-140 (po ^b) 100 (<i>reticulata</i>) 79	Fernandez-Reiriz <i>et al.</i> , 1989 Chrétiennot-Dinet, 1990 Brown <i>et al.</i> , 1997 Laing & Psimopoulos, 1998 Renaud <i>et al.</i> , 1999
<i>Schizochytrium</i> sp.	Thalle attaché au substrat par un réseau rhizoïde, Zoospores hétérokotes biflagelés, sphériques à ovoïdes	4.5 5.3	100-750	PBA Azevedo & Coral, 1997
<i>Skeletonema costatum</i>	Cellules en chaînes, de forme sphérique à cylindrique, attachées par une couronne de piliers en forme de gouttière.	3-10 10 × 5 10 × 4		Chrétiennot-Dinet <i>et al.</i> , 1986 Brown, 1991 Cognie & Barille, 1999 Renaud <i>et al.</i> , 1999
<i>Tetraselmis</i>	Cellules libres ^a , mobiles, forme en fuseau, quatre flagelles polaires, paroi cellulaire, formant kystes	9-11 × 7-8 × 4-6 7-22 10-12 × 8-10 (<i>chui</i>) 9-11 (<i>striata</i>)	160-227 (po ^b) 104-135 (<i>chui</i>) 64-158 (<i>striata</i>) 200 (<i>suecica</i>) 160-1000 (<i>suecica</i>)	Chrétiennot-Dinet <i>et al.</i> , 1986 Fernandez-Reiriz <i>et al.</i> , 1989 Gladue & Maxey, 1994 Wikfors <i>et al.</i> , 1996 <i>ibidem</i> Laing & Psimopoulos, 1998 PBA

^a Cellules libres: isolées non coloniales et non benthiques.

^b po: poids organique. Poids total si non précisé.

Les métabolites bioactifs

Certains métabolites cellulaires, généralement produits pendant la phase stationnaire de croissance d'une culture microbienne, sont dits métabolites secondaires (Schlegel, 1985). Ils constituent l'une des plus importantes sources biochimiques pour l'humanité. Ils comprennent une multitude de substances, dont des acides organiques, des hydrates de carbone, des acides aminés et des peptides, des vitamines, des substances de croissance, des antibiotiques, des enzymes et des toxines. Ces produits bioactifs ont fait l'objet d'une

grande attention depuis presque un siècle de la part des microbiologistes et des chimistes qui ont étudié leurs activités, leurs structures, leur synthèse in vitro et leurs modes d'action.

Les microalgues ont su s'adapter aux températures extrêmes, aux intensités lumineuses suboptimales et optimales, aux faibles disponibilités en minéraux et autres substrats essentiels. La multitude de stratégies physiologiques, biochimiques et moléculaires mises en œuvre par les microalgues est rendue possible par la richesse de leurs voies de synthèse, laquelle se traduit par une grande variété de molécules organiques, parmi lesquelles des métabolites bioactifs.

Les acides gras poly-insaturés à longue chaîne

Les acides gras poly-insaturés à longue chaîne (**Figure 2**) gamma-linolénique (GLA=C18:3 ω 6), arachidonique (AA=20:4 ω 6) eicosapentaénoïque (EPA=20:5 ω 3) et docosahéxaénoïque (DHA=22:6 ω 3) produits par les microalgues s'accumulent chez la plupart des animaux marins. Leur intérêt économique ne cesse de s'accroître avec la reconnaissance récente de leur essentialité dans la nutrition animale et humaine. Les ω 3 sont des précurseurs des prostaglandines. L'EPA et le DHA, présents notamment dans l'huile de foie de morue, sont connus pour leurs propriétés antilipidémiantes en proportion 12 :18.

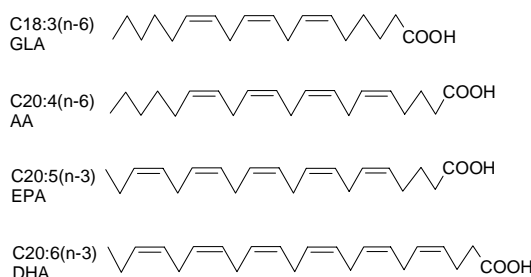


Figure 2 : Les acides gras polyinsaturés à longue chaîne.

Les microalgues sont de bons candidats pour produire des AGPI, et certaines sociétés commerciales s'y sont engagées malgré des coûts de revient encore élevés. Pour l'EPA, la voie de la production autotrophe semble la seule possible, avec des espèces telles que la diatomée *Phaeodactylum tricornutum*, la prymnésiofycée *Isochrysis galbana*, et la rhodophycée *Porphyridium cruentum*. Pour le DHA, la production en hétérotrophie paraît économiquement plus prometteuse avec des espèces telles que le dinoflagellé *Cryptocodinium cohnii*, les thraustrochytridés *Schizochytrium* sp. et *Ulkenia* sp., la diatomée *Nitzschia* sp..

Les caroténoïdes

Les caroténoïdes (**Figure 3**) - notamment l'astaxantine - s'accumulent dans la carapace des crustacés puis les muscles des salmonidés. Ce sont des pigments secondaires dont la coloration varie du jaune au rouge. Ils protègent le végétal contre les espèces activées de l'oxygène produites par la photosynthèse. Chimiquement, ce sont des tétraterpènes au squelette linéaire. Cet enchaînement d'unités isoprènes à 5 carbones subit une série de désaturations suivies, à partir du lycopène de la tomate, d'une double cyclisation terminale. Ces noyaux β -ionones peuvent subir des oxygénations et des hydroxylations qui font varier les couleurs.

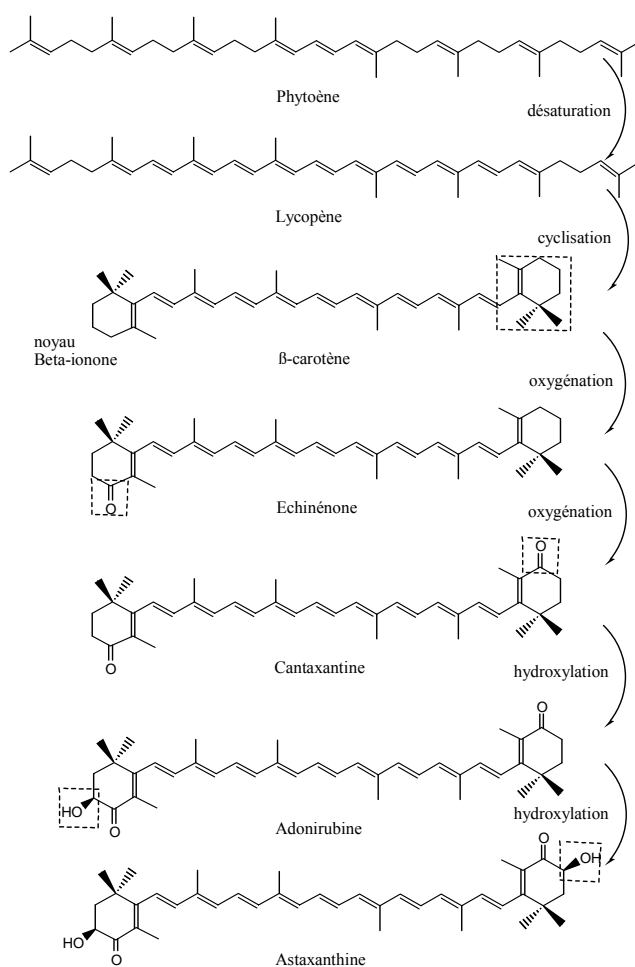


Figure 3 : La famille des caroténoïdes (emprunté à C. Gudín)

Le marché du β -carotène est majoritairement détenu par Roche, mais des sociétés proposent cette molécule produite photosynthétiquement dans des étendues lagunaires sursalées par la chlorophycée *Dunaliella salina*. Les marchés de l'astaxanthine et de la canthaxantine représentent plus de 100 millions de dollars US par an pour le rosissement de la chair des salmonidés d'aquaculture. Ces molécules sont par voie de synthèse chimique produites par Roche et BASF, mais des sociétés se sont lancées plus récemment dans la production d'astaxanthine par voie de biosynthèse. Les microorganismes candidats sont la chlorophycée *Haematococcus pluvialis* en photoautotrophie, et la levure *Phaffia rhodosima* en fermentation.

La symbiose : une source majeure de métabolites bioactifs

Les symbiotes synthétisent des substances leur permettant de gérer l'équilibre subtil qu'implique leur habitat. La différence entre un symbiote et une proie est ténue, et il s'agit pour ces organismes de tenir en respect leurs hôtes tentés de les absorber, tout en évitant le rejet. De ce fait, les symbiotes et leurs hôtes ont développé un arsenal de substances permettant de gérer les relations au sein des associations symbiotiques qu'ils constituent. Elles sont le plus souvent sessiles, et l'incapacité de se déplacer est compensée par une grande richesse chimique des substances permettant de tenir à distance leurs compétiteurs et leurs prédateurs. L'ensemble de ces substances présente un potentiel d'un grand intérêt pour la recherche de médicament.

Rendons aux microalgues

Les microalgues sont impliquées dans de nombreuses symbioses stables, dont les plus connues sont avec les champignons (lichens), les éponges, coraux, tuniciers, et mollusques. Certaines substances attribuées d'abord à des invertébrés marins sont en réalité d'origine microalgale. Ainsi, les substances antinéoplastiques nommées dolastatines - de puissants agents anticancer - isolées à partir du lièvre de mer *Dolabella auriculata*, un herbivore généraliste, sont d'origine alimentaire (Faulkner, 2000). Le rôle des cyanobactéries en tant que progéniteur biosynthétique de ces métabolites est maintenant établi : les dolastatines sont synthétisées par *Lyngbya majuscula*, *Schizothrix calcicola* et *Symploca hydroïdes* (Harrigan et al., 2000).

De la même façon, les substances bioactives isolées à partir de l'éponge marine *Dysidea* se sont révélées avoir pour origine son symbiote cyanobactérien (Unson et Faulkner, 1993). La dysidénine, une substance extraite de cette éponge et qui inhibe certains transports cellulaires - de l'iode par exemple, a été tracée chez *Lyngbya majuscula* (Jimenez et Scheuer, 2001). Il se pourrait de la même manière que d'autres substances, peut-être déjà identifiées et en cours de développement pharmaceutique, aient été attribuées à tort à l'hôte et soient en réalité synthétisées par des microalgues.

La théorie de l'endosymbiose

Il est à peu près admis maintenant que, tôt dans l'évolution, des cellules eucaryotes très simples auraient capturé et ingéré des cellules procaryotes et les aurait domestiquées pour en faire des organites. Les procaryotes sont dépourvus de noyau, d'appareil de Golgi, de réticulum endoplasmique, de mitochondrie et de plastides. La plupart des eucaryotes en revanche ont tout ou partie de ces organites. Les bactéries, les cyanobactéries et les prochlorophytes figurent parmi les procaryotes, tandis que tous les autres organismes sont eucaryotes. Si nous appliquons nos observations précédentes à l'association symbiotique constituée par la cellule eucaryote et ses procaryotes-organites, les microalgues eucaryotes devraient posséder une part de la diversité biochimique de ses procaryotes constituants augmentée des substances qui lui permettent de gérer l'association ainsi constituée.

Eléments de stratégie de recherche et développement ?

Rechercher les métabolites bioactifs chez les microalgues plutôt que chez leurs prédateurs ou hôtes est une approche heuristique : elle revient à s'adresser à la vraie source biochimique et non plus aux intermédiaires trophiques ou commensaux qui les stockent. Cette approche pourrait également se révéler économique si les produits recherchés sont obtenus à des coûts moindres.

Mais il n'est pas forcément économique de remonter à l'origine biochimique. Ainsi, bien que producteur primaire des acides gras polyinsaturés (AGPI), les microalgues ne sont pas les meilleures sources de ces substances dans les conditions actuelles du marché. Les poissons concentrant ces acides gras essentiels, les huiles produites par les pêches maritimes restent encore la source la moins chère avec un prix établi autour de 560 \$/tonne C.I.F. en Europe du Nord en août 2001. Toutefois, l'accroissement de la demande de l'aquaculture des poissons ne cesse d'augmenter et une forte tension paraît inévitable à terme (2010 ?). On a pu en avoir un avant goût lors du dernier événement El Niño en 1999 pendant lequel les prix sont passés de 300 à 780 \$/tonne C.I.F. en Europe du Nord.

La biomasse microalgale la plus abondante sur le marché international (*Spirulina* sp., *Chlorella vulgaris*) présente un prix de l'ordre de 20.000 \$/tonne. Il s'agit de produit sec et brut dont il faut encore extraire les molécules d'intérêt. La diversification récente des technologies adaptées à ces productions explique sans doute l'intérêt encore faible des industriels pour ces sources de substances. Les progrès récents des technologies de culture en conditions contrôlées de ces microorganismes font que leur exploitation par l'industrie pharmaceutique peut être désormais envisagée.

Le génome des microalgues

Les projets de génomique vont bon train en général, et les microalgues n'y échappent pas. Les informations du tableau suivant sont incomplètes et volatiles. Merci de votre aide pour le mettre à jour.

Tableau 3 : Caractéristiques du génome des microalgues.

Genre et espèce	Taille du génome (Mbp)	Nombre de chromosomes	Projet de séquençage du génome	Référence
<i>Arthrospira</i>				
<i>Galdieria sulfuraria</i>				http://www.galdieria.de/
<i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	100	17	http://bahama.jgi-psf.org/prod/bin/chlamy/home.chlamy.cgi	http://bahama.jgi-psf.org/prod/bin/chlamy/home.chlamy.cgi
<i>Ostreococcus tauri</i>	9,7		http://www.cnrs.fr/SDV/moreau.html	http://www.cnrs.fr/SDV/moreau.html
<i>Phaeodactylum tricornutum</i>	13			Scala et al., 2002
<i>Thalassiosira 3H</i>				

La biologie des algues

Photosynthèse

Les algues sont des organismes photosynthétiques appartenant au règne végétal, comme certaines bactéries et les plantes vasculaires. La molécule centrale dans l'ensemble de ces réactions est appelée chlorophylle. Les réactions de la photosynthèse ont lieu sur des structures lamellaires, sur lesquelles se trouvent placées les molécules de chlorophylle et les enzymes nécessaires, organisées en superstructures. Ces structures lamellaires, dits thyllocoïdes, sont le plus souvent rassemblées dans des organites dits chloroplastes.

La photosynthèse, phénomène enzymatique, dépend de la température et de la lumière. La photosynthèse est impossible en dessous de 5°C. Les végétaux se répartissent selon leur besoin en ensoleillement, en fait selon les conditions les plus favorables pour effectuer leur photosynthèse. En sus de leur nombre, l'énergie optimale des photons incidents varie d'une famille de plantes à une autre : pour les chlorophylles des plantes vertes aériennes de nos pays, les radiations rouges (600 nm) et indigo (425 nm) sont les plus efficaces.

Si le bilan biochimique de la photosynthèse est connu depuis longtemps, les voies métaboliques ne sont élucidées qu'au début des années 1950, grâce aux travaux de Melvin Calvin, en particulier. La découverte des étapes chimiques successives de la photosynthèse est l'un des premiers grands succès de la biochimie moderne puisqu'on utilise des molécules marquées par des atomes radioactifs. Les réactions de la biosynthèse se réalisent selon deux phases bien distinctes.

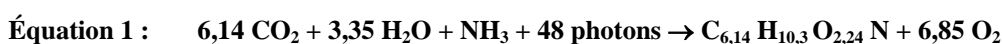
Dans la première, la phase lumineuse, les photons sont absorbés par la chlorophylle, qui passe à l'état activé et revient à son état de départ en libérant l'énergie captée : cette énergie sert à réaliser une photolyse de l'eau qui libère alors des ions H⁺, de l'oxygène et des électrons. Deux voies métaboliques récupèrent l'énergie potentielle des photons et des électrons par des séries de transporteurs localisés dans la membrane du chloroplaste. L'une produit de l'énergie directement utilisable par la cellule sous forme d'adénosine triphosphate (ATP) et l'autre produit des molécules organiques réduites capables de libérer de l'énergie pour la cellule à la suite d'une cascade d'oxydoréductions. L'ATP est directement utilisable. La forme réduite des molécules organiques va fournir de l'énergie chimiquement utilisable lors de réactions ultérieures qui comprennent la biosynthèse de glucides.

Dans la phase obscure, les molécules organiques réduites et une partie de l'ATP formées lors de la phase lumineuse servent à la synthèse de sucres phosphorylés (voie des pentoses) à partir, en particulier, du gaz carbonique qui fournit le carbone nécessaire d'abord dans les trioses, puis les pentoses et enfin les hexoses stockables. Le gaz carbonique se fixe sur le ribulose diphosphate, accepteur de gaz carbonique en présence des molécules organiques réduites. La molécule résultante s'hydrolyse spontanément en deux trioses, à partir desquels les sucres plus complexes sont construits. Ces opérations se font selon un cycle, l'accepteur de gaz carbonique étant régénéré à la fin du cycle de réactions. Des variantes de ce cycle photosynthétique existent. On citera en particulier le cycle en C₄ des graminées tropicales et celui des plantes grasses. Les voies biosynthétiques de certaines bactéries sont également différentes.

Seulement 2 % de l'énergie incidente est en fait utilisée par les voies de biosynthèse végétale. Le rendement énergétique de la synthèse des sucres est de l'ordre de 1 à 2 %. Il n'en reste pas moins que la photosynthèse produit environ 100 milliards de t par an de produits carbonés, et qu'elle contribue à fixer environ 35 milliards de t de gaz carbonique, tandis qu'une quantité équivalente d'oxygène est libérée. On conçoit ainsi l'importance de la photosynthèse, et donc des végétaux dans l'équilibre de l'atmosphère terrestre.

Equation de la photosynthèse

D'après Myers (1962), l'équation moyenne de la réaction de photosynthèse est la suivante :

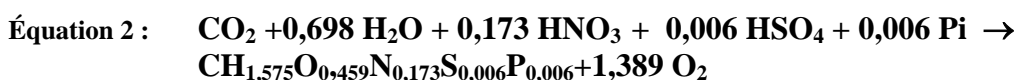


Etablie pour les spirulines, cette équation devrait être reconsidérée en toute rigueur pour les autres espèces. Elle indique toutefois les grandes masses. Ainsi, une biomasse moyenne contient :

- 55% de carbone C,
- 27% d'oxygène O,
- 10,5% d'azote N,
- 7,5% d'hydrogène H.

Les autres constituants n'apparaissent pas, mais n'en sont pas moins essentiels, notamment le phosphore et le fer.

Chez la spiruline (*Spirulina* ou *Arthrospira platensis*), Cornet *et al.* (1998) proposent une équation plus complète et prenant en compte la forme ionique des éléments disponibles :



Ces auteurs détaillent également la composition de la biomasse en ses principaux constituants:

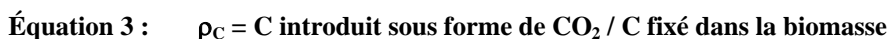
	Formule élémentaire	Masse du composant dans la biomasse (% p/p)
Protéines	$\text{CH}_{1,526}\text{O}_{0,327}\text{N}_{0,250}\text{S}_{0,007}$	60-74
Carbohydrates	$\text{CH}_{1,670}\text{O}_{0,711}\text{S}_{0,001}$	12-16
Lipides	$\text{CH}_{1,714}\text{O}_{0,204}\text{P}_{0,003}\text{S}_{0,003}$	8-12
Acides nucléiques	$\text{CH}_{1,273}\text{O}_{0,710}\text{N}_{0,393}\text{P}_{0,104}$	4
Biomasse active (composition moyenne)	$\text{CH}_{1,566}\text{O}_{0,405}\text{N}_{0,192}\text{S}_{0,005}\text{P}_{0,006}$	(-)
Réserves carbonées (glycogen-PH B)	$\text{CH}_{1,570}\text{O}_{0,690}\text{S}_{0,009}$	A l'obscurité
Exopolysaccharides	$\text{CH}_{1,650}\text{O}_{0,950}\text{S}_{0,015}$	Lumière dépendant

Tableau 4 : Formule élémentaire globale des principaux composants de *A. platensis* (matière sèche), d'après Cornet *et al.* (1998).

Rendement d'utilisation des substrats

Les rendements d'utilisation des substrats sont définis comme le rapport de la quantité de substrat introduit par la quantité fixée dans la biomasse.

Par exemple, le rendement d'utilisation du carbone du CO_2 sera :



Dans le cas d'un rendement d'utilisation de 100%, pour produire 1 g de biomasse et d'après l'Équation 1, il faut :

- 0,55 g de carbone, soit 1,03 normo-litre¹ de CO_2 ,
- 0,105 g d'azote, soit 0,61 g de NaNO_3 ,
- l'énergie équivalente à 0,36 photons, soit 18 kcal.

¹ Normo-litre : litre de gaz ramené à la pression de une atmosphère et à la température de 18°C.

Couverture des besoins en N et P

Les cultures en fortes concentrations cellulaires sont généralement limitées par la lumière pour peu que l'on ait pris le soin d'assurer la couverture des besoins de la nutrition minérale, notamment en N et P. Cette situation peut être vérifiée simplement par un calcul selon deux méthodes :

Stœchiométrie de la réaction

On utilise souvent le rapport carbone sur azote (noté C/N) pour caractériser la biomasse algale. Ce rapport est donné directement par certains instruments scientifiques. La valeur du rapport C/N (mole/mole) généralement rencontrée chez les microalgues est comprise entre 5,5 et 10,0, ce qui donne un ratio N/biomasse (masse/masse) compris entre 11 et 20%. D'après Cornet *et al.* (1998), la masse d'une mole de biomasse ($\text{CH}_{1,575}\text{O}_{0,459}\text{N}_{0,173}\text{S}_{0,06}\text{P}_{0,006}$) est de 23,635 g, dans laquelle l'azote intervient pour 2,42 g. Soit un rapport N/biomasse de 10 % (masse/masse). D'après Myers, la masse d'une mole de biomasse ($\text{C}_{6,14}\text{H}_{10,3}\text{O}_{2,24}\text{N}$) est de 119,82 g, dans laquelle l'azote intervient pour 14 g. Soit un rapport N/biomasse de 12 % (masse/masse).

En retenant le ratio de la formule de Myers, si l'on souhaite atteindre une concentration objectif C (g matière sèche par litre), l'azote minéral assimilable doit être présent dans le milieu selon une concentration de $C \cdot 0,12$, dans l'hypothèse, souvent vérifiée, où le rendement d'utilisation est de 100%. Le Tableau 5 exprime les besoins en azote par les concentrations en KNO_3 et NaNO_3 (mg l^{-1}) qui doivent être présentes dans le milieu de culture pour atteindre les concentrations objectifs C exprimées en g de matière sèche par litre.

Tableau 5 : Besoins en azote minéral en fonction de la concentration objectif dans le cas de la stœchiométrie de l'équation de Myers.

C objectif (g l^{-1})	N (mg l^{-1})	N mM/l	NO_3 (mg l^{-1})	KNO_3 (mg l^{-1})	NaNO_3 (mg l^{-1})
0,1	12	0,8	52	84	71
0,5	58	4,2	259	421	355
1,0	117	8,3	517	843	709
1,5	175	12,5	776	1 264	1 064
2,0	234	16,7	1 035	1 686	1 419
2,5	292	20,9	1 294	2 107	1 773
3,0	351	25,0	1 552	2 529	2 128
3,5	409	29,2	1 811	2 950	2 483
4,0	467	33,4	2 070	3 372	2 838

La principale critique portant sur cette approche résulte du fait que l'équation de Myers a été établie pour la spiruline qui est particulièrement riche en protéines (80 à 90%). Chez la plupart des ce chiffre est plus proche de 50%, ce qui reste élevé pour le règne végétal. L'estimation des besoins est donc majorante pour la plupart des espèces cultivées.

L'azote engagé dans les protéines

L'azote est principalement présent dans la biomasse sous forme de protéines. Le ratio généralement admis est de 1 mole d'azote pour 6,25 moles de protéine. En outre, on sait qu'il y a environ 50 % de protéines dans la biomasse des principales espèces de microalgues cultivées (en dehors des diatomées). Cela donne un rapport N/biomasse (masse/masse) de 8%, soit sensiblement moins que la méthode précédente.

Le Tableau 6 donne les concentrations en KNO_3 et NaNO_3 (mg l^{-1}) qui doivent être présentes dans le milieu de culture pour atteindre les concentrations objectifs C exprimées en g de matière sèche par litre.

Tableau 6 : Besoins en azote minéral en fonction de la concentration objectif dans le cas de la stœchiométrie de l'équation de Myers.

C objectif (g l ⁻¹)	N (mg l ⁻¹)	N mM/l	NO3 (mg l ⁻¹)	KNO3 (mg l ⁻¹)	NaNO3 (mg l ⁻¹)
0,1	8	0,6	35	58	49
0,5	40	2,9	177	289	243
1,0	80	5,7	354	577	486
1,5	120	8,6	531	866	729
2,0	160	11,4	709	1 154	971
2,5	200	14,3	886	1 443	1 214
3,0	240	17,1	1063	1 731	1 457
3,5	280	20,0	1240	2 020	1 700
4,0	320	22,9	1417	2 309	1 943

En ce qui concerne le phosphore, il peut être déterminé à partir des tableaux précédents en considérant que le rapport N/P (mole/mole) le plus généralement admis est de 10, encore que l'on trouve des valeurs allant jusqu'à 20.

Ces deux modes de calcul permettent d'approcher les concentrations de N et P requises pour obtenir une certaine concentration objectif C, et de s'assurer de la disponibilité des ions correspondants en les introduisant par excès dans le milieu, ce qui est possible du fait de leur très faible toxicité dans la plupart des cas. Le recours à la première méthode de calcul est conseillé en raison de son caractère majorant.

Remarque : La solution qui consiste à s'assurer que N et P ne sont pas limitants en les dosant dans le milieu est incertaine dans la mesure où ces ions sont rapidement absorbés au delà des stricts besoins de la construction de matière organique (consommation luxueuse décrite par Ketchum, 1939, Droop, 1973, 1974, 1982). Ceci fait qu'une absence de l'un des ions constatée par dosage ne veut pas forcément dire qu'il est limitant. En revanche, si la présence de ces ions dans le milieu est constatée, on peut en déduire qu'ils ne sont pas limitants.

Rendement photosynthétique

Le rendement photosynthétique est le rapport de la quantité d'énergie délivrée à la biomasse sous forme de lumière par la quantité d'énergie chimique fixée par la biomasse.

Rappel : Energie 1 calorie = 4,18 Joules
 Puissance 1 Watt = 1 Joule.s⁻¹

Exemple : Pour une culture de *Porphyridium cruentum* conduite dans un photobioréacteur éclairé par 8 lampes fluorescentes de 30 Watts dont le rendement photonique est de 30% dans le visible, et produisant 15 g.j⁻¹ dont la capacité calorifique est de 5570 cal.g⁻¹, le rendement photosynthétique est indiqué dans le tableau suivant :

	Calcul	Dimension	Unité
Energie fixée par seconde	15 * 5570 * 4,18 / 24 / 3600	M L T ⁻¹	W
Puissance utile délivrée	8 * 30 * 0,3	M L T ⁻¹	W
Rendement photosynthétique	6%	sans dimension	

D'après la littérature, les rendements photosynthétiques des microalgues dépassent rarement 6%, mais sont parmi les plus élevés du règne végétal.

Croissance des algues

Ce chapitre est consacré à la description de la croissance des microorganismes végétaux et à la définition des grandeurs physiques permettant de suivre et prévoir les événements.

Croissance d'une population d'algues

La croissance est la variation de la biomasse dans le temps. On en rend généralement compte en portant sur un graphique les valeurs successives de la concentration par rapport au temps, qui constituent une **cinétique**. Notons que la biomasse s'exprime simplement en fonction de la concentration et du volume de culture :

Équation 4 : $B = C \cdot V$

	Nom	Dimension	Unité
B	Biomasse	M	g
C	Concentration	$M L^{-3}$	$g \cdot l^{-1}$
V	Volume de culture	L^3	l

Les régimes d'entretien des cultures

Selon que le milieu de culture est renouvelé ou pas, on distingue les cultures en batch des cultures en continu.

Le régime dit « en batch » :

On appelle ainsi le régime d'une culture réalisée dans une enceinte fermée ne recevant aucun apport nutritif. Dans le cas des algues, il ne s'agit pas d'un batch à proprement parler puisque la lumière, qui constitue le substrat, est apportée en permanence à la culture. Il arrive que le CO_2 soit également apporté en permanence. Bien que l'usage de ce terme ait prévalu, on devrait parler de fed-batch.

Le régime dit « en continu » :

On appelle ainsi le régime d'une culture dont le milieu nutritif liquide est renouvelé en permanence par injection dans le volume de confinement. Les appoints peuvent se faire de façon constante ou interrompue. Les deux principales formes de régime continu sont le **chémostat**, où le débit d'appoint est maintenu constant dans le temps, et le **turbidostat** où la concentration des microorganismes est maintenue constante par dilution du milieu à l'aide de l'appoint de milieu liquide.

Les mécanismes de la croissance des micro-organismes

Les micro-organismes se multiplient par deux processus successifs affectant la cellule dans le temps : l'accroissement cellulaire et la division cellulaire. Le premier est un préalable au second, la cellule devant atteindre une certaine masse pour se diviser. Le second se fait par répartition égale des matériels génétique et somatique de la cellule mère entre les deux cellules filles. Si B_i est la biomasse initiale, et n le nombre de mitoses survenues dans un intervalle de temps donné, la nouvelle biomasse B_f sera égale à :

Équation 5 : $B_f = B_i \cdot 2^n$

Chez certaines espèces (rhodophycées, chlorophycées), plusieurs mitoses peuvent avoir lieu avant la libération de 4, 8, 16, ... cellules filles. Les masses des cellules d'une population en croissance varient donc selon un facteur supérieur ou égal à deux dans l'espace et dans le temps, ce qui réduit la précision du comptage comme moyen de suivi de la biomasse. Il doit être complété par des mesures de la densité optique et du poids sec.

Notion de croissance spécifique

La croissance spécifique, notée μ , est une entité mathématique pratique pour rendre compte du caractère exponentiel de la croissance des microorganismes. Par définition, elle a pour expression :

Équation 6 : $\mu = dB / B / dt$

	Nom	Dimension	Unité
μ	Croissance spécifique	T ⁻¹	j ⁻¹ , h ⁻¹
dB	Accroissement de biomasse	M	g
B	Biomasse	M	g
dt	Accroissement de temps	T	j, h

En divisant la biomasse par le volume de culture V en haut et en bas du terme de droite, cette expression peut également s'écrire :

Équation 7 : $\mu = dC / C / dt$

	Nom	Dimension	Unité
μ	Croissance spécifique	T ⁻¹	j ⁻¹ , h ⁻¹
dC	Accroissement de concentration	M L ⁻³	g . l ⁻¹
C	Concentration	M L ⁻³	g . l ⁻¹
dt	Accroissement de temps	T	j, h

Conséquences pratiques

En coordonnées cartésiennes, l'allure d'une cinétique de croissance est exponentielle si μ est constant. En effet, l'intégration de l'Équation 7 donne :

Équation 8 : $C = C_0 \exp [\mu (t - t_0)]$

	Nom	Dimension	Unité
μ	Croissance spécifique	T ⁻¹	j ⁻¹ , h ⁻¹
C	Concentration initiale au temps t	M L ⁻³	g . l ⁻¹
C_0	Concentration finale au temps t ₀	M L ⁻³	g . l ⁻¹
$t - t_0$	Accroissement de temps	T	j, h

La croissance spécifique μ est pratique pour caractériser la croissance pendant la phase exponentielle :

Équation 9 : $\text{Ln} (C) = \mu . (t - t_0) + \text{Ln} (C_0)$

On voit qu'une cinétique de croissance exponentielle est linéaire en coordonnées semi-logarithmiques, et que la droite a pour pente μ . L'Équation 9 sert à calculer μ en mesurant la densité optique avant et après un intervalle de temps (t - t₀).

Le Tableau 7 donne quelques valeurs trouvées dans la littérature pour les algues.

Tableau 7 : Taux de croissance spécifique (TCS) des microalgues les plus courantes, notamment celles de l'aquaculture.

Genre	μ (j^{-1})	Conditions de culture*	Référence
<i>Arthrospira</i>	2.47	<i>maxima</i> , 550, 12:12, 33°, B	Zarrouk 1966
	1.68	<i>platensis</i> , 273, 24:0, 35°, C	Aiba & Ogawa 1977
<i>Chaetoceros</i>	0.87	<i>calcitrans</i> , 60, 24:0, 15°, C, 35 g L ⁻¹	Fernandez-Reiriz <i>et al.</i> 1989
	1.37	<i>gracilis</i> , 165, 24:0, 18°, B	Toro 1989
	1.47	<i>gracilis</i> , 332, 12:12, 18°, B	<i>ibidem</i>
<i>Chlorella</i>	2.03	<i>vulgaris</i> , hétérotrophie, B	Mayo & Noike 1994
	0.3	<i>vulgaris</i> , axénique, B	Lau <i>et al.</i> 1994
	0.16	<i>vulgaris</i> , ouvert, B	<i>ibidem</i>
	4.75	<i>pyrenoidosa</i> , hétérotrophie, B	Running <i>et al.</i> 1994
<i>Cryptocodinium</i>	1.98	<i>cohnii</i> , hétérotrophie, B	De Swaaf <i>et al.</i> 1999
<i>Isochrysis</i>	1.4	<i>galbana</i> , 36, 24:0, 25°, B	Ryu & Tokuda 1984
	0.75	<i>galbana</i> , sources d'azote variées, B	<i>ibidem</i>
	1.49	T-iso, 165, 24:0, 18°, B	Toro 1989
	1.56	T-iso, 332, 12:12, 18°, B	<i>ibidem</i>
	0.48	T-iso, 40W fluorescent, 24:0, 20°, B	Brown <i>et al.</i> 1998
<i>Nannochloropsis</i>	0.28	<i>sp.</i> , 75, 12:12, 20°, B	<i>ibidem</i>
<i>Pavlova</i>	0.92	<i>lutheri</i> , 20°, C	Droop 1974
	0.9-1.2	<i>lutheri</i> , 15-23°, B	Goldman 1979
	0.25	<i>lutheri</i> , 60, 20°, B	Hiramatsu <i>et al.</i> 2000
<i>Phaeodactylum</i>	1.5	<i>tricornutum</i> , 23°, B	Ben-Amotz & Gilboa 1980
	1.6	<i>tricornutum</i> , 16°, B	Sigaud & Aidar 1993
<i>Rhodomonas</i>	0.37	<i>salina</i> , 100, 12:12, 22°, C, 35 g L ⁻¹	Brown <i>et al.</i> 1998
	0.30	<i>sp.</i> , 80, 12:12, 25°, B, 25 g L ⁻¹	Renaud <i>et al.</i> 1999
<i>Schizochytrium</i>	6.24	<i>sp.</i> , hétérotrophie, B	Barclay <i>et al.</i> 1994
<i>Skeletonema</i>	0.84-2.88	<i>costatum</i> , 135, 24:0, 20°, B	Curl & McLeod 1961
	2.2	<i>costatum</i> , 130, 24:0, 20°, B	Hitchcock 1980
	2.0	<i>costatum</i> , 120, 24:0, 18°, B	Mortain-Bertrand <i>et al.</i> 1988
	1.35	<i>costatum</i> , 100, 24:0, 20°, B, 25 g L ⁻¹	Blanchemain 1993
<i>Tetraselmis</i>	1.68	<i>sp.</i> , N/P 2.5-80, 25°, B	Molina-Grima <i>et al.</i> 1991
	0.74-1.14	<i>suecica</i> , sélectionnée, B	Gonzalez-Chabbarri <i>et al.</i> 1992
	1.4	<i>sp.</i> , 360, B	Molina-Grima <i>et al.</i> 1994a
	0.11	<i>sp.</i> , 70-80, 12:12, 20°, B	Brown <i>et al.</i> 1998
	0.36-0.41	<i>sp.</i> , 80, 12:12, 25°, B, 25 g L ⁻¹	Renaud <i>et al.</i> 1999
<i>Ulva</i>	0.40	<i>rigida</i> , sat 20 klux, 15-20°C, B	Coffaro <i>et al.</i> , 1997

* a trait principalement à l'espèce, à l'énergie lumineuse (en μ Einstein $m^{-2} s^{-1}$, si l'unité n'est pas précisée), au régime lumineux (lumière :obscurité, en heures par jour), température (en °C), renouvellement (B: batch; C: culture continue ou semi-continue), salinité.

Temps de doublement

Si τ est le temps, nécessaire pour que la population double sa masse (temps de doublement), on a :

$$\text{Équation 10 : } \tau = \text{Ln} (2) / \mu$$

Généralement, le temps de doublement des microalgues est de l'ordre de la journée, celui des bactéries est de l'ordre de la demi-heure.

Les phases de la croissance en batch

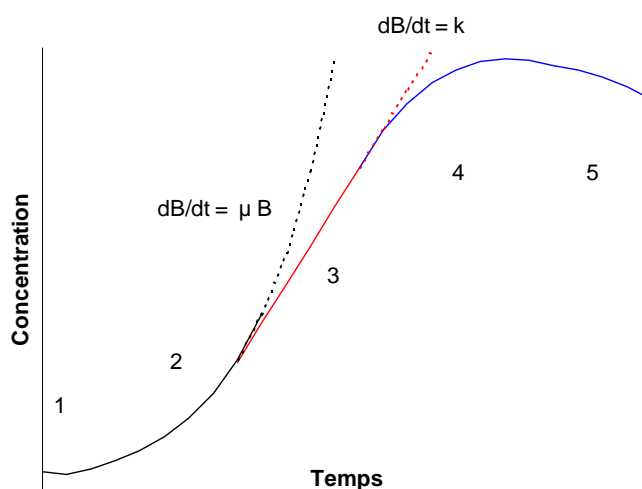


Figure 4 : Structure de la cinétique de croissance des microalgues en batch.

On distingue successivement 5 phases dans la croissance des cultures.

1. Phase de latence: une mobilisation des réserves après inoculation se traduit souvent par une perte de poids,
2. Phase exponentielle: les cellules se divisent activement. La concentration étant faible au départ, l'accès à la lumière se fait sans entrave. Les nutriments sont abondants.
3. Phase linéaire: Des restrictions apparaissent et la croissance exponentielle ne peut être maintenue.
4. Phase de carence : La croissance arrive à son maximum après s'être ralentie par épuisement des nutriments. On parle aussi de phase plateau.
5. Phase de sénescence : Les cellules meurent et s'autolysent.

Le régime continu

Une culture en continu commence par un batch, plus ou moins court selon le stade auquel on procède au lancement de l'appoint. Les appoints de liquide, gaz et photons sont maintenus et entretiennent la croissance. La concentration évolue vers un équilibre plus ou moins stable, qui peut durer en principe indéfiniment. En réalité, les dépôts sur les parois lumineuses, et les contaminations se traduisent souvent par une dégradation des performances, notamment en terme de production.

Taux de dilution

Dans tous les cas d'une culture en continu :

- le volume de confinement étant constant, le débit de purge sortant du volume de confinement est égal au débit d'appoint,

- le régime continu est caractérisé par le taux de dilution **D** qui est égal au débit d'appoint rapporté au volume du confinement de la culture, tel que :

Équation 11 : $D = dV / V / dt$

	Nom	Dimension	Unité
D	Taux de dilution	T ⁻¹	j ⁻¹ , h ⁻¹
dV	Débit d'appoint ou de purge	L ³ T ⁻¹	l . j ⁻¹ , l . h ⁻¹
v	Volume de confinement	L ³	L
dt	Accroissement de temps	T	j, h

Temps de séjour

Noté **T_s**, le temps de séjour est le temps moyen pendant lequel un microorganisme réside dans le volume de confinement. Il est tel que :

Équation 12 : $T_s = 1/D$

	Nom	Dimension	Unité
D	Taux de dilution	T ⁻¹	j ⁻¹ , h ⁻¹
T_s	Temps de séjour	T	j, h

Le temps de séjour est l'âge moyen des microorganismes produits par la réaction.

Equation d'état

La variation de concentration dans le temps **dC/dt** est égale à celle résultant de la production **μ . C** diminuée de celle résultant de la dilution notée **D . C**, ce qui donne l'équation d'état suivante :

Équation 13 : $dC / C = (\mu - D) . dt$

	Nom	Dimension	Unité
dC	Variation de concentration	M L ⁻³	g l ⁻¹
dt	Accroissement de temps	T	j, h
μ	Croissance spécifique	T ⁻¹	j ⁻¹ , h ⁻¹
D	Taux de dilution	T ⁻¹	j ⁻¹ , h ⁻¹
C	Concentration	M L ⁻³	g l ⁻¹

L'intégration donne une expression de la cinétique d'une culture microbienne plus générale que l'Équation 8 qui ne considérait que le cas du batch où D=0 :

Équation 14 : $C = C_0 \exp [(\mu - D) (t - t_0)]$

Trois cas sont possibles suivant les valeurs relatives de **μ** et **D** :

1. **D > μ** : Cela entraîne **dC / dt < 0** . La croissance ne suffit pas à compenser la dilution. La population décroît par « lessivage ».
2. **D < μ** : Cela entraîne **dC / dt > 0** . La concentration augmente, aucun facteur n'étant devenu limitant.
3. **D = μ** : Cela entraîne **dC / dt = 0** . La variation de concentration est nulle. C'est typiquement le cas à l'état stationnaire pour un **turbidostat**.

Production par unité de temps

La production par unité de temps, notée **P**, est la variation de biomasse par rapport au temps, notée **dB / dt**. D'après l'Équation 4 : $B = C . V$, on a :

$$\text{Équation 15 : } P = \frac{dB}{dt} = \frac{dC}{dt} V + \frac{dV}{dt} C$$

Deux cas sont à considérer selon que la production se fait par accroissement de la concentration C ou du volume V .

Culture en batch

Dans le cas d'une culture en batch, il n'y a pas de variation de volume et la production par unité de temps est due exclusivement à l'accroissement de la concentration C :

$$\text{Équation 16 : } P = (C - C_0) V / (t - t_0)$$

Culture en continu

Dans le cas d'une culture en continu, la production par unité de temps est la somme de celle liée à l'accroissement de concentration dans le réacteur et de celle liée à la récolte de biomasse. Elle s'écrit :

$$\text{Équation 17 : } P = \frac{(C - C_0)}{(t - t_0)} V + DVC$$

Lorsque la culture est stabilisée, la concentration est constante et la croissance spécifique est égale au taux de dilution ($\mu = D$). Le premier terme de l'Équation 17 s'annulant, la production de biomasse par unité de temps est alors le produit du débit de récolte par la concentration, soit l'Équation 18:

$$\text{Équation 18 : } P = D V C$$

Productivité

La productivité **volumique** est égale à la production par unité de temps rapportée au volume.

$$\text{Équation 19 : } p_v = P / V$$

	Nom	Dimension	Unité
p_v	Productivité volumique	$M T^{-1} L^{-3}$	$g l^{-1} j^{-1}, g l^{-1} h^{-1}$
P	Production	$M T^{-1}$	$g j^{-1}, g h^{-1}$
V	Volume de culture	L^3	l

C'est aussi le produit de la concentration C par le taux de renouvellement D , ou par l'inverse du temps de séjour T_s :

$$\text{Équation 20 : } p_v = C \cdot D = C / T_s$$

	Nom	Dimension	Unité
p_v	Productivité volumique	$M T^{-1} L^{-3}$	$g l^{-1} j^{-1}, g l^{-1} h^{-1}$
C	Concentration	$M L^{-3}$	$g l^{-1}$
D	Taux de dilution	T^{-1}	j^{-1}, h^{-1}
T_s	Temps de séjour	T	J, h

L'avantage de la dernière formulation est de s'appliquer facilement aux productions en batch, si T_s est la durée moyenne du batch et C la concentration finale.

Dans le cas des microorganismes phototrophes, la surface de la source lumineuse sert souvent de référence et on parle alors de productivité **surfactive**.

Équation 21 : $\mathbf{p}_s = \mathbf{P} / \mathbf{S}$

	Nom	Dimension	Unité
\mathbf{p}_s	Productivité surfacique	$M T^{-1} L^{-2}$	$g m^{-2} j^{-1}, g m^{-2} h^{-1}$
\mathbf{P}	Production	$M T^{-1}$	$g j^{-1}, g h^{-1}$
\mathbf{S}	Surface radiative	L^2	m^2

L'influence des facteurs du milieu

Dans ce qui suit, nous allons distinguer la notion de substrat et celle d'élément nutritif, ou nutriment. La différence tient à la nature de la réponse végétale, généralement exprimée en terme de croissance, à la disponibilité dans le milieu. Dans le cas d'un substrat, la réponse est une fonction de la concentration, alors que dans le cas d'un élément nutritif, cette réponse est en tout ou rien : maximale si la concentration est non nulle, minimale dans le cas contraire.

Influence de la disponibilité en lumière

Hormis le temps et la température, la disponibilité en substrat est le principal facteur affectant la croissance des micro-organismes. On retrouve ici une règle générale du vivant, le substrat étant l'équivalent de la nourriture des animaux. Dans le cas des microalgues, la lumière est le principal substrat. Elle joue un rôle d'autant plus prépondérant qu'elle est souvent limitante en raison des concentrations élevées des cultures qui gênent sa pénétration dans le milieu réactionnel.

On rend généralement compte de l'effet des substrats à l'aide de relations qui lient leur disponibilité à la croissance spécifique μ (Équation 6).

Les êtres vivants recevant une alimentation conforme à leurs besoins croissent, c'est à dire transforment les ressources alimentaires en leur propre substance, conformément aux règles fondamentales suivantes :

1. Perte de poids à jeun : Lorsqu'aucun aliment n'est disponible, les êtres vivants perdent du poids (la croissance μ_0 est négative). En corollaire, il existe une ration r_e dite ration d'entretien pour laquelle la croissance est nulle. Elle est positive à droite et négative à gauche de cette valeur remarquable de la ration.
2. Ration de saturation : Il existe une ration alimentaire r_s pour laquelle la croissance présente un maximum μ_s .
3. Ration optimale : Le rendement de transformation de l'aliment en substance vivante présente un maximum μ_c/r_c pour une ration optimale r_c comprise entre la ration d'entretien r_e et celle de saturation r_s .

Les modèles les plus pertinents et les plus faciles d'utilisation sont rassemblés dans le Tableau 8.

Tableau 8. Les modèles de transformation énergétique des substrats et leur aptitude à satisfaire les trois règles. Les notations sont homogénéisées pour faciliter la comparaison : μ_s =croissance à saturation ; r_s =énergie de saturation ; $\rho=r/r_s$; $\rho_e=r_e/r_s$, où r_e est l'énergie pour laquelle la croissance s'annule (d'après Muller-Feuga, 1999).

Auteurs	Formule	Nombre de paramètres	Perte de poids à jeun (règle 1)	Maximum de croissance (règle 2)	Maximum de rendement (règle 3)
Michaelis & Menten (1913) Monod (1942) Tamiya et al. (1953)	(1) $\mu = \frac{\mu_s r}{\mu_s + r}$	1	-	-	-
Haldane (1930) Aiba (1982)	(2) $\mu = \frac{\mu_s r}{K_s + r + \frac{r^2}{K_1}}$	3	-	+	-
Steele (1977)	(3) $\mu = \mu_s \rho e^{(1-\rho)}$	2	-	+	-
Peeters & Eilers (1978)	(4) $\mu = 2\mu_s (1+\beta) \frac{\rho}{\rho^2 + 2\beta\rho + 1}$	3	-	+	+
Bannister (1979)	(5) $\mu = \frac{\mu_s r}{\left(K_1^n + r^n\right)^{\frac{1}{n}}} - \mu_0$	4	+	-	+
Droop (1974) Kiefer & Mitchel (1983)	(6) $\mu = \frac{\mu_s r}{\mu_s + r} - \mu_0$	2	+	-	-
Molina Grima et al. (1996)	(7) $\mu = \frac{\mu_s r^n}{r_k^n + r^n} - \mu_0$	4	+	-	+
Muller-Feuga (1999)	(8) $\mu = \frac{2\mu_s (\rho - \rho_e)(1 - \rho_e)}{(1 - \rho_e)^2 + (\rho - \rho_e)^2}$	3	+	+	+

La Figure 5 donne l'allure de la courbe obtenue avec le modèle de Muller-Feuga (1999).

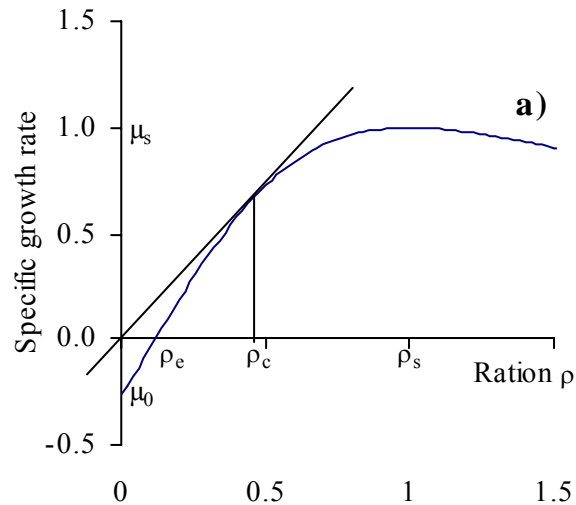


Figure 5 : Variation de la croissance spécifique avec la lumière selon le modèle de Muller-Feuga (1999), dans le cas où $\rho_e=0,12$ ($\rho_e=r_e/r_s$, où r_e est l'énergie pour laquelle la croissance s'annule et r_s est l'énergie de saturation).

Variation de disponibilité d'un élément nutritif au cours d'une culture

Dans un volume renouvelé de façon continue et invariante dans le temps, un produit soluble introduit voit sa concentration varier dans le temps. Il est intéressant de connaître la loi qui détermine cette variation car elle est applicable à un photobioréacteur dont l'on négligerait, dans un premier temps, l'ensemble des réactions accompagnant la photosynthèse. Deux cas sont considérés ici :

- augmentation de concentration avec l'injection continue du produit,
- diminution de concentration après interruption de l'injection.

Les hypothèses prises en comptes sont :

- pas de consommation du produit,
- pas de synthèse du produit,
- mélange parfait.

Augmentation de concentration avec l'injection du produit

Soit un réacteur de volume V faisant l'objet d'un renouvellement à partir du temps t_0 selon le débit de milieu q dans lequel la concentration de produit est C . Si l'on écrit que la variation de produit à un instant donné est égale à l'apport diminué du retrait, l'équation différentielle qui régit la variation de la quantité du produit présente dans le réacteur est la suivante :

$$\text{Équation 22 : } x' = q \left(C - \frac{x}{V} \right)$$

Nom	Dimension	Unité
x' Variation de quantité de produit dans le réacteur	$M T^{-1}$	$g j^{-1}$
q Débit d'injection	$L^3 T^{-1}$	$l. j^{-1}$
C Concentration du produit à l'injection	$M L^{-3}$	$g l^{-1}$
V Volume du réacteur	L^3	l

L'intégration de cette équation donne la variation de concentration avec le temps :

$$\text{Équation 23 : } c = \frac{X}{V} = C \left[1 - e^{-D(t-t_0)} \right]$$

	Nom	Dimension	Unité
c	Concentration au temps t	$M T^{-1}$	$g j^{-1}$
D	Taux de dilution	$L^3 T^{-1}$	$l. j^{-1}$
C	Concentration du produit à l'injection	$M L^{-3}$	$g l^{-1}$
V	Volume du réacteur	L^3	L
t	Temps courant	T	J, h
t₀	Temps du début d'injection	T	J, h

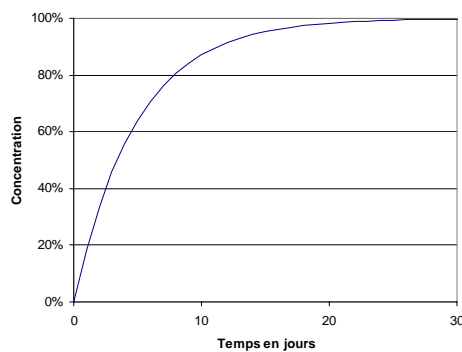
Diminution de concentration après interruption de l'injection

Soit un produit de concentration C présent dans le volume. Si le milieu injecté en continu ne comporte pas un tel produit, sa concentration va diminuer du fait de la dilution accompagnant le renouvellement du volume. L'Équation 22 voit son terme d'apport disparaître. L'intégration donne :

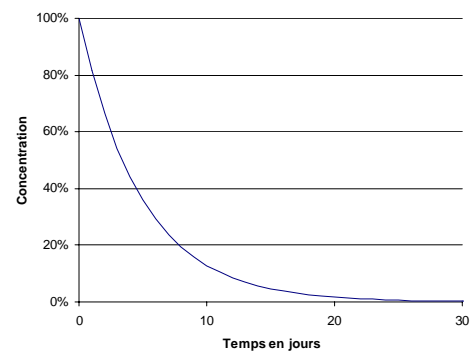
$$\text{Équation 24 : } c = C e^{-D(t-t_0)}$$

	Nom	Dimension	Unité
c	Concentration au temps t	$M T^{-1}$	$g j^{-1}$
D	Taux de dilution	$L^3 T^{-1}$	$l. j^{-1}$
C	Concentration initiale du produit	$M L^{-3}$	$g l^{-1}$
t	Temps courant	T	J, h
t₀	Temps de l'interruption	T	J, h

Exemple : Soit un réacteur à volume constant de 100 litres recevant un débit de 20.5 litres par jour dans lequel un produit à la concentration 1 (unité) est présent à partir du temps t_0 . La concentration augmentera jusqu'à atteindre la valeur 1, comme l'indique le graphe de gauche de la Figure 6. Si l'on interrompt l'injection, la concentration va diminuer jusqu'à atteindre zéro comme l'indique le graphe de droite de la Figure 6.



Augmentation de concentration avec l'injection en continu du produit



Diminution de concentration après interruption de l'injection en continu du produit

Figure 6 : Variation de concentration d'un produit non consommé et non synthétisé dans un réacteur de 100 litres renouvelé à raison de 20,5 litres par jour suite à une injection (graphe de gauche) et après interruption de cette injection (graphe de droite).

Le temps théorique nécessaire pour atteindre l'équilibre est infini dans l'un et l'autre cas. En réalité, on voit que ce temps peut raisonnablement être considéré comme étant d'environ 25 jours dans les deux cas.

Variation de la disponibilité en nutriment au cours d'une culture

Entre deux moments t_{n-1} et t_n , la disponibilité en un nutriment donné dans une culture évolue de la valeur C_{n-1} à la valeur C_n selon la loi suivante :

$$\text{Équation 25 : } C_n = \left[C_{n-1} + C_0 (1 - e^{-D(t_n - t_{n-1})}) - \lambda B_{n-1} (e^{\mu(t_n - t_{n-1})} - 1) \right] e^{-D(t_n - t_{n-1})}$$

où D est le taux de dilution, C_0 est la concentration dans le milieu injecté selon ce taux de dilution, λ est le taux d'incorporation dans la biomasse de concentration initiale B_{n-1} . L'injection continue dans l'intervalle de temps se traduit par un apport selon l'Équation 23 qui s'ajoute à la concentration initiale C_{n-1} . Cette concentration résultante est diminuée de l'incorporation métabolique dans la biomasse au taux λ selon l'Équation 7. Le tout est réduit par le retrait d'une partie de la culture lors de la récolte selon l'Équation 24.

Les éléments nutritifs sont souvent absorbés activement dans la biomasse sous leur forme initiale, minérale ou organique, sans pour autant être tout de suite métabolisés. La cellule constitue ainsi des stocks qu'elle répartit entre ses deux cellules filles, et dans lesquels elles puisent pour couvrir leurs besoins métaboliques. On voit qu'il faut distinguer entre un simple stockage et une incorporation structurelle dans les molécules de la biomasse. Il faut alors noter qu'il n'y a pas lieu, dans la formule précédente, de distinguer entre la forme dissoute dans le milieu et celle stockée dans la biomasse. En effet, en considérant le milieu homogène, ces deux formes disponibles pour le métabolisme sont réduites lors de la dilution dans les mêmes proportions données par l'Équation 24.

La Figure 7 donne un exemple de l'évolution de la concentration obtenue lors de cultures en batch et en continu, calculée au moyen de l'Équation 25. On voit que l'azote devient limitant au bout de 30 jours en batch, tandis qu'il ne l'est jamais en continu. Dans ce dernier cas, d'ailleurs, la concentration initiale en azote peut être réduite sensiblement, jusqu'à la valeur de 0.09 g/l, ce qui représente une économie sensible.

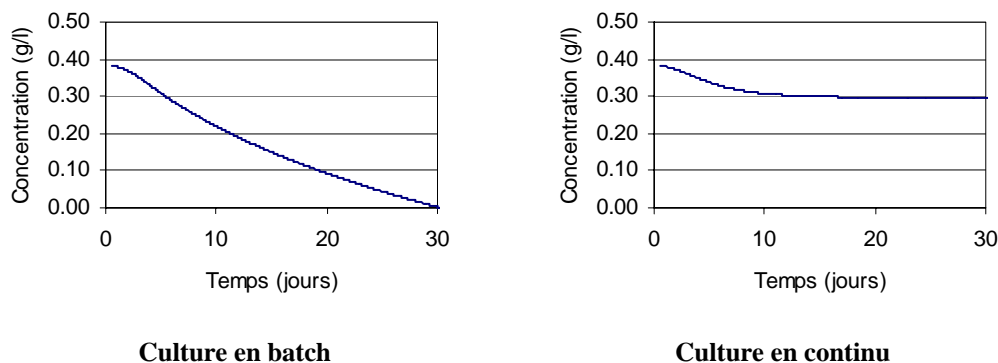


Figure 7 : Evolution de la concentration en azote disponible lors de cultures en batch et en continu selon un taux de dilution de $0,231 \text{ j}^{-1}$ dès l'origine. Cas d'une injection selon la concentration initiale de $0,38 \text{ g/l}$, avec un taux d'incorporation dans la biomasse de $12\% \text{ (p/p)}$.

L'influence de la température

Livansky (1996) suppose que la variation de la croissance spécifique avec la température suit l'équation d'Arrhénius :

$$\text{Équation 26 : } \mu = \mu_{20} \exp \left[\frac{E}{R} \left(\frac{1}{293,16} - \frac{1}{T} \right) \right]$$

où μ_{20} est la croissance spécifique à 20°C , $E \text{ (J mol}^{-1}\text{)}$ est l'énergie d'activation, R est la constante universelle des gaz ($R = 8,314 \text{ J mol}^{-1} \text{ }^\circ\text{K}^{-1}$), T est la température absolue de la culture ($^\circ\text{K}$). Pour la chlorophycée *Scenedesmus obliquus*, il trouve les valeurs suivantes :

$$\mu_{20} [\text{h}^{-1}] = 0,230 - 1,425 \cdot 10^{-3} \text{ pO}_2 [\text{kPa}]$$

$$E [\text{J mol}^{-1}] = 23\,180 - 319,3 \text{ pO}_2 [\text{kPa}] + 4,732 (\text{pO}_2 [\text{kPa}])^2$$

La température agit classiquement sur le vivant par une accélération des phénomènes biologiques de type Vant'Hoff, puis après un maximum marquant le préférendum thermique (T_M), par une décroissance liée à la dénaturation des protéines sous l'effet de la température.

Nous préférons pour ces raisons corriger la croissance spécifique à température optimale par une fonction comprise entre 0 et 1 qui rend compte également de la diminution de la croissance aux températures trop fortes. Elle consiste dans une différence de deux lois exponentielles adimensionnalisées s'annulant pour t_m et t_M , respectivement les température minimale et maximales de croissance (Équation 27).

$$\text{Équation 27 : } \mu = \mu_{\text{opt}} \frac{e^{\alpha(t_M-t)} - e^{\beta(t_M-t)} - [e^{\alpha(t_M-t_m)} - e^{\beta(t_M-t_m)}]}{e^{\frac{\alpha}{\alpha-\beta} \text{Log}\left(\frac{\beta}{\alpha}\right)} - e^{\frac{\beta}{\alpha-\beta} \text{Log}\left(\frac{\beta}{\alpha}\right)} - [e^{\alpha(t_M-t_m)} - e^{\beta(t_M-t_m)}]}$$

	Nom	Dimension	Unité
μ	Croissance spécifique	T^{-1}	j^{-1}
μ_{opt}	Croissance spécifique à température optimale	T^{-1}	j^{-1}
α	Paramètre d'accélération (-0,12)	θ^{-1}	$^{\circ}\text{C}^{-1}$
β	Paramètre de ralentissement (-0,15)	θ^{-1}	$^{\circ}\text{C}^{-1}$
t_M	Température maximale	θ	$^{\circ}\text{C}$
t_m	Température minimale	θ	$^{\circ}\text{C}$
t	Température courante	θ	$^{\circ}\text{C}$

Son allure est donnée par la Figure 8.

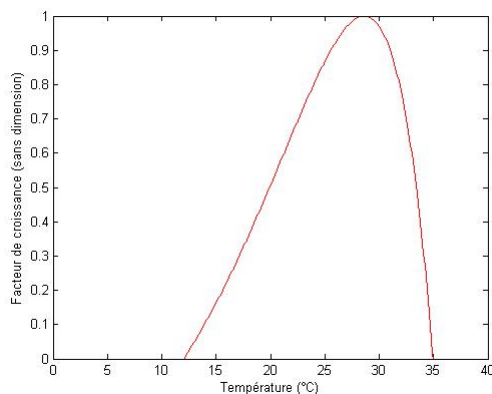


Figure 8 : Variation de la fonction thermique dans le cas de *Porphyridium cruentum* où $t_m=12$ et $t_M=35^{\circ}\text{C}$.

Autres facteurs influençant la croissance

pH

Définition donnée par <http://www.webencyclo.com/AnAsp/MainFrame.asp>

Notation chimique (p pour potentiel et H pour hydrogène) introduite par Soren Sørensen et permettant de mesurer le caractère acide, neutre ou basique d'un corps.

À température ambiante, l'eau pure est faiblement dissociée en ions H^+ et OH^- . Le produit des deux concentrations, exprimées en moles (symbole mol) par litre, de ces deux ions, appelé produit ionique

(pI) de l'eau, vaut 10^{-14} à 23°C, et il reste constant même si on ajoute une substance acide ou basique : ainsi, une eau neutre contient 10^{-7} mol d'ions H^+ et 10^{-7} mol d'ions OH^- ($pI = 10^{-7} \times 10^{-7} = 10^{-14}$) et une eau très acide (avec 10^{-1} mol d'ions H^+) contient alors 10^{-13} mol d'ions OH^- ($pI = 10^{-1} \times 10^{-13} = 10^{-14}$).

Pour des raisons de commodité, on définit le pH (référence à la concentration en ions H^+) au moyen d'une notation logarithmique :

Équation 28 : $pH = -\log_{10}([H^+])$

Ainsi, le pH d'une solution décimale (0,1 mol · l⁻¹) d'acide chlorhydrique (HCl) vaut 1, celui d'une solution décimale d'hydroxyde de sodium (NaOH) vaut 13. À 23°C, la neutralité d'une solution aqueuse (égalité des concentrations en ions H^+ et OH^-), correspond à un pH égal à 7 (cas de l'eau pure et d'une solution de chlorure de sodium, par exemple). Un pH supérieur à 7 signifie que la solution considérée est basique, un pH inférieur à 7 qu'elle est acide.

A titre d'exemples :

- Le pH gastrique oscille entre 1,5 et 2,5.
- Le pH normal de l'eau de mer est de 8,2.
- Le pH influe sur la solubilité du CO_2 .

De l'Équation 28 on déduit :

Équation 29 : $[H^+] = 10^{(-pH)}$

Carbone inorganique total (CIT)

Une amélioration sensible des rendements de production des photobioréacteurs pourrait résulter d'un pilotage de l'injection de CO_2 par le CIT et non plus par le pH (Baquerisse, 1999).

Agitation

Les algues sont sensibles à l'agitation. Celles qui présentent des appendices, tels que des spicules ou des flagelles, le sont particulièrement.

L'agitation est toutefois nécessaire pour assurer le renouvellement des cellules dans la partie éclairée du milieu réactionnel. Il faut donc trouver un compromis entre ce renouvellement et la fragilité cellulaire.

L'agitation est classiquement assurée par la turbulence, laquelle nécessite des vitesses suffisamment élevées pour que soit créé un régime turbulent (Nombre de Reynolds supérieur à 3 000). Cependant, d'autres types d'écoulement semblent plus appropriés dans la mesure où ils peuvent être établis en régime laminaire. C'est le cas notamment de certains écoulements tourbillonnaires.

Métabolites

Comme la plupart des microorganismes, le développement des microalgues est généralement accompagné par une excrétion de métabolites qui s'accumulent dans le milieu réactionnel et peuvent se révéler inhibiteurs de la croissance. Toutefois, compte tenu de la limitation par la lumière, les concentrations cellulaires atteintes en culture photoautotrophe restent faibles comparées à celles atteintes en fermentation, et de telles inhibitions sont rares.

- Cherchant à déterminer la densité cellulaire optimale de cultures extérieures de *Nannochloropsis*, Richmond & Zou (1999) réduisirent l'activité inhibitrice de suspensions à haute densité en renouvelant le milieu de culture après séparation. Le seuil de concentration pour lequel une activité inhibitrice de la croissance apparaît se situait dans la gamme 6-7 g poids sec l⁻¹.

- Livne & Sukenik (1990) rappellent que des produits de réaction enzymatique comme l'ADP, les orthophosphates et le malonyl CoA ont été identifiés en tant qu'agent inhibiteur de la croissance chez quelques plantes émergées et chez une diatomée. Ces auteurs mettent en évidence une inhibition compétitive de l'ACCCase (Acétyl CoA Carboxylase) par le malonyl CoA et l'acétyl CoA chez *Isochrysis galbana*.
- D'après Javanmardian & Palsson (1991), qui étudiaient la *Chlorella*, les substances inhibitrices pourraient être analogues à des phéromones sexuelles et pourraient présenter une activité bactéricide.

Oxygène

L'accumulation de l'oxygène produit par la photosynthèse sous forme dissoute dans le milieu réactionnel peut affecter la croissance à fortes concentrations par inhibition de la photosynthèse et même par mort photooxydative. Cette situation peut apparaître quand le dégazage est insuffisant, en particulier dans les systèmes clos (Richmond *et al.*, 1993).

- La littérature mentionne l'effet dommageable des fortes teneurs en oxygène sur la croissance des microalgues (e.g. Tredici *et al.*, 1991).
- Pour *Chlorella vulgaris* à 30°C et sous une pression partielle de gaz carbonique de 1 kPa, Ogawa *et al.* (1980) constatent que la croissance spécifique μ est réduite de l'ordre de 30% ($i = 0,3$) lorsque la pression partielle d'oxygène varie de 0 à 65 kPa (concentration d'oxygène dissous de 29,12 mg L⁻¹).
- Pour la chlorophycée d'eau douce *Scenedesmus obliquus* à 20°C, Livansky (1996) trouve que la croissance spécifique varie avec la pression partielle d'oxygène de la façon suivante:

$$\text{Équation 30 : } \mu_{20} [\text{h}^{-1}] = 0,230 - 1,425 \cdot 10^{-3} \text{ pO}_2 [\text{kPa}]$$

D'après cette formule, la réduction de croissance par l'oxygène chez cette espèce lors du passage de 14 à 18 mg l⁻¹ (soit de 31 à 40 kPa de pression partielle) serait de 8%.

Les productions de microalgues

Les cultures de microalgues ont connu un développement important ces quarante dernières années, mais moins rapide que celui des bactéries et champignons. Ce retard peut être attribué à la nature particulière de la source énergétique que constitue la lumière puisqu'elle s'atténue en pénétrant dans le milieu réactionnel du fait de l'absorption par les microorganismes eux-mêmes. Les substrats carbonés homogénéisés par mélange n'ont pas ce défaut. Ce phénomène est responsable de la plupart des difficultés rencontrées lors du développement des systèmes de production, lesquelles ont détourné l'attention des investisseurs jusqu'à ce jour. Il semble que les progrès récents conjugués avec l'augmentation de la demande provoquent un changement de comportement puisque l'on observe un accroissement des investissements dans ce secteur de la biotechnologie.

Les principales productions

Les premières recherches portant sur la production microalgale remontent aux années 1960 et ont conduit au développement des modèles de croissance et des milieux nutritifs encore en usage aujourd'hui. Ces recherches ont eu pour objectifs successifs la recherche de nouvelles sources de nourriture, la production d'énergie renouvelable, la préservation de l'environnement, et la production de molécules à haute valeur ajoutée. Depuis lors, la production industrielle s'est développée pour la nutrition santé avec *Spirulina* sp. et *Chlorella* sp., et le β -carotène avec *Dunaliella salina*. Ces trois espèces sont capables de résister à la compétition avec les autres espèces endémiques, la première en raison de sa tolérance aux pH alcalins, la seconde grâce à ses propriétés allélopathiques, et la troisième en raison de sa tolérance aux fortes salinités. D'autres espèces minoritaires sont produites en quantités beaucoup plus faibles, notamment pour les besoins de l'aquaculture.

Spiruline

Avec une production de plus de 2.000 tonnes par an à partir de l'an 2000, *Spirulina* sp. (ou *Arthrospira* sp.) est le genre de microalgues le plus produit. Le marché Japonais représente 500 tonnes par an tandis que la Chine et la Corée développent un programme de production de 1.000 tonnes par an. A ces productions s'ajoutent celles de Formose, des Etats-Unis, de l'Inde, du Viêt-Nam, du Chili, etc. L'utilisation de cette algue s'est diversifiée depuis une demande essentiellement centrée sur la nutrition humaine et animale vers de nouvelles applications dans les domaines du diagnostique clinique, de la recherche biologique, et de la cosmétologie. Des recherches récentes sur les effets thérapeutiques et sur la santé devraient accroître la demande des secteurs pharmaceutiques et nutraceutiques (Hu, 2003).

Chlorelle

Les propriétés immunostimulantes, antitumorales, antiradicalaires, et antilipémiantes qui font le succès de *Chlorella* sp. comme aliment-santé au Japon ont été constatées cliniquement (Iwamoto, 2003). Ces propriétés sont attribuées à un polysaccharide, le β -1,3-glucane.

La production industrielle essentiellement asiatique de *Chlorella* sp. remonte aux années 70, initialement comme aliment-santé, plus tard et surtout comme nourriture de l'aquaculture. Les quantités produites étaient de 200 tonnes par an en 1975, ont dépassé 1.000 tonnes par an dans les années 80, et approchèrent les 2.000 tonnes/an dans les années 90. La production est majoritairement mixotrophique et secondairement hétérotrophique. Ce second mode de production ne semble pas se développer depuis son introduction en 1965, et ceci malgré une demande croissante.

Aquaculture

Les espèces de microalgues de l'aquaculture produites dans le monde sont au nombre d'une trentaine et sont issues des huit principales classes. Elles sont mésophiles et relativement faciles à produire, même si la sensibilité aux contaminations autres que bactériennes nécessite certaines précautions. Leur production de l'ordre de 1.000 tonnes par an présente la particularité de ne pas faire l'objet de récolte puisque la biomasse est utilisée sous forme de cultures à l'état brut (Muller-Feuga, 2003).

Autres productions

Les caroténoïdes sont des pigments accessoires de microalgues leur permettant de résister aux fortes intensités lumineuses. Le β -carotène de *Dunaliella salina* et l'astaxanthine de *Haematococcus pluvialis* sont produits par des entreprises spécialisées en Australie, aux Etats-Unis, en Suède et en Israël. D'autres applications supportent le développement de petites entreprises qui fournissent la biomasse *in-toto* ou des substances après extraction aux secteurs de la diététique et de la dermo-cosmétologie, principalement.

Les systèmes de production

Les systèmes de production de microalgues sont de natures très variées, depuis les bassins à ciel ouvert, jusqu'aux photobioréacteurs clos. Tous ces systèmes diffèrent par de nombreux aspects portant notamment sur leur géométrie et les conditions de culture des algues, en particulier le mode de confinement, la lumière, le mélange, le contrôle thermique, les transferts de gaz, et les conditions d'exploitation. Différentes considérations permettent de classer ces systèmes, en particulier le contrôle plus ou moins poussé des conditions de culture et l'épaisseur de la couche de culture. On peut distinguer les épaisseurs décimétriques (bassins et bacs) et centimétriques (plans inclinés, tubes, plaques). Le Tableau 9 rassemble quelques performances mentionnées dans la littérature pour une variété d'espèces et de systèmes de production photoautotrophes.

Tableau 9 : Concentration et productivités surfaciques rapportées dans la littérature pour différents systèmes de production photoautotrophes classés d'après l'épaisseur de la couche de culture (\emptyset = diamètre).

Système de production	Longueur du chemin optique (cm)	Algue	Concentrations maximales (g l ⁻¹)	Productivité surfacique* (gm ⁻² j ⁻¹)	Référence
Plan incliné	1	<i>Chlorella sp.</i>	2	25 (p)	Doucha & Livansky, 1995
Réacteur plaque	1,2	<i>Arthrospira platensis</i>	4-6	24 (d)	Tredici, 2003
Réacteur tubulaire	2,5 (\emptyset)	<i>Spirulina platensis</i>	4	27 (p)	Richmond <i>et al.</i> , 1993
Réacteur tubulaire	4,8 (\emptyset)	<i>Chlorella vulgaris</i>	4	52 (p)	Tredici, 2003
Réacteur tubulaire	6,0 (\emptyset)	<i>Porphyridium cruentum</i>	1	25 (p)	Chaumont <i>et al.</i> , 1988
Réacteur tubulaire	12,3 (\emptyset)	<i>Spirulina maxima</i>	1	25 (p)	Torzillo <i>et al.</i> 1986
Bassin à surface libre	15	<i>Arthrospira platensis</i> , <i>Dunaliella salina</i> , <i>Odontella aurita</i>	0,4	12-13 (p)	Tredici, 2003
Réacteur tubulaire	50 (\emptyset)	<i>Haematococcus pluvialis</i>	0,4	13 (p)	Olaizola, 2000
Bacs transparents	50 (\emptyset)	<i>T. Iso</i> , <i>Pavlova lutheri</i> , <i>Chaetoceros calcitrans</i> , <i>Tetraselmis suecica</i> , <i>etc...</i>	0,1	3 (d)	Muller-Feuga <i>et al.</i> , 2003

(p) surface de l'emprise au sol ; (d) surface développée.

En raison de leur exposition aux contaminations, les cultures à surface libre (bassins, plans inclinés) ne sont possibles que pour une poignée d'espèces dominantes ou extrémophiles parmi lesquelles *Arthrospira sp.*, *Chlorella sp.*, *Dunaliella salina*, *Odontella aurita*, *Scenedesmus sp.*. Les autres espèces nécessitent des précautions destinées à accroître les chances de développement de l'algue choisie par un renforcement général de l'asepsie des cultures, par une inoculation massive, et pour des cultures de courte durée (batch).

Le photobioréacteur le plus simple et le plus répandu dans les écloséries d'aquaculture est un tube vertical à la base duquel est injecté de l'air et recevant de la lumière à travers ses parois transparentes. Le volume de ces bacs cylindriques varie de 100 à 1.000 litres. Le fond est plat ou conique et ils sont ouverts ou fermés par

un couvercle non étanche. On les distingue d'après la nature des matières plastiques constituant leurs parois transparentes (polyéthylène, polyméthacrylate de méthyl, polyester armé ou polycarbonate), l'épaisseur de ces parois (coque rigide ou film), et le mode de renouvellement du volume de culture (continu ou batch). Des tubes fluorescents sont souvent disposés autour de ces volumes selon un ratio puissance / volume de l'ordre de 1 Watt par litre de culture. La lumière naturelle est également utilisée lorsque la latitude géographique d'implantation le permet. Les épaisseurs de culture relativement importantes ne permettent pas d'atteindre des concentrations très élevées. Mais l'utilisation de la biomasse sous forme de culture brute les rend inutiles en aquaculture.

Comme pour toutes les cultures de microorganismes, on cherchera à maximiser les concentrations de microalgues à la récolte afin de diminuer le travail de séparation de la biomasse (sauf dans le cas de l'aquaculture où la biomasse n'est pas récoltée). La recherche des concentrations les plus fortes tend donc à privilégier une diminution des épaisseurs de culture de microalgues. En pratique, les longueurs du chemin optique sont rarement plus faibles que 2 cm. En raison de leur robustesse, leurs qualités optiques et hydrauliques, leur coût, leur facilité de mise en œuvre, et du contrôle poussé des conditions de culture qu'ils autorisent, les photobioréacteurs tubulaires sont choisis le plus souvent pour les installations industrielles.

Les photobioréacteurs tubulaires industriels

Bien que la France ait été pionnière dans le développement de la technologie des photobioréacteurs tubulaires dans les années 80-90, aucune réalisation n'y a encore vu le jour de façon durable. Pourtant, des entreprises exploitant cette technologie sont maintenant implantées dans les régions industrialisées à ensoleillement fort (Hawaii, Australie, Israël, Espagne), mais aussi modéré à faible (Allemagne, Suède).

L'installation de Klötze (Allemagne)

Parmi elles, Ökologische Produkte Altmark GmbH (ÖPA) mérite une mention spéciale en raison de sa taille qui en fait la plus grande installation réalisée à ce jour.



Figure 9 : Photobioréacteur de la firme ÖPA GmbH.

Pour produire la chlorelle comme additif de l'alimentation animale, la société ÖPA GmbH a construit en 1999, à Klötze près de Wolfsburg, un photobioréacteur tubulaire de 700 m³ selon un concept élaboré par IGV GmbH et B. Braun International*, un investissement de 10 M€. La société n'a pas réussi à s'imposer, et a cédé son installation au Professeur Steinberg en 2003. Le produit est toujours la chlorelle, mais sa destination est désormais le marché du complément alimentaire.

L'installation est dimensionnée pour produire 100 tonnes par an (poids sec) de *Chlorella vulgaris*. Elle occupe une serre en verre de 1 ha. Son volume de 700 m³ est réparti en 20 modules indépendants de 35 m³. Chacun comporte six rangées verticales distantes de 80 cm de 17 épingles (aller et retour) horizontales de 50 m de long en tubes de verres borosilicate de 48 mm de diamètre extérieur, disposées sur trois m de haut. La culture est mise en circulation au moyen d'une pompe centrifuge par module, un mode de propulsion inadapté aux microalgues fragiles.

La construction d'un autre réacteur est prévue courant 2004 par un groupe d'investisseurs de Hambourg. Trois autres projets sont en cours d'étude en Allemagne.

Algatechnologies (Israël)

La société israélienne Algatechnologies exploite depuis 2000 un photobioréacteur tubulaire (Figure 10) dans la région d'Eilat pour la production d'astaxanthine d'*Haematococcus pluvialis*. Il s'agit d'un concurrent d'autant plus redoutable qu'il est implanté à plus faible latitude (29,56° au lieu de 43,48° pour Montpellier).

* BBI fait partie du groupe Sartorius spécialisé dans la filtration.



Figure 10 : Réacteur de la société Algatechnologies à proximité d'Eilat (Israël).

En 2003, le Professeur Sammy Boussiba, Directeur scientifique de Algatechnologies, annonçait une production de 25 t/an de biomasse sèche, et de 500 kg/an d'astaxanthine, soit une teneur moyenne de 2%, vendue 3000 €/kg, soit un chiffre d'affaires de 1,5 M€. Aujourd'hui, alors que le prix de vente a plus que doublé, nous savons qu'un agrandissement de l'outil de production a été décidé.

Les marchés

Une application nouvelle se développe en Europe centrale où l'algue apparaît comme un aliment de confort des élevages hors sol. De nombreux tests portant sur les poulets, poules pondeuses, dinde, canard, lapin et porcs ont mis en évidence l'effet bénéfique d'une supplémentation en Chlorelle à des taux voisins de 0,1% sur la survie et la croissance des volailles et porcs en élevage hors sol. Les futurs essais vont concerner les bovins et les palmipèdes à foie gras. Cette supplémentation a pour effet de renforcer le système immunitaire naturel et la résistance aux affections pathogènes. L'intérêt économique de cet effet est une conséquence de l'interdiction récente de l'usage des antibiotiques dans l'alimentation animale.

D'autres marchés concernent la diététique, et la dermocosmétologie.

La technologie

Une installation pilote de 4.000 litres (Figure 11) construite sur le site de l'IGV GmbH à Potsdam est utilisée pour la validation des choix techniques, la démonstration et la production expérimentale.

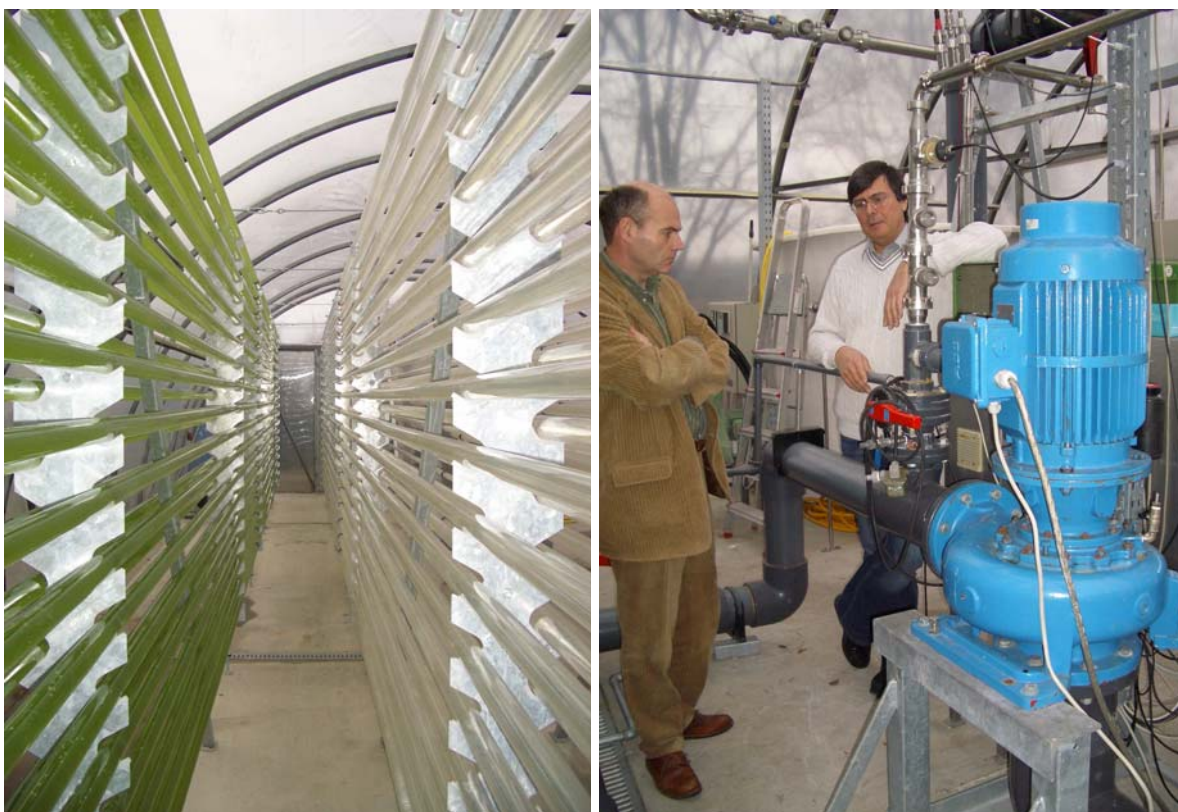


Figure 11 : Le photobioréacteur tubulaire de l'IGV à Potsdam (4.000 litres). A gauche, deux rangées d'épingles, dont une en service avant inoculation de l'ensemble. A droite, pompe et capteurs de la boucle.

Chaque module consiste dans une boucle avec pompe, capteurs, bac de dégazage et système de régulation indépendants.

La production journalière moyenne (450 kg par jour pour ÖPA) correspond à la récolte d'un tiers de la biomasse en place (3 à 4 g/l) au moyen d'un clarificateur Westphalia (Figure 12). Le surnageant est recyclé après abattement des bactéries au moyen d'un stérilisateur UV. La récolte, dont la concentration est de 150%, est séchée par atomisation à 110°C. La production a lieu pendant 300 jours par an. Un appoint carboné sous forme de glucose est pratiqué en hiver pour soutenir la production.



Figure 12 : Le clarificateur de récolte, à gauche, et le stérilisateur UV du surnageant recyclé, à droite.

La formation des dépôts sur les parois optiques est ralentie au moyen de granulés de matière plastique de deux densités (dont PMMA, selon une concentration de 2 à 3%) qui provoquent une abrasion des parois et une stabilisation du biofilm. Malgré cette précaution, un nettoyage est nécessaire toutes les 12 à 15 semaines. Chaque boucle est alors vidée dans une capacité de stockage pendant que le circuit est balayé pendant quelques heures par une solution d'eau oxygénée. Elle assure le nettoyage des parois en même temps que la stérilisation relative du circuit. La culture est remise en place après vidange de l'eau de nettoyage.

Les tendances technologiques

Compte tenu du coût important de leur masse salariale, les pays industrialisés doivent privilégier les concepts sûrs, performants et requérant peu de main d'œuvre dans leur choix en matière de production commerciale primaire et secondaire. Ceci est généralement obtenu grâce à des technologies avancées permettant une réduction des charges de fonctionnement en général, et de main d'œuvre en particulier, même si cela se traduit par un accroissement de l'investissement. Avec les meilleures performances en termes de contrôle, de productivité surfacique et de concentration (Tableau 9), il n'est pas étonnant que les photobioréacteurs tubulaires équipent la plupart des installations industrielles en exploitation dans les pays industrialisés (Europe, Israël, USA). Cela nous semble être le signe que cette technologie a atteint sa maturité.

Conduite des cultures en continu

En raison de la nature dynamique de l'équilibre entre la constitution de matière végétale et le renouvellement du milieu, le comportement des cultures continues est difficile à appréhender. La modélisation constitue un moyen puissant pour anticiper ce comportement et assurer le pilotage du procédé de culture.

Densité cellulaire optimale (Optimal cell density)

A chaque couple algue-système de production correspondent des conditions permettant d'optimiser la production de biomasse. C'est ainsi qu'il existe une densité cellulaire optimale pour laquelle la production est maximale. La forme en cloche de la courbe de variation de la productivité en fonction de la concentration a été vérifiée par plusieurs auteurs, dont notamment Richmond (1993).

La simulation par un modèle appliqué au photobioréacteur LAMP dans le cas de *Porphyridium cruentum* permet de mettre en évidence (Figure 13) un taux de dilution et une concentration optimaux ($0,32 \text{ j}^{-1}$ et $0,6 \text{ g L}^{-1}$, respectivement) lorsque l'on cherche à optimiser la productivité surfacique ($12 \text{ g.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$).

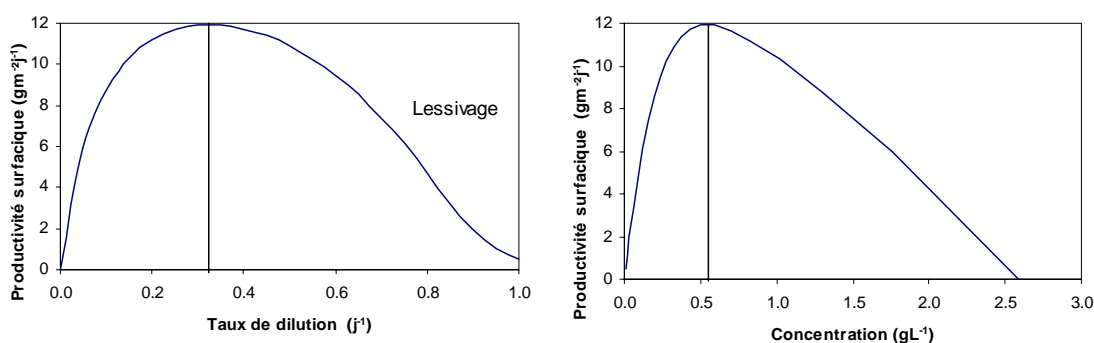


Figure 13 : Variations de la productivité surfacique en fonction du taux de dilution et de la concentration. Résultat d'une simulation dans le cas du photobioréacteur LAMP pour une culture en continu de *Porphyridium cruentum*.

Dilution différée

Par intuition, les exploitants d'un photobioréacteur attendent que la culture ait atteint une concentration significative avant de lancer leur pompe de dilution d'une culture en continu de type chémostat. Une approche théorique (Muller-Feuga et al., 2003) a permis de préciser l'influence de la durée du batch initial sur la cinétique de croissance de la population (Figure 14).

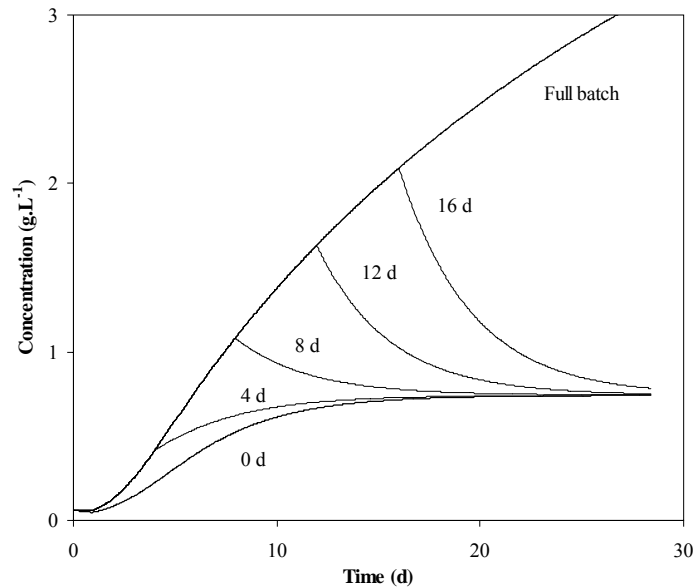


Figure 14 : Cinétiques théoriques des concentrations de cultures en continu conduites avec différentes durées du batch initial (en jours). Le taux de dilution est de 0.23 j^{-1} .

Y a-t-il un intérêt quelconque à différer la dilution par un batch préalable ? Si oui, comment déterminer le moment où il faut commencer la dilution ? Un modèle appliqué au cas d'une culture en continu dans le photobioréacteur LAMP montre (Figure 15) qu'une dilution même légèrement différée peut se traduire par des gains de production importants pour des runs de courte durée. On voit que les retards optimaux se situent entre 3 et 5 jours, et augmentent avec le taux de dilution. Ils se traduisent par des gains pouvant atteindre 2 jours de production à pleine capacité.

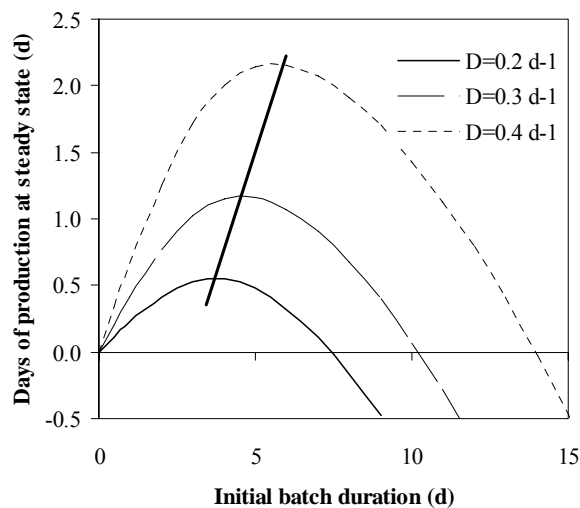


Figure 15 : Variation des gains de production en fonction du retard à la dilution d'une culture en continu, pour différents taux de dilution. Les gains de production sont exprimés en jours de production à l'équilibre.

Pour optimiser la production de biomasse, il y a donc un intérêt à différer le renouvellement d'une culture en continu. Cependant, le lancement de la dilution dès l'inoculation (retard zéro) permet une standardisation et une simplification des protocoles de culture dans un but d'étude comparative portant sur d'autres facteurs (hydrodynamique, vitesse d'agitation, milieu, etc...), et garde donc un intérêt pour l'expérimentation.

Le milieu physique des algues

Caractérisation de la lumière

La lumière solaire

Les radiations émises par le soleil couvrent un spectre large allant de 200 à 100 000 nanomètres (nm) de longueur d'onde. Il est habituel de répartir ces longueurs d'onde en 4 grands domaines:

Domaines	Longueur d'onde (nm)
ultra violet	200 à 400
visible	400 à 700
proche infra rouge	700 à 3000
infra rouge	3000 à 100 000

Seul le visible est perceptible à l'œil humain, est présente une utilité pour la photosynthèse.

La majeure partie des radiations terrestres est comprise dans la frange 300 à 3 000 nm et dans les grandes longueurs d'onde allant de 3500 à 50 000 nm. On constate que la lumière visible représente environ la moitié de l'énergie émise par le soleil et atteignant la surface de la terre.

La quantité d'énergie arrivant au dessus de la couche atmosphérique correspond à 1370 watt m^{-2} , mais elle correspond au mieux à $1\ 000 \text{ W m}^{-2}$ à midi par jour ensoleillé à la surface de la terre. La quantité d'énergie disponible varie en fonction de la latitude, de l'altitude, de l'heure de la journée et des conditions météorologiques.

Qualitativement, le spectre solaire visible (Figure 16) présente des différences sensibles en fonction de la hauteur angulaire du soleil entre l'horizon (0°) et le zénith (90°). Une demi-heure avant le coucher (8°), le pic se situe dans le rouge, alors qu'il est dans le bleu plusieurs heures plus tôt (70°).

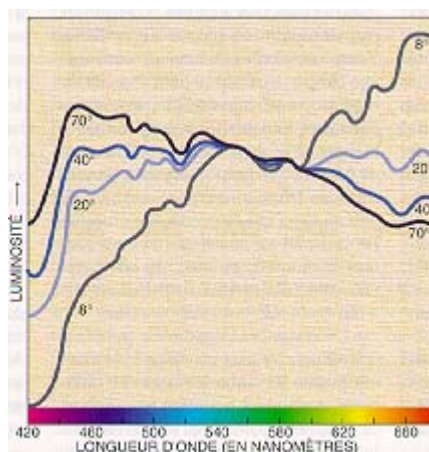


Figure 16 : Spectres de la lumière solaire en fonction de la hauteur sur l'horizon.

Expression physique de la lumière

La lumière est un flux d'énergie qui se propage en ligne droite dans un milieu homogène. Elle est caractérisée par sa longueur d'onde λ et par son énergie ϵ .

La relation liant la longueur d'onde à la fréquence est la suivante :

Équation 31 : $\lambda = c/\nu$

	Nom de la grandeur physique	Dimension	Unité
λ	Longueur d'onde	L	m
c	Célérité de la lumière	L T ⁻¹	299 792 458 mètres par seconde dans le vide.
ν	Fréquence	T ⁻¹	Herz (Hz)

La vitesse (ou célérité) de la lumière c est moins importante dans les milieux solides ou liquides. Elle traverse l'eau à 225 000 km/seconde, le cristal à 206 000 km/s, le verre à 200 000 km/s et le diamant à 125 000 km/s.

La lumière se comporte comme une onde électromagnétique, ou comme un flux de particules appelées photons. La relation liant l'énergie à la fréquence et à la longueur d'onde est la suivante :

Équation 32 : $\varepsilon = Nh\nu = Nhc/\lambda$

	Nom de la grandeur physique	Dimension	Unité
ε	Energie	M L T ⁻²	Einstein, mol phot
	Nombre d'Avogadro	sd	6,023 10 ²³
h	Constante de Planck	M L T ⁻¹	6,6252 10 ⁻³⁴
ν	Fréquence	T ⁻¹	Herz (Hz)
c	Célérité de la lumière	L T ⁻¹	299 792 458 mètres par seconde dans le vide.
λ	Longueur d'onde	L	m

Photons

Le photon est la plus petite partie de l'énergie lumineuse. Dans une réaction photochimique, c'est le photon qui intervient au côté des autres espèces chimiques élémentaires.

Par exemple, dans l'Équation 1 dite de Myers, il faut 48 photons pour faire une molécule de matière organique à un atome d'azote.

Einstein (ou mole-photon)

D'après l'Équation 32, on voit que l'Einstein (E) est la quantité d'énergie lumineuse nécessaire pour transformer une mole de substrat dans une réaction photochimique. C'est la raison pour laquelle on parle également de mole-photon (mol-phot) pour désigner cette grandeur physique. On a donc l'équivalence suivante :

Équation 33 : $1 \text{ Einstein} = 1 \text{ mole-photon} = 6,023 \cdot 10^{23} \text{ photons}$

Densité de flux de photon (en $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

La densité de flux de photon est utilisée pour caractériser un environnement lumineux. Elle est couramment exprimée en Einstein par unité de surface et de temps, soit $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, ou encore $\mu \text{ mol-phot m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Dans le cas des organismes photosynthétiques, la surface à considérer est celle qui reçoit la lumière, fronde, feuille, surface libre dans le cas de bassins ou de bacs de culture d'algue, surface transparente délimitant le milieu réactionnel dans le cas des photobioréacteurs.

Expression de la lumière par référence à l'œil humain

Aucune unité particulière n'est nécessaire en soi pour la mesure physique de la lumière, puisqu'elle peut être mesurée dans les unités déjà décrites. Toutefois, en raison de l'importance centrale que revêt la vision humaine, on a convenu de définir des unités spécifiques qui prennent en compte l'effet subjectif du rayonnement électromagnétique sur l'organe visuel humain.

Le stéradian

Le stéradian (sr, sans dimension) est le rapport de l'aire sphérique par le carré du rayon de la sphère. Le cône lumineux partant de la source et éclairant un mètre carré de la surface développée d'une sphère d'un mètre de rayon mesure 1 stéradian d'angle solide.

Intensité lumineuse (en candela)

En 1960, la candela (cd) a été définie comme l'intensité lumineuse d'une ouverture ayant une aire de $1/60$ de centimètre carré et rayonnant comme un radiateur intégral (corps noir) à la température de solidification du platine (1764°C).

Aujourd'hui, la candela (cd) est définie comme l'intensité lumineuse, dans une direction donnée, d'une source qui émet un rayonnement monochromatique de fréquence $540 \cdot 10^{12}$ hertz (555 nm) et dont l'intensité énergétique dans cette direction est $1/683$ watt par stéradian.

La sensibilité à la lumière de l'œil humain dépend de la longueur d'onde ou de la couleur de la lumière et présente en outre de légères différences individuelles. Dans le cas où, comme nous en avons aujourd'hui l'habitude en photométrie, nous souhaitons mesurer la lumière à l'aide d'appareils physiques, nous avons besoin d'une mesure pour la luminosité perçue de façon subjective de chaque composante chromatique de la lumière visible. Cette mesure donne ce que l'on appelle l'efficacité lumineuse relative spectrale $V(\lambda)$, dont les valeurs pour des longueurs d'ondes comprises entre 360 et 830 nm ont été fixées à partir de mesures réalisées sur des personnes participant à des essais au niveau international.

A l'OFMET (Office Français de Métrologie), la candela est représentée au moyen d'un groupe de récepteurs d'éclairage lumineux étalonnés de façon absolue par voie radiométrique. Ces récepteurs se composent de détecteurs au silicium de rendement quantique 100% et d'un filtre pour l'adaptation à $V(\lambda)$.

Luminance ou brillance (en cd m^{-2} , ou nit)

La luminance ou brillance exprime le pouvoir émissif d'une surface de 1 m^2 dont l'intensité est de 1 candela. Elle est exprimée en candela par mètre carré (cd m^{-2}), ou nit.

Flux lumineux (en lumen)

Le lumen (lm) est le flux lumineux émis dans un stéradian par une source ponctuelle uniforme, placée au sommet de l'angle solide et ayant une intensité lumineuse de 1 candela.

Le flux lumineux d'une source est égal à son intensité, exprimée en candela, multipliée par l'angle solide dans lequel la lumière est émise. Il rend compte de l'énergie lumineuse se déplaçant dans l'espace en direction d'un objet.

Le rendement lumineux des lampes est souvent exprimé en lumen, sommé dans toutes les directions, accompagné d'un diagramme de répartition angulaire en candela. Par exemple, la source décrite par la Figure 17 émet sous 60° avec une intensité de 300 candela. Dans l'axe, l'intensité lumineuse atteint 460 candela.

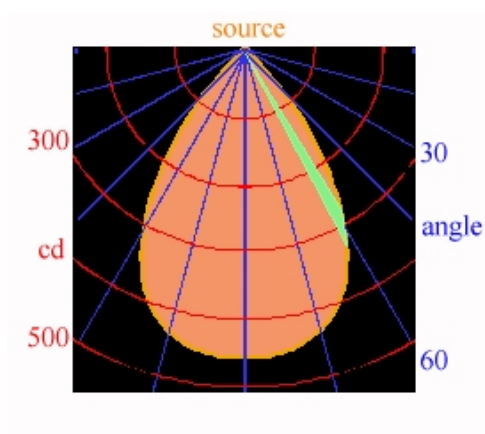


Figure 17 : Exemple de diagramme de répartition angulaire de la lumière émise par une source.

Dans les catalogues caractérisant les sources de lumière artificielle, on trouve des notations en lumens par watt (lm W^{-1}). Pour une lampe non monochromatique donnée, la puissance est calculée en multipliant le rendement lumineux correspondant à chaque longueur d'onde par l'énergie qu'elle représente proportionnellement au rendement d'une longueur d'onde de 555 nm (longueur d'onde à laquelle l'œil est le plus sensible). Ce facteur de proportionnalité a été calculé pour chaque longueur d'onde, et on le présente généralement sous la forme d'une courbe dite de V_{λ} (Figure 18).

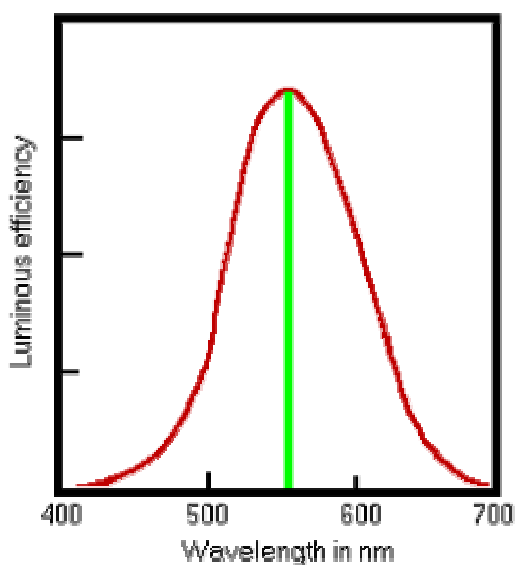


Figure 18 : Exemple de courbe de V_{λ} donnant la répartition du facteur de proportionnalité permettant le calcul de l'énergie en fonction de la longueur d'onde.

Eclairement (en lux)

Le lux (lx), ou lumen par mètre carré est l'éclairement d'une surface qui reçoit normalement et d'une manière uniformément répartie un flux lumineux de 1 lumen par mètre carré. L'éclairement permet de quantifier la l'énergie lumineuse arrivant sur un objet donné placé à une certaine distance d'une source lumineuse.

Exercice : En reprenant le diagramme de répartition de l'énergie lumineuse vu précédemment (Figure 17), calculons l'éclairement reçu par un objet placé dans un angle de 60° par rapport à la source lumineuse et éloigné de 3 m. L'énergie délivrée dans un angle de 60° est de 300 candela dans un cône de 1 stéradian. A un mètre l'objet recevrait une quantité de lumière de 300 lumen par mètre carré (lux). Sachant que cette quantité varie comme l'inverse du carré de la distance à la source lumineuse, nous pouvons en déduire qu'à trois mètres l'éclairement est de $300 \cdot (1/3)^2$, soit 33 lux (Figure 19).

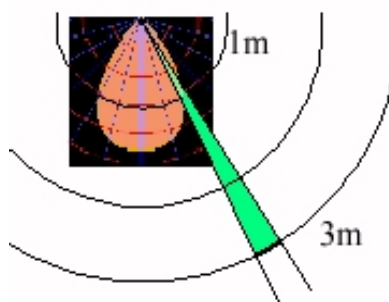


Figure 19 : Illustration de l'exemple de calcul de l'éclairement délivré à trois mètres.

Autres unités de mesure

La bougie décimale (bd) est une ancienne unité d'intensité lumineuse (1 bd = 1,02 candela).

On trouve encore des travaux mentionnant le foot-candle (ft-c), ancienne unité du Royaume Uni (1 candle = 1,02 bd). La conversion en lux est décrite dans le tableau suivant :

Conversion 1=>2	1	2	Conversion 2=>1
10,764	foot-candle	lux	0,0929

Mesure de rayonnement photosynthétique

Les végétaux utilisent l'énergie de la lumière pour transformer le gaz carbonique et l'eau en leur matière organique constituante. Les rayonnements qu'ils utilisent sont dits photosynthétiquement actifs et constituent une partie du spectre visible.

La Figure 20 montre que la sensibilité de l'œil humain est centrée de façon normale sur le jaune (550 nm) tandis que les végétaux utilisent le bleu (440 nm) et surtout la zone du jaune et du rouge (620 à 680 nm). En fait, les spectres de lumière utiles à la photosynthèse varient dans d'assez fortes proportions d'un végétal à l'autre. Certains possèdent des pigments secondaires caroténoïdes (xanthophylles, anthocyanes, ..) ou protéiques (phycobiliprotéines) qui leur permettent d'exploiter les zones du spectre ne concernant pas la chlorophylle.

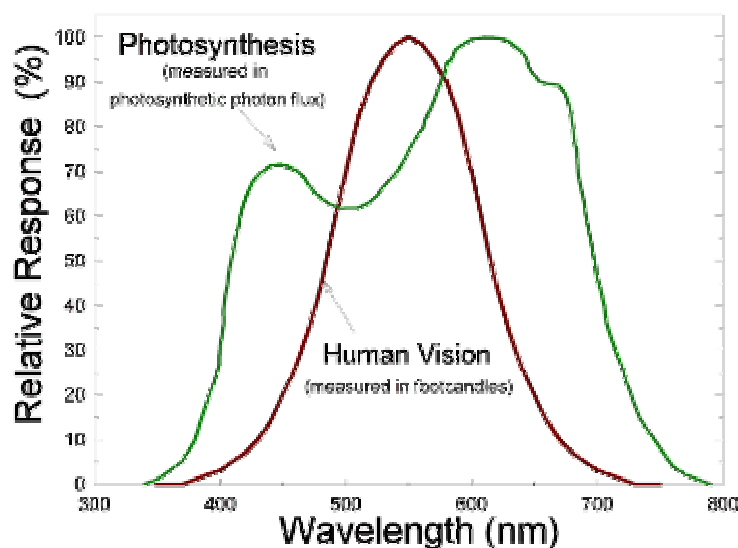


Figure 20 : Diagramme de sensibilité de l'œil humain et des végétaux au rayonnement visible.

Il est devenu d'usage courant, pour les personnes se préoccupant de photosynthèse, d'exprimer le rayonnement reçu par une surface réceptrice en énergie lumineuse effectivement utilisée pour la photosynthèse. Il est alors mesuré entre 400 et 700 nm, exprimé en $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ou $\mu\text{mol phot m}^{-2} \text{s}^{-1}$ plutôt qu'en énergie oculaire (Lux ou Foot-candle), et prend des appellations diverses selon les auteurs :

Français	Anglais
RPA = Rayonnement Photosynthétiquement Actif	PAR = Photosynthetically Active Radiation
DFPP = Densité de Flux de Photon Photosynthétique	PPFD = Photosynthetic Photon Flux Density
DFP = Densité de flux de photons	PFD = Photon Flux Density
Irradiance	Irradiance

Les outils de mesure

Des outils permettent de mesurer les radiations dans le domaine du visible (RPA) et rendent compte de la part utilisée par les végétaux pour réaliser la photosynthèse. On les appelle des quantum mètres et ils utilisent généralement une photodiode au silicium dont le signal est retouché pour couvrir certaines conditions :

- rayonnement isotrope à 4π stéradian (récepteur sphérique),
- rayonnement linéaire moyen (chaîne linéaire de petits récepteurs),
- rayonnement unidirectionnel (récepteur plan avec correction du cosinus).

D'autres outils permettent la mesure du rayonnement solaire global (soleil et ciel). On les appelle des pyranomètres. Il faut alors considérer que l'énergie de la partie photosynthétiquement active de ce rayonnement n'en constitue que la moitié environ.

D'autres outils permettent la mesure du rayonnement visible selon une sensibilité équivalente à celle de l'œil humain. On les appelle des photomètres. Ils servent notamment à déterminer les performances d'éclairage des sources de lumière artificielles.

Correspondances entre grandeurs physiques et grandeurs oculaires

Les facteurs de conversion en lux de l'énergie photosynthétiquement active exprimée en $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ varient en fonction de la source lumineuse (Thimijan *et al.*, 1982).

PAR ($\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Lumière solaire (lux)	Lampe à sodium haute pression (lux)	Lampe à iodeure métallique (lux)	Lampe fluorescente Cool White (lux)
1	54	82	71	74

Exercice : On veut délivrer un PAR de $1\,000\ \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ sur une surface de $1\ \text{m}^2$ placée dans l'axe et à une distance de $0,5\ \text{m}$ de lampes fluorescentes blanc industrie de $30\ \text{W}$ délivrant $2\,300\ \text{lm}$. Combien de lampes faudra-t-il ?

Par définition, une seule lampe délivre une quantité de lumière de $2\,300\ \text{cd}$ à $1\ \text{m}$ sur une surface de $1\ \text{m}^2$ placée dans l'axe. Sachant que cette quantité varie comme l'inverse du carré de la distance à la source lumineuse, nous pouvons en déduire qu'à $0,5\ \text{mètre}$ l'éclairage est de $2\,300 \cdot (1/0,5)^2$, soit $9\,200\ \text{lux}$. Pour atteindre les $74\,000\ \text{lux}$ donnés par le tableau de correspondance précédant, il faudra donc 8 lampes au moins.

Remarque : Pour la lumière solaire, on peut utiliser la conversion simple suivante :

$$250\ \text{lux} \sim 1\ \text{W m}^{-2} \sim 5\ \mu\text{E m}^{-2}\ \text{s}^{-1} \sim 5\ \mu\text{mol phot m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$$

En fonction de la source lumineuse considérée, les erreurs de mesure obtenues dans le PAR avec cette conversion peuvent atteindre 45% :

Lampe	erreur
Fluorescente blanc industrie	45%
Sodium	10%
Iodure métallique	15%

Disponibilité de la lumière en milieu absorbant

En pénétrant dans un milieu absorbant (turbide), l'énergie lumineuse s'atténue progressivement jusqu'à l'extinction totale. C'est le cas dans un milieu de culture de microorganismes photosynthétiques, phénomène également connu sous le nom d'auto-ombrage (self-shading). La loi de Beer-Lambert permet de rendre compte de façon satisfaisante de cette atténuation. Il existe d'autres lois plus spécifiques de la géométrie des milieux absorbants et des sources.

La loi de Beer-Lambert :

La loi de Beer-Lambert est une relation donnant la variation de l'intensité lumineuse en fonction de la distance parcourue dans un milieu absorbant (généralement une solution mais peut aussi se faire sur des lames de verre). Cette loi dit que si un faisceau de photon d'intensité initiale I_0 traverse une cuve de longueur l (généralement $1\ \text{cm}$, plus rarement $5\ \text{cm}$) contenant une solution de concentration C (mol/l), l'intensité I une fois la cuve traversée aura comme valeur :

$$\text{Équation 34 : } I = I_0 e^{-eIC}$$

Les unités utilisées en biotechnologie sont généralement les suivantes :

Nom	Dimension	Unité
I Intensité lumineuse transmise avec substance absorbante	M L T^{-1}	$\mu\text{E.m}^2.\text{s}^{-1}$
I₀ Intensité lumineuse transmise sans substance absorbante	M L T^{-1}	$\mu\text{E.m}^2.\text{s}^{-1}$
e Coefficient d'absorption ou d'absorbance ou d'extinction	$\text{L}^2 \text{M}^{-1}$	$\text{m}^2.\ \text{g}^{-1}$
l Chemin optique	L	cm
C Concentration	M L^{-3}	$\text{g}.\ \text{l}^{-1}$

Cette relation possède des domaines de validité. Elle n'est valable en toute rigueur que pour des lumières monochromatiques, c'est à dire présentant un spectre de longueur d'onde très resserré, et pour des concentrations inférieures à 10 g/l.

La loi de Beer-Lambert présente l'inconvénient de ne pas considérer la lumière réémise par les particules en solutions par réflexion et réfraction, généralement regroupée sous le terme de dispersion (light scattering). Elle donne de ce fait une sous-estimation de la lumière disponible pouvant atteindre de l'ordre de 20% (Cornet *et al.*, 1998). Il existe des modèles dits de transfert photonique qui rendent compte de la dispersion, qui sont comparés par ces auteurs. Ils sont d'un maniement complexe, et c'est probablement la raison pour laquelle on leur préfère généralement la loi de Beer-Lambert, bien qu'imparfaite.

Transmission ou Transmittance :

L'intensité lumineuse n'est pas toujours l'information la plus intéressante à traiter, c'est pourquoi on définit la transmission ou transmittance (T), souvent exprimée en pourcentage, telle que :

$$\text{Équation 35 : } T = I / I_0$$

D'après l'Équation 34, on voit que

$$\text{Équation 36 : } T = \exp(-e \cdot l \cdot C)$$

La transmission est donc une fonction exponentielle de la concentration.

Absorbance ou Absorption :

On rencontre aussi l'absorbance A, unité sans dimension utilisée en spectrophotométrie UV-visible, définie par :

$$\text{Équation 37 : } A = \ln(I_0 / I) = -\ln T$$

D'après (3), on voit que

$$\text{Équation 38 : } A = e \cdot l \cdot C$$

Cette relation proportionnelle entre absorbance et concentration pourra donc être utilisée pour réaliser des dosages ou des suivis cinétiques.

Densité optique

D'usage courant en spectrométrie UV-visible, la densité optique (DO) est égale au logarithme décimal de l'inverse de la transmission. D'après l'Équation 35, il vient donc :

$$\text{Équation 39 : } DO = \log_{10}(I_0 / I)$$

DO est sans dimension. Un objet ayant une transmission de 10% aura une densité optique de 1. Et d'après l'Équation 36:

$$\text{Équation 40 : } DO = -\log_{10}(\exp(-e \cdot l \cdot C)) = (e \cdot l \cdot C) / \ln(10) = (e \cdot l \cdot C) / 2,3026$$

La profondeur optique l de la cuve de spectrométrie est généralement de 1 cm. Mais il arrive que des cuves de profondeur optique égale à 5 cm soient utilisées pour des solutions faiblement concentrées. On a donc :

$$\text{Équation 41 : } DO = k \cdot e \cdot C$$

avec :

Profondeur optique l de la cuve	1 cm	5 cm
Valeur de k (cm)	0,4343	2,1715

Comme la transmission, la densité optique est donc proportionnelle à la concentration, ce qui rend son utilisation intéressante pour suivre des cinétiques de croissance. Le coefficient de proportionnalité $k \cdot e$ est déterminé par la régression de la DO vs la concentration. Nota : Il ne faut pas oublier d'ajouter le point (0,0) à la statistique avec un poids suffisant pour bien marquer que l'ordonnée à l'origine est nulle.

Les valeurs de k précédentes permettent de déterminer le coefficient d'absorption e (ou d'absorbance, ou d'extinction) en fonction de la profondeur l de la cuve.

Hydraulique, hydrodynamique

D'après les Editions Atlas 1999

<http://www.webencyclo.com/AnAsp/MainFrame.asp>

La dynamique des fluides est l'étude de la distribution des vitesses et des contraintes (internes et externes) au sein d'un fluide en mouvement. Le mouvement d'un fluide engendre des phénomènes de frottement soit interne - entre les éléments de fluide soumis à des vitesses différentes -, soit externe - entre des éléments de fluide et les surfaces limites le long desquelles ils se déplacent ; la viscosité caractérise ces phénomènes de frottement (plus un fluide est visqueux, plus ces frottements sont importants).

L'écoulement d'un fluide peut être permanent (les éléments de fluide qui se succèdent en un point donné y ont tous la même vitesse) ; il est alors possible de définir un système de lignes tangentes en chaque point, un vecteur représentant la vitesse du fluide en ce point ; ce sont les lignes de courant. Un " tube de courant " est constitué par l'ensemble des lignes de courant qui s'appuient sur une courbe fermée.

Conservation de la masse

L'écoulement permanent d'un liquide, fluide incompressible, à l'intérieur d'un tube de courant est tel que le débit est identique et constant à travers toute section : la masse de liquide qui s'échappe d'un tronçon de ce tube est égale à celle qui y pénètre. Autrement dit, la vitesse est inversement proportionnelle à la section du tube.

Équation 42 : $Q = v S$

	Nom	Dimension	Unité
Q	Débit	$L^3 T^{-1}$	$m^3 s^{-1}$
v	Vitesse	$L T^{-1}$	$m s^{-1}$
S	Surface du passage	L^2	m^2

La loi de Bernoulli

La loi de Bernoulli s'applique à un écoulement permanent, à l'intérieur d'un tube de courant, d'un liquide non visqueux, à température uniforme ; cette loi relie la pression, p , la vitesse, v , et l'altitude, z , dans une même section d'un tube, supposée petite. Cette loi s'utilise avec une bonne approximation dans toutes les applications où la dissipation d'énergie est faible. Elle résulte simplement de l'application du principe fondamental de la dynamique à un élément de fluide soumis à la pression hydrostatique du fluide et à des forces extérieures dont la principale est, en général, la gravitation. Elle s'exprime par la relation :

Équation 43 $P = P_d + P_m$

La pression d'un fluide en un point donné d'un circuit est la somme de la pression dynamique (Équation 44) et de la pression manométrique (Équation 45):

Équation 44 : $P_d = \frac{1}{2} \rho v^2$

	Nom	Dimension	Unité
P_d	Pression dynamique	$M L^{-2} T^{-1}$	Pa
ρ	Masse volumique	$M L^{-3}$	$kg m^{-3}$
v	Vitesse du fluide	$L T^{-1}$	$m s^{-1}$

Équation 45 : $P_m = \rho g h$

	Nom	Dimension	Unité
P_m	Débit	$M L^{-2} T^{-1}$	Pa
ρ	Masse volumique	$M L^{-3}$	$kg m^{-3}$

g	Accélération de la pesanteur (9,81 m s ⁻²)	M L T ⁻²	m s ⁻²
h	Hauteur manométrique en m de colonne d'eau	L	m

Dans le cas des photobioréacteurs où la vitesse est relativement faible, la pression dynamique est faible au regard de la pression manométrique. La masse volumique de l'eau de mer est voisine de 1025 kg m⁻³.

L'Équation 43 exprime la loi de Bernoulli qui permet, par exemple, de déterminer la vitesse de sortie d'un liquide à travers l'orifice inférieur d'un récipient, ou bien d'expliquer le fonctionnement du dispositif appelé " tube de Venturi " qui permet de déterminer le débit d'écoulement d'un fluide incompressible dans une canalisation en mesurant simplement deux pressions.

Viscosité

Lorsqu'un fluide - liquide ou gaz - est en écoulement, les différentes couches de ce fluide en mouvement ne glissent pas librement les unes sur les autres, mais sont freinées par les couches voisines ; ce phénomène est dû à la viscosité du fluide. C'est la viscosité du liquide qui engendre cette non-uniformité de la vitesse, en particulier son annulation sur les bords ; sans les phénomènes de viscosité, les couches de fluide voisines des parois pourraient glisser sans effort sur celles-ci, et la vitesse resterait non nulle aussi près qu'on s'approche des parois.

Coefficient de viscosité dynamique

L'exemple de l'écoulement dans une conduite cylindrique permet de définir le coefficient de viscosité d'un fluide : la variation de vitesse le long de la direction Ox entraîne l'apparition de forces tangentielles (c'est-à-dire dans la direction de l'écoulement) ; si dF est la force tangentielle exercée par deux éléments de fluide l'un sur l'autre, de surface dS perpendiculaire à la direction Ox, le coefficient de viscosité ϵ est défini par :

$$\text{Équation 46} \quad \epsilon = (dF/dS)/(DV/Dx)$$

	Nom	Dimension	Unité
ϵ	Coefficient de viscosité dynamique	M L ⁻²	Pa s
dF/dS	Contrainte de viscosité	M L ⁻² T ⁻¹	Pa
DV/Dx	Gradient de vitesse dans la direction Ox	T ⁻¹	s ⁻¹

Remarquons que cette définition de ϵ exprime une relation linéaire entre contrainte et vitesse de déformation, situation qui définit les fluides newtoniens.

À la température ambiante, l'air a une viscosité de $1,8 \cdot 10^{-5}$ Pa s ; elle est de $0,25 \cdot 10^{-3}$ Pa s pour l'éther ; de $1,1 \cdot 10^{-3}$ Pa s pour l'eau ; et de 1,3 Pa s pour la glycérine.

Coefficient de viscosité cinématique

On définit la **viscosité cinématique** ν comme le rapport de la viscosité dynamique par la masse volumique.

$$\text{Équation 47} \quad \nu = \epsilon / \rho$$

	Nom	Dimension	Unité
ν	Coefficient de viscosité cinématique	L	m
ϵ	Coefficient de viscosité dynamique	M L ⁻²	Pa s
ρ	Masse volumique	M L ⁻³	kg m ⁻³

La viscosité des liquides diminue lorsque la température augmente (celle de l'eau varie presque d'un facteur 10 entre 0 et 100°C), ce qui constitue un problème dans la lubrification de pièces en mouvement, notamment pour les moteurs d'automobile - les fabricants essaient de mettre au point des huiles dites multigrades, dont la viscosité varie le moins possible avec la température, pour permettre aussi bien le démarrage à froid qu'un bon graissage à régime élevé.

À côté des fluides newtoniens, existent de nombreux fluides non newtoniens pour lesquels les forces visqueuses ne sont pas proportionnelles au gradient de vitesse, en particulier des fluides dont la viscosité dépend de la durée ou de l'intensité de la contrainte (thixotropie). Les liquides superfluides sont dépourvus de viscosité pour certains types d'écoulements.

Pertes de charge

La loi de Bernouilli (Équation 43) s'applique à des liquides supposés non visqueux. S'il y a viscosité, apparaissent des forces de frottement. Une des conséquences est que, dans un écoulement tubulaire, la vitesse diminue au voisinage de la paroi ; elle est maximale, en revanche, au centre du tube ; un effort de frottement s'exerce entre deux couches voisines de vitesses différentes. La viscosité du fluide provoque une perte d'énergie mécanique au fil de l'écoulement : on observe, en fonction de la distance d'écoulement, une chute progressive de la pression du fluide par rapport aux prévisions de la loi de Bernouilli ; cet écart est appelé perte de charge. L'énergie mécanique perdue apparaît sous forme de chaleur.

Le nombre de Reynolds

La quantité sans dimension :

Équation 48 $Re = d Vm / \nu$

	Nom	Dimension	Unité
Re	Nombre de Reynolds	sd	
d	Diamètre du tube de courant	L	m
Vm	Vitesse moyenne du fluide	L T ⁻¹	s ⁻¹
ν	Coefficient de viscosité cinématique	M L ⁻²	Pa s

est d'un grand intérêt pour l'étude des écoulements de fluides non parfaits. En effet, si ce nombre de Reynolds a, pour un écoulement donné, une valeur inférieure à une valeur critique (2 000 à 3 000), l'écoulement se fait sans tourbillon : on dit alors que l'écoulement est laminaire ; dans le cas contraire, il est dit turbulent, et les éléments de fluide suivent des parcours désordonnés.

La turbulence

La turbulence est caractérisée par un état de désordre plus ou moins développé conférant au fluide un caractère d'imprédictibilité. Il est en général accompagné d'écoulements tourbillonnaires comportant des tourbillons de toutes tailles. Un exemple simple d'écoulement turbulent est donné par l'aspect d'une rivière à assez gros débit en aval d'une pile de pont : on observe un sillage de tourbillons entraînés par le courant, tournant alternativement dans un sens et dans l'autre. Un autre exemple de turbulence est donné par le phénomène de Rayleigh-Bénard, qui s'observe lorsqu'un liquide est contenu dans un récipient rectangulaire limité en hauteur par deux plaques horizontales dont la plaque inférieure est plus chaude que l'autre : le liquide chauffé a tendance à monter et une circulation s'installe sous forme de rouleaux d'axe horizontal, parallèles les uns aux autres, tournant en sens contraire les uns des autres.

Ces différentes manifestations d'une turbulence " ordonnée " sont actuellement bien comprises, et les méthodes de la physique statistique ouvrent la voie à une compréhension des mécanismes qui font passer, étape par étape, de ces situations à des situations de turbulence chaotique dans lesquelles plus aucune structure ordonnée, ni dans l'espace ni dans le temps, n'est décelable.

Les gaz impliqués dans la photosynthèse

Notion de pression

Il s'agit de la grandeur physique définie comme le rapport entre une force F et la surface S sur laquelle celle-ci s'exerce :

Équation 49 : $p = F / S$

L'unité de pression, dans le système international, est le pascal (Pa) et vaut 1 newton par mètre carré. Cette unité étant très petite, on lui préfère généralement le kiloPascal (kPa).

D'autres unités de pression ont également cours, dont voici les équivalences :

Unité de pression	Valeur en Pa
Pascal (ou N m ⁻²)	1,0
Bar	100 000,000
Atmosphère normale au niveau de la mer	101 325,0
Dyn cm ⁻²	0,1
kgf cm ⁻²	98 066,5
Millimètre de colonne de mercure (mm Hg)	13,332 2
Mètre de colonne d'eau au niveau de la mer (m H ₂ O)	9 806,65
PSI (pound per square inch)	6 894,757 3

La pression ambiante dans l'atmosphère diminue en fonction de l'altitude d'environ 1 millibar tous les 8 m, ce qui permet d'évaluer cette dernière.

La pression ambiante dans l'eau augmente avec la profondeur d'environ 1 bar tous les 10 m de profondeur, ce qui permet d'évaluer cette dernière.

Composition de l'atmosphère actuelle

L'atmosphère peut être considérée comme un mélange gazeux contenant, en faibles proportions, des particules liquides et des particules solides. Les deux principaux constituants sont l'azote (N₂), qui représente un peu plus de 78% en volume, et l'oxygène (O₂), avec 21 % en volume. Le 1% restant se partage entre d'autres constituants permanents (gaz rares, hydrogène [H₂], méthane [CH₄]) et des constituants de teneur variable (vapeur d'eau, dioxyde de carbone [CO₂], dioxyde de soufre [SO₂], ozone [O₃] et oxydes d'azote [NO et NO₂]). L'atmosphère contient aussi des particules solides en très faibles quantités telles que des cristaux de glace, des cristaux de sel ou des poussières volcaniques. Les constituants " variables " jouent un rôle important car, selon leur teneur, ils absorbent plus ou moins le rayonnement solaire et influent donc en partie sur la température au sol.

A 15°C, et à la pression régnant au niveau de la mer (101,325 kPa), cette pression est composée des pressions partielles suivantes :

Gaz	Masse molaire	% dans l'air (m/m)	Pression partielle (kPa)
Diazote	28	78,09	79,12
Dioxygène	32	20,946	21,22
Vapeur d'eau (à saturation)	18	1,58	1,60
Dioxyde de carbone	44	0,03	0,03
Argon	40	0,93	0,93
Total (ensemble des gaz)		100	101,3

Solubilité des gaz dans l'eau

La capacité d'un solvant à contenir un gaz dépend du nombre de molécules qui va frapper la surface, lequel est déterminé par la pression. Conformément à la loi de Henry, la solubilité des gaz dans un solvant est donnée par:

Équation 50 : $C_g = k \cdot P_g = k \cdot Y_g \cdot P$

Nom	Dimension	Unité
C_g Concentration molaire du gaz	$M L^{-3}$	$mol l^{-1}$
k Constante de solubilité (inverse de la constante de Henry H)	$L^{-1} T$	$mol l^{-1} atm^{-1}$
P_g Pression partielle du gaz	$M L^{-2} T^{-1}$	kPa, atm
P Pression de la phase gazeuse	$M L^{-2} T^{-1}$	kPa, atm
Y_g Fraction du gaz dans la phase gazeuse	M/M	sd

La constante de solubilité dépend du gaz, du solvant et de la température. Par exemple, à 25°C dans l'eau pure, la constante de solubilité de l'azote est $6,8 \times 10^{-4} mol.l^{-1}.atm^{-1}$, et celle du CO₂ de $3,2 \times 10^{-2} mol.l^{-1}.atm^{-1}$, comme indiqué dans le Tableau 10. On voit que, parmi les gaz impliqués dans la photosynthèse, le dioxyde de carbone est le plus soluble, suivi de l'oxygène.

Tableau 10 : Constantes de solubilité de quelques gaz dans l'eau pure à 25°C, exprimée en 10⁻⁴ moles / litre de solution / pression partielle du gaz (atm).

Gaz	k
N ₂	6,8
O ₂	14
CO ₂	342
SO ₂	1500
CO	10
He	3,8
Ne	4,7
Ar	15

Le gaz carbonique ou dioxyde de carbone

Constituant naturel de l'atmosphère, dans laquelle il se trouve à une concentration de 360 ppm (parties par millions, ce qui revient à dire que la concentration de CO₂ dans l'atmosphère est de 3,6 volumes pour 10 000 volumes d'air), le gaz carbonique joue un rôle essentiel dans la biosphère. C'est à partir de cette seule source de carbone présente dans l'air à faible concentration que toutes les plantes terrestres effectuent leur photosynthèse.

Les sources naturelles de ce gaz sont essentiellement biotiques et constituées par la respiration des êtres vivants, bien que le volcanisme représente un autre apport, certes faible, à l'atmosphère.

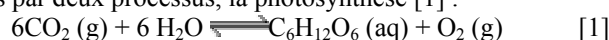
À l'heure actuelle, le taux atmosphérique de CO₂, qui était resté stable depuis la fin de la dernière glaciation, s'est mis à croître de façon continue. Cette croissance a été en moyenne de l'ordre de 1 ppm/an depuis la fin des années 1980. L'augmentation de la teneur de l'air en gaz carbonique résulte de la combustion intensive des énergies fossiles par la civilisation moderne, qui est responsable d'un rejet annuel de CO₂ de l'ordre de $6,2 \cdot 10^9$ t d'équivalent carbone. La destruction des forêts tropicales injecterait, en outre, au moins $1,8 \cdot 10^9$ t d'équivalent carbone par an dans l'atmosphère. Au total, l'homme introduit actuellement de l'ordre de $25 \cdot 10^9$ t/an de gaz carbonique dans l'atmosphère terrestre, soit environ 15 % des émissions naturelles.

On estime que la teneur en gaz carbonique augmente de 0,5 % par an en raison des activités humaines, qui produisent annuellement 7 milliards de tonnes de carbone (soit 4 kg par habitant et par jour). La moitié du CO₂ serait ainsi d'origine anthropique : utilisation de combustibles fossiles (pétrole, charbon) et déforestation. Parmi les gaz à effet de serre (vapeur d'eau exclue), le CO₂ est responsable à lui seul de 55 % de l'effet de serre. Avec la vapeur d'eau, il joue donc un rôle majeur dans l'ajustement des températures à la surface du globe.

Les études paléoclimatiques ont mis en évidence une remarquable corrélation entre l'intensité de l'effet de serre lié aux teneurs en CO₂ atmosphérique et les températures moyennes globales. Il existe une relation directe entre les teneurs relevées au cours des 150 000 dernières années et les fluctuations cycliques du climat, les concentrations les plus basses (190 ppm) étant observées à l'apogée des épisodes glaciaires.

Si des mesures drastiques ne sont pas rapidement mises en oeuvre, on peut dès à présent prévoir qu'au cours des prochaines décennies cette hausse de la teneur en gaz carbonique atmosphérique jouera un rôle important dans l'augmentation des températures globales, ce qui pourrait provoquer un bouleversement climatique planétaire. Un doublement de la teneur en CO₂ provoquerait une élévation de 2,8°C de la température moyenne terrestre actuellement de 15°C. Un tel réchauffement nous rapprocherait des conditions climatiques qui prévalaient à la fin de l'ère secondaire, il y a environ 65 millions d'années.

Les réactions qui régissent la quantité de CO₂ de l'atmosphère terrestre sont complexes. Elles sont essentiellement contrôlées par deux processus, la photosynthèse [1] :

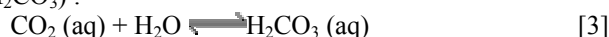


et la solubilité du CO₂ dans l'eau :

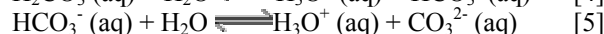
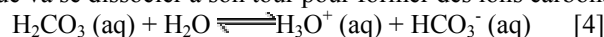


Les réactions du dioxyde de carbone avec l'eau

La réaction [2] est en réalité plus complexe car le CO₂ dissous va réagir avec l'eau pour donner de l'acide carbonique (H₂CO₃) :



L'acide carbonique va se dissocier à son tour pour former des ions carbonate et du bicarbonate :



La loi d'action de masse appliquée aux équations [4] et [5] donne :

$$\text{Équation 51 : } \frac{[\text{H}^+] \cdot [\text{HCO}_3^-]}{[\text{CO}_2]} = K_1$$

$$\text{Équation 52 : } \frac{[\text{H}^+] \cdot [\text{CO}_3^{2-}]}{[\text{HCO}_3^-]} = K_2$$

$K_1=1,023 \cdot 10^{-6}$ et $K_2=8,3166 \cdot 10^{-10}$ en eau douce à 20°C. Ces coefficients sont influencés par la salinité et la température. Ces constantes de dissociation K_1 et K_2 sont exprimées en fonction de la température et de la salinité par les formules de Roy et al. (1993) :

$$\text{Équation 53 : } K_1 = \exp(-2307,1266/T + 2,83655 - 1,5529413 \cdot \log(T) + (-4,0484/T - 0,20760841) \cdot \sqrt{S} + 0,08468345 \cdot S - 0,00654208 \cdot S^{1,5} + \log(1 - 0,001005 \cdot S))$$

$$\text{Équation 54 : } K_2 = \exp(-3351,6106/T - 9,226508 - 0,2005743 \cdot \log(T) + (-23,9722/T - 0,106901773) \cdot \sqrt{S} + 0,1130822 \cdot S - 0,00846934 \cdot S^{1,5} + \log(1 - 0,001005 \cdot S));$$

Nom	Dimension	Unité
K_1, K_2 Constantes de dissociation de l'acide carbonique	M L^{-3}	mol/kg. soln
T Température absolue (Celsius +273,16)	θ	° Kelvin
S Salinité	M L^{-3}	g L^{-1}

Le carbone inorganique total

Le carbone inorganique total (Livansky, 1990) (CIT) est la somme des trois espèces CO₂, HCO₃⁻ et CO₃²⁻. Il s'agit d'un paramètre composite qui s'exprime simplement à partir du pH et de la teneur en CO₂ dissous par combinaison de l'Équation 51 et de l'Équation 52.

$$\text{Équation 55 : } \text{CIT} = [\text{CO}_2] \cdot \left[1 + \frac{K_1}{[\text{H}^+]} + \frac{K_1 \cdot K_2}{[\text{H}^+]^2} \right]$$

Solubilité du gaz carbonique en fonction de la température et de la salinité

En règle générale, la solubilité des gaz diminue avec la température. D'après Li & Tsui (1971), la constante de solubilité du CO₂ dans l'eau pure k₀ peut être représentée par l'équation polynomiale :

$$\text{Équation 56 : } k = 770,5 - 29,78 t + 0,6823 t^2 - 0,00709 t^3$$

où t est la température en °C. On retrouve bien (Tableau 10) que k₀ = 342 10⁻⁴ mol l⁻¹ atm⁻¹ à 25°C.

La fonction suivante établie par Weiss (1974) permet le calcul de la solubilité du CO₂ en mole/L/atm. Avec cette formule, le résultat obtenu à 20°C et 35g/L est 0,03322 mole/L/atm..

$$\text{Équation 57 : } C^\circ = \exp(-58,0931 + 90,5069 \times 10^2 / T + 22,2940 \times \log(T / 10^2) + S \times (0,027766 - 0,025888 * (T/10^2) + 0,0050578 \times (T/10^2)^2))$$

	Nom	Dimension	Unité
C°	Concentration molaire de CO2	M L ⁻³	μmol O ₂ kg ⁻¹
T	Température absolue (Celsius +273,16)	θ	° Kelvin
S	Salinité	M L ⁻³	g L ⁻¹

Cet algorithme combiné avec l'Équation 50 donne les valeurs du Tableau 11 (en g/L) dans le cas de l'air.

Tableau 11 : Concentrations (mg/l) en dioxyde de carbone pur dans l'eau en équilibre avec l'air en fonction de la température et de la salinité (eau douce, puis de 25 à 36 g/l) sous une atmosphère.

Température °C	Salinité en g/l												
	0	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
0	1,02	0,90	0,89	0,89	0,88	0,88	0,88	0,87	0,87	0,86	0,86	0,85	0,85
1	0,98	0,86	0,86	0,86	0,85	0,85	0,84	0,84	0,83	0,83	0,83	0,82	0,82
2	0,95	0,83	0,83	0,82	0,82	0,81	0,81	0,81	0,80	0,80	0,79	0,79	0,79
3	0,91	0,80	0,80	0,79	0,79	0,78	0,78	0,78	0,77	0,77	0,76	0,76	0,76
4	0,88	0,77	0,77	0,76	0,76	0,76	0,75	0,75	0,74	0,74	0,74	0,73	0,73
5	0,85	0,74	0,74	0,74	0,73	0,73	0,73	0,72	0,72	0,71	0,71	0,71	0,70
6	0,82	0,72	0,71	0,71	0,71	0,70	0,70	0,70	0,69	0,69	0,69	0,68	0,68
7	0,79	0,69	0,69	0,69	0,68	0,68	0,68	0,67	0,67	0,67	0,66	0,66	0,66
8	0,76	0,67	0,67	0,66	0,66	0,66	0,65	0,65	0,65	0,64	0,64	0,64	0,63
9	0,73	0,65	0,64	0,64	0,64	0,63	0,63	0,63	0,62	0,62	0,62	0,62	0,61
10	0,71	0,63	0,62	0,62	0,62	0,61	0,61	0,61	0,60	0,60	0,60	0,59	0,59
11	0,68	0,60	0,60	0,60	0,60	0,59	0,59	0,59	0,58	0,58	0,58	0,58	0,57
12	0,66	0,59	0,58	0,58	0,58	0,57	0,57	0,57	0,57	0,56	0,56	0,56	0,55
13	0,64	0,57	0,56	0,56	0,56	0,56	0,55	0,55	0,55	0,55	0,54	0,54	0,54
14	0,62	0,55	0,55	0,54	0,54	0,54	0,54	0,53	0,53	0,53	0,53	0,52	0,52
15	0,60	0,53	0,53	0,53	0,52	0,52	0,52	0,52	0,51	0,51	0,51	0,51	0,50
16	0,58	0,52	0,51	0,51	0,51	0,51	0,50	0,50	0,50	0,50	0,49	0,49	0,49
17	0,56	0,50	0,50	0,50	0,49	0,49	0,49	0,49	0,48	0,48	0,48	0,48	0,48
18	0,55	0,49	0,48	0,48	0,48	0,48	0,48	0,47	0,47	0,47	0,47	0,46	0,46
19	0,53	0,47	0,47	0,47	0,47	0,46	0,46	0,46	0,46	0,46	0,45	0,45	0,45
20	0,52	0,46	0,46	0,46	0,45	0,45	0,45	0,45	0,44	0,44	0,44	0,44	0,44
21	0,50	0,45	0,44	0,44	0,44	0,44	0,44	0,43	0,43	0,43	0,43	0,43	0,42
22	0,49	0,43	0,43	0,43	0,43	0,43	0,42	0,42	0,42	0,42	0,42	0,41	0,41
23	0,47	0,42	0,42	0,42	0,42	0,42	0,41	0,41	0,41	0,41	0,41	0,40	0,40
24	0,46	0,41	0,41	0,41	0,41	0,40	0,40	0,40	0,40	0,40	0,40	0,39	0,39
25	0,45	0,40	0,40	0,40	0,40	0,39	0,39	0,39	0,39	0,39	0,39	0,38	0,38
26	0,44	0,39	0,39	0,39	0,39	0,38	0,38	0,38	0,38	0,38	0,38	0,37	0,37
27	0,43	0,38	0,38	0,38	0,38	0,37	0,37	0,37	0,37	0,37	0,37	0,36	0,36
28	0,41	0,37	0,37	0,37	0,37	0,37	0,36	0,36	0,36	0,36	0,36	0,36	0,35
29	0,40	0,36	0,36	0,36	0,36	0,36	0,36	0,35	0,35	0,35	0,35	0,35	0,35
30	0,39	0,35	0,35	0,35	0,35	0,35	0,35	0,35	0,34	0,34	0,34	0,34	0,34

Concentrations maximales de l'oxygène dans l'eau

Dans les photobioréacteurs clos retenant l'oxygène issu de la photosynthèse, la concentration en dioxygène tend à augmenter dans des proportions importantes. Sous une pression d'une atmosphère d'oxygène pur, la concentration de ce gaz dans l'eau pure à 25°C à l'équilibre sera maximale et égale à $1,4 \cdot 10^{-3}$ mole par litre, soit 44.8 mg.l⁻¹. Il s'agit d'une valeur jamais atteinte en pratique, ce gaz constituant un poison pour la photosynthèse. Dans la pratique des cultures d'algues, les concentrations en oxygène dissous dans le milieu réactionnel sont intermédiaires entre ces valeurs maximales et celles obtenues à saturation dans l'air.

Concentrations saturantes de l'oxygène dans l'eau en équilibre avec l'air

Le Tableau 12 détermine la concentration saturante de l'oxygène (en mg/L) dans des eaux de salinité et de température variables en équilibre avec l'air ambiant et sous une atmosphère. Pour des pressions supérieures, la correction des valeurs du tableau est obtenue par multiplication de ces valeurs par la pression absolue exprimée en atmosphère (ou en bar).

Tableau 12 : Concentrations saturantes en dioxygène dans l'eau (mg/l) en fonction de la température et de la salinité (eau douce, puis de 25 à 36 g/l) sous une atmosphère.

Température °C	Salinité en g/l												
	0	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
0	14,62	11,83	11,73	11,63	11,53	11,44	11,34	11,24	11,15	11,05	10,96	10,87	10,78
1	14,22	11,52	11,43	11,33	11,23	11,14	11,05	10,95	10,86	10,77	10,68	10,59	10,50
2	13,83	11,23	11,13	11,04	10,95	10,86	10,77	10,68	10,59	10,50	10,42	10,33	10,24
3	13,46	10,95	10,85	10,77	10,68	10,59	10,50	10,42	10,33	10,24	10,16	10,08	9,99
4	13,11	10,68	10,59	10,50	10,42	10,33	10,25	10,16	10,08	10,00	9,91	9,83	9,75
5	12,77	10,42	10,33	10,25	10,17	10,08	10,00	9,92	9,84	9,76	9,68	9,60	9,52
6	12,45	10,17	10,09	10,01	9,93	9,85	9,77	9,69	9,61	9,53	9,46	9,38	9,30
7	12,14	9,93	9,85	9,77	9,70	9,62	9,54	9,47	9,39	9,32	9,24	9,17	9,09
8	11,85	9,71	9,63	9,55	9,48	9,40	9,33	9,25	9,18	9,11	9,03	8,96	8,89
9	11,56	9,49	9,41	9,34	9,27	9,19	9,12	9,05	8,98	8,91	8,84	8,77	8,70
10	11,29	9,28	9,21	9,13	9,06	8,99	8,92	8,85	8,78	8,71	8,65	8,58	8,51
11	11,03	9,08	9,01	8,94	8,87	8,80	8,73	8,66	8,60	8,53	8,46	8,40	8,33
12	10,78	8,88	8,82	8,75	8,68	8,61	8,55	8,48	8,42	8,35	8,29	8,22	8,16
13	10,54	8,70	8,63	8,57	8,50	8,44	8,37	8,31	8,24	8,18	8,12	8,06	7,99
14	10,31	8,52	8,46	8,39	8,33	8,27	8,20	8,14	8,08	8,02	7,96	7,90	7,84
15	10,09	8,35	8,29	8,22	8,16	8,10	8,04	7,98	7,92	7,86	7,80	7,74	7,68
16	9,88	8,18	8,12	8,06	8,00	7,94	7,88	7,82	7,76	7,71	7,65	7,59	7,53
17	9,68	8,03	7,97	7,91	7,85	7,79	7,73	7,67	7,62	7,56	7,50	7,45	7,39
18	9,48	7,87	7,81	7,76	7,70	7,64	7,59	7,53	7,47	7,42	7,36	7,31	7,25
19	9,29	7,72	7,67	7,61	7,56	7,50	7,44	7,39	7,34	7,28	7,23	7,17	7,12
20	9,11	7,58	7,53	7,47	7,42	7,36	7,31	7,26	7,20	7,15	7,10	7,05	6,99
21	8,93	7,44	7,39	7,34	7,28	7,23	7,18	7,13	7,07	7,02	6,97	6,92	6,87
22	8,76	7,31	7,26	7,21	7,15	7,10	7,05	7,00	6,95	6,90	6,85	6,80	6,75
23	8,60	7,18	7,13	7,08	7,03	6,98	6,93	6,88	6,83	6,78	6,73	6,68	6,64
24	8,44	7,06	7,01	6,96	6,91	6,86	6,81	6,76	6,71	6,66	6,62	6,57	6,52
25	8,29	6,94	6,89	6,84	6,79	6,74	6,69	6,65	6,60	6,55	6,51	6,46	6,41
26	8,14	6,82	6,77	6,72	6,68	6,63	6,58	6,54	6,49	6,44	6,40	6,35	6,31
27	8,00	6,71	6,66	6,61	6,57	6,52	6,47	6,43	6,38	6,34	6,30	6,25	6,21
28	7,86	6,60	6,55	6,50	6,46	6,41	6,37	6,33	6,28	6,24	6,19	6,15	6,11
29	7,72	6,49	6,44	6,40	6,36	6,31	6,27	6,22	6,18	6,14	6,10	6,05	6,01
30	7,59	6,39	6,34	6,30	6,25	6,21	6,17	6,13	6,08	6,04	6,00	5,96	5,92

Outre les tables, on peut calculer la concentration à saturation de l'oxygène de l'air dans l'eau à l'aide d'algorithmes, le plus fiable étant celui de Benson et Krause (1984).

$$\text{Équation 58 : } \ln C^{\circ} = -135,29996 + 1,572288 \times 10^5 / T - 6,637149 \times 10^7 / T^2 \\ + 1,243678 \times 10^{10} / T^3 - 8,621061 \times 10^{11} / T^4 \\ - (0,020573 - 12,142 / T + 2,3631 \times 10^3 / T^2) S$$

Nom	Dimension	Unité
C° Concentration molaire de l'oxygène	M L ⁻³	μmol O ₂ kg ⁻¹
T Température absolue (Celsius +273,16)	θ	° Kelvin
S Salinité	M L ⁻³	g L ⁻¹

Pourcentage de saturation

Le pourcentage de saturation en dioxygène est égal au rapport entre la concentration mesurée dans des conditions données et la concentration d'une eau saturée en dioxygène dans des conditions identiques.

Si C_r est la concentration mesurée (et corrigée le cas échéant) et C_s la concentration saturante à la même température, le pourcentage de saturation est égal à : $100 C_r / C_s$.

Mesure de la concentration en oxygène dissous

D'après le site de l'Institut National de Recherche Pédagogique :

[http://www.inrp.fr/Acces/Biogeo/cooper/eau/html/dosoxyd.htm#%](http://www.inrp.fr/Acces/Biogeo/cooper/eau/html/dosoxyd.htm#%20)

par J.M.Coulais Lycée de la Venise Verte 79012 NIORT Cedex

Principes

L'électrode de Clark comporte une cathode en platine et une anode en argent plongeant dans un électrolyte. L'ensemble électrodes - électrolyte est séparé du milieu étudié par une membrane perméable au dioxygène mais imperméable à l'eau et aux ions. Une tension de polarisation d'environ 0,7 V est appliquée entre les deux électrodes. Le dioxygène diffusant à travers la membrane est réduit en eau par les électrons libérés à la cathode et le courant qui s'établit entre les deux électrodes est proportionnel à la concentration en dioxygène dans l'électrolyte et donc dans le milieu. Le très faible courant produit est amplifié et converti en une tension proportionnelle à la concentration en dioxygène. Toutefois, la concentration de l'électrolyte en dioxygène dépendant non seulement de la concentration du milieu mais aussi de sa vitesse de diffusion à travers la membrane, elle est influencée par les facteurs externes tels que la température, la pression et la concentration en sels. Ceci rend nécessaire une correction des mesures, effectuée automatiquement par certains appareils.

Matériel

Oxymètre autonome pour mesures sur le terrain ou oxymètre de laboratoire. Thermomètre si la sonde utilisée n'est pas compensée en température. Solution zéro (solution saturée de dithionite de sodium). Eau distillée saturée en oxygène moléculaire dissous (par agitation violente). Flacon à bouchon étanche de 250 mL (mesures en laboratoire).

Entretien de l'électrode de Clark

Les principaux problèmes rencontrés dans l'utilisation de l'électrode de Clark sont liés aux défauts d'entretien. Rincer soigneusement la sonde avec de l'eau distillée après chaque séance. Maintenir la sonde dans l'eau distillée entre les séances. Régulièrement, en fonction de la fréquence d'utilisation, nettoyer les électrodes avec un chiffon doux et changer l'électrolyte. Mettre la sonde sous tension pendant une quinzaine de minutes (polarisation) avant l'étalonnage. Etalonner l'électrode avant chaque séance et noter la température d'étalonnage.

Protocole

Etalonnage

L'étalonnage est une opération indispensable qui doit être répétée avant chaque série de mesures. Le réglage du zéro se fait en trempant l'électrode dans la solution de dithionite, celle du 100 % de saturation dans de l'eau distillée saturée en dioxygène dissous après un rinçage soigneux de l'électrode. Se reporter à la fiche technique de l'appareil pour le réglage de l'amplification et du décalage.

Mesures

Sur le terrain

Placer la sonde dans l'eau jusqu'à stabilisation de la valeur lue. Si la vitesse du courant est insuffisante pour donner des valeurs stables, décrire lentement des ronds dans l'eau avec la sonde. Noter la valeur affichée par l'oxymètre. Refaire quelques mesures dans la même zone et prendre la moyenne des mesures. Mesurer et noter la température de l'eau de la même façon. Si l'on ne dispose pas d'un oxymètre portable, remplir à ras bord un flacon de 250 mL de façon à ne pas emprisonner d'air et fermer le bouchon.

Au laboratoire

Enlever le bouchon du flacon et placer la sonde dans l'eau. Attendre la stabilisation de l'affichage et noter la valeur affichée. Mesurer et noter la température de l'eau.

Le transfert gaz-liquide dans les bioréacteurs

Le coefficient volumétrique de transfert de masse $K_L a$

Les échanges entre le gaz et le liquide d'un photobioréacteur consistent dans l'enrichissement du liquide en CO_2 et son appauvrissement en dioxygène O_2 . Nous avons vu ([photosynthèse](#)) que le premier est consommé et le second produit pratiquement mole pour mole. Alors que le CO_2 est indispensable à la réaction de photosynthèse comme source de carbone, le dioxygène est indésirable parce qu'il bloque cette même réaction au-delà d'une certaine concentration. Le CO_2 est apporté à la culture sous forme pure ou après mélange à de l'air qui a pour objet de déplacer l'oxygène en excès. Dans l'un et l'autre cas, le gaz est injecté dans le milieu réactionnel liquide en vue de favoriser les échanges gazeux décrits plus haut.

Une bonne compréhension des phénomènes impliqués dans le transfert gaz-liquide est primordiale pour éviter les pertes et réduire ce poste de dépense important. La modélisation du transfert gaz-liquide du dioxyde de carbone destiné à la réaction et de l'oxygène qu'elle produit nécessite la détermination de la vitesse de transfert qui s'exprime de la manière indiquée par l'équation Équation 59, en faisant l'hypothèse d'une résistance du transfert côté liquide (première loi de Fick).

$$\text{Équation 59 : } N_g = - \frac{d(C_g^* - C_g)}{dt} = K_L a \cdot (C_g^* - C_g)$$

	Nom	Dimension	Unité
N_g	Vitesse de transfert gaz-liquide de gaz g	$M L^{-3} T^{-1}$	$mol l^{-1} h^{-1}$
$K_L a$	Coefficient volumique de transfert du gaz vers le liquide	T^{-1}	h^{-1}
C_g^*	Concentration en gaz dissous à l'équilibre	$M L^{-3}$	$mol l^{-1}$
C_g	Concentration en gaz dissous	$M L^{-3}$	$mol l^{-1}$

La concentration en gaz dissous à l'équilibre, notée C_g^* , s'obtient à partir de la fraction molaire y_g dans la phase gazeuse grâce à la [loi de Henry](#).

Le coefficient de transfert $K_L a$ est un facteur clé qui traduit les performances d'un système à l'état stable. Il s'agit en fait du produit du coefficient de transfert de matière vers le liquide (mol/h) et de a qui est l'aire interfaciale par unité de volume (m^2/m^3). Il dépend de la géométrie du système mais aussi des propriétés physico-chimiques du liquide et du gaz.

Les coefficients de transfert du dioxygène vers le gaz $K_L a(O_2)$ et du CO_2 vers le liquide $K_L a(CO_2)$ sont liés par la relation 57 :

$$\text{Équation 60 : } \frac{K_L a(CO_2)}{K_L a(O_2)} = \sqrt{\frac{D_{CO_2}}{D_{O_2}}}$$

	Nom	Dimension	Unité
$K_L a(CO_2)$	Coefficient volumique de transfert du CO_2 vers le liquide	T^{-1}	h^{-1}
$K_L a(O_2)$	Coefficient volumique de transfert du O_2 vers le gaz	T^{-1}	h^{-1}
D_{CO_2}	Coefficient de diffusion dans le liquide du CO_2	$L^2 T^{-1}$	$m^2 s^{-1}$
D_{O_2}	Coefficient de diffusion dans le liquide du O_2	$L^2 T^{-1}$	$m^2 s^{-1}$

L'application de cette formule nécessite la vérification préalable que le transfert n'est pas accéléré par les réactions chimiques se produisant dans le milieu. Les $K_L a$ de l'oxygène et du CO_2 sont liés par la relation suivante (Nouals, 2000) :

$$\text{Équation 61 : } K_L a(CO_2) = 0,885 \cdot K_L a(O_2)$$

Les données de la littérature

La littérature donne une valeur approchée de $K_L a$ dans le cas où le gaz vient balayer une lame de liquide ruisselant contre une paroi.

$$\text{Équation 62 : } K_L a = \frac{0.69}{V} (D \cdot S^3 \cdot v)^{\frac{1}{2}}$$

	Nom		Unité
$K_L a$	Coefficient volumique de transfert de O_2 vers le liquide	T^{-1}	s^{-1}
D	Coefficient de diffusion moléculaire de O_2 dans l'eau	$L^2 T^{-1}$	$m^2 s^{-1}$
V	Volume du réacteur	L^3	m^3
S	Surface de contact	L^2	m^2
v	Vitesse relative du gaz	LT^{-1}	$m s^{-1}$

Pour l'eau à 20°C, les coefficients de diffusion moléculaires de l'oxygène et du gaz carbonique prennent les valeurs de $1,8 \times 10^{-9}$ et $1,50 \times 10^{-9} m^2 s^{-1}$, respectivement (Coulson & Richardson, 1977).

Détermination expérimentale du $K_L a$

Une méthode adaptée à la comparaison de configurations différentes pour le même ensemble réacteur – milieu consiste à suivre la descente de la concentration en oxygène dissous d'un milieu saturé suite à la substitution de l'air par l'azote puis, une fois la concentration minimale atteinte, la remontée de cette concentration suite au rétablissement de l'injection d'air. La variation obtenue est illustrée par la Figure 21.

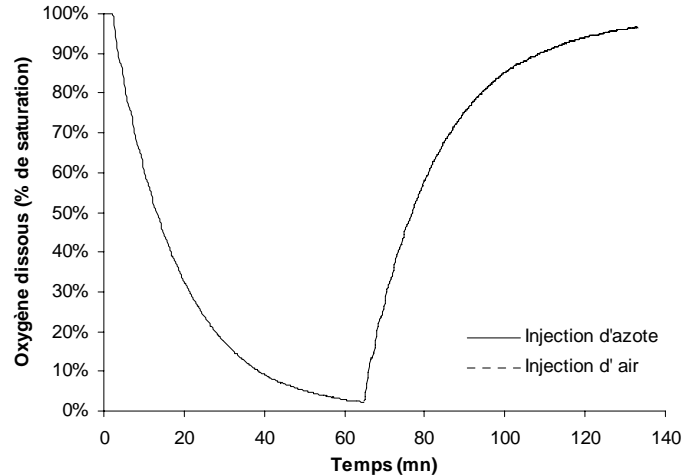


Figure 21 : Concentration en oxygène dans de l'eau saturée en air à 25°C lors d'une injection d'azote suivie d'une injection d'air.

En intégrant l'Équation 59, on obtient les relations suivantes dans le cas où la concentration d'oxygène est exprimée en % de la saturation :

1°/ Injection d'azote ($C_g^* = 0\%$):

$$\text{Équation 63 : } -\ln(C_g) = K_L a(t - t_0)$$

2°/ Injection d'air ($C_g^* = 100\%$):

Équation 64 :
$$-\ln(1 - C_g) = K_L a(t - t_0)$$

Le $K_L a$ est la pente des droites de régression des valeurs expérimentales des premiers membres en fonction du temps. La Figure 22 montre les régressions obtenues dans le cas de la Figure 21.

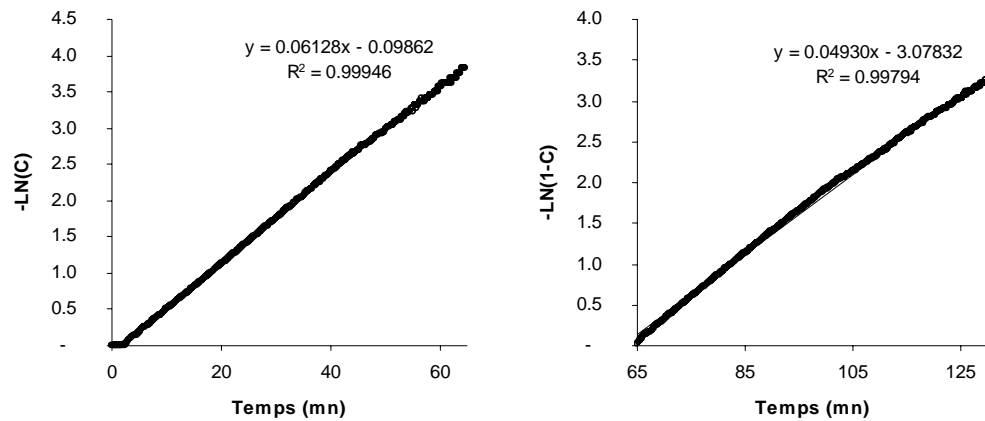


Figure 22 : Détermination expérimentale du $K_L a$ à partir des points expérimentaux obtenus dans le cas de la Figure 21.

Gazosiphon

Le système d'injection de gaz généralement mis en oeuvre dans les photobioréacteurs consiste dans un gazosiphon (gaz-lift), c'est-à-dire une injection à la base d'un tube vertical servant à monter le milieu. Le dispositif comporte généralement en partie haute un volume élargi où les vitesses plus faibles permettent la séparation gaz-liquide, puis un tube vertical descendant jusqu'au niveau de la partie tubulaire du photobioréacteur. Ce dispositif a l'avantage de mettre la masse de liquide en mouvement dans la boucle tubulaire, favorisant ainsi le mélange. En effet, les bulles de gaz, en s'élevant du fait de leur moindre densité, ont tendance à entraîner le liquide. Du fait du déplacement des bulles, le niveau dans le volume élargi s'élève par rapport au niveau au repos d'une hauteur appelée « hold-up ». Elle est fonction du débit de gaz injecté, du débit liquide entraîné, de la taille des bulles et des caractéristiques de l'écoulement selon l'équation de Zuber et Findlay (1965).

Équation 65 :
$$\varepsilon = \frac{\beta}{C_0 + \frac{U_b}{J_r}}$$

	Nom		Unité
ε	Hold-up	L	m
β	Rapport des vitesses superficielles du gaz et du liquide		sd
C_0	Caractéristique de l'écoulement (1 à 3 de turbulent à laminaire)		sd
U_b	Vitesse ascensionnelle des bulles	LT^{-1}	$m s^{-1}$
J_r	Somme des vitesses superficielles du gaz et du liquide	LT^{-1}	$m s^{-1}$

Grandeurs physiques, dimensions et unités de mesure

Le système international

Les unités utilisées en France variant d'une région à l'autre, le principe de l'unification des mesures fut adopté par l'Assemblée Constituante le 8 mai 1790. Elle se prononça le 27 octobre 1790 pour un système décimal de mesures. Le 18 août 1793, la Convention fixe la longueur d'un mètre provisoire, alors que commencent les travaux de mesure du mètre définitif, par Méchain, Delambre et Borda. Les étalons furent présentés le 22 juin 1799. Le premier système métrique fut institué par les lois du 18 germinal A III (7 avril 1795), puis du 4 juillet 1837.

Ce système est maintenant adopté par la communauté scientifique mondiale. Il a pris le nom de système international (S.I.) en 1960, et comporte six unités de base :

Nom de la grandeur physique	Dimensions	Unités de mesure
Longueur	L	Le mètre est la dix millionième partie du quart du méridien terrestre (nm, μ m, mm, cm, km, ..).
Masse	M	Le kilogramme-poids (kg) est le poids à Paris de 1 décimètre cube d'eau pure, privée d'air, sous la pression de 760 mm de mercure (μ g, mg, g, t, ..)
Temps	T	La seconde (s) est définie en 1881, avec la minute (mn, 60 s), l'heure (h, 3600 s), le jour (j, 24 h).
Intensité de courant	I	L'ampère (A)
Température	θ	Le degré Kelvin ($^{\circ}$ K)
Intensité lumineuse	Ie	La candela (cd) : intensité lumineuse d'une ouverture ayant une aire de 1/60 centimètre carré et rayonnant comme un radiateur intégral (corps noir) à la température de solidification du platine (1764 $^{\circ}$ C)

Les autres grandeurs

Les autres grandeurs utilisées dans le présent recueil sont :

Nom de la grandeur physique	Dimensions	Unités de mesure	Correspondance
Fréquence	T ⁻¹	Herz (Hz)	
Poussée, force, poids	M L T ⁻²	Newton (N), Einstein (E)	
Pression	M L ⁻¹ T ⁻²	Pascal (Pa) ou N m ⁻² , bar	1 bar = 100.000 Pa
Travail, énergie	M L ² T ⁻²	Joule (J), ou N m, ou kWh, ou calorie (cal)	1 cal = 4,18 J
Puissance	M L ² T ⁻³	Watt (W) ou J s ⁻¹ , ou Cheval (ch)	1 ch = 735,499 W
Vitesse	L T ⁻¹	m s ⁻¹	
Stéradian	sd ²	Angle solide d'un cône lumineux	
Flux lumineux	Ie	Lumen (lm) : flux lumineux émis dans un stéradian par une source ponctuelle de 1 cd placée en son sommet	1 W \cong 250 lm
Eclairement	Ie L ⁻²	Lux (lx) : éclairement d'une surface de 1 m ² recevant un flux lumineux de 1 lm	1 lx = 1 lm m ⁻²

² Sans dimension

Les puissances de 10

Les unités précédemment définies se déclinent selon un modulo de 10^3 par adjonction à leur nom et à leur symbole des préfixes suivants :

Nom	Symbole	Valeur	Anglais	Ethymologie
Femto-	f	10^{-15}	quadrillionth	Scandinave femten: quinze
Pico-	p	10^{-12}	trillionth	Espagnol pico: faible
Nanno-	n	10^{-9}	billionth	Grec nanos: nain
Micro-	μ	10^{-6}	millionth	Grec mikro: small
Milli-	m	10^{-3}	thousandth	Latin milli-: mille
Kilo-	k	10^3	thousand	Greek chilioi: mille
Mega-	M	10^6	million	Grec megas: grand
Giga-	G	10^9	billion	Grec gigas: géant
Tera-	T	10^{12}	trillion	Grec terat-teras: monstre

Classification périodique des éléments

1																	2	
1	H 1.0079															He 4.0026		
2	3	4											5	6	7	8	9	10
	Li 6.941	Be 9.0122											B 10.811	C 12.011	N 14.007	O 15.999	F 18.998	Ne 20.180
3	11	12	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
	Na 22.990	Mg 24.305											Al 26.982	Si 28.086	P 30.974	S 32.065	Cl 35.453	Ar 39.948
4	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
	K 39.098	Ca 40.078	Sc 44.956	Ti 47.867	V 50.942	Cr 51.996	Mn 54.938	Fe 55.845	Co 58.933	Ni 58.693	Cu 63.546	Zn 65.39	Ga 69.723	Ge 72.64	As 74.922	Se 78.96	Br 79.904	Kr 83.80
5	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54
	Rb 85.468	Sr 87.62	Y 88.906	Zr 91.224	Nb 92.906	Mo 95.94	Tc (98)	Ru 101.07	Rh 102.91	Pd 106.42	Ag 107.87	Cd 112.41	In 114.82	Sn 118.71	Sb 121.76	Te 127.60	I 126.90	Xe 131.29
6	55	56	57-71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86
	Cs 132.91	Ba 137.33	La-Lu	Hf 178.49	Ta 180.95	W 183.84	Re 186.21	Os 190.23	Ir 192.22	Pt 195.08	Au 196.97	Hg 200.59	Tl 204.38	Pb 207.2	Bi 208.98	Po (209)	At (210)	Rn (222)
7	87	88	89-103	104	105	106	107	108	109	110	111	112						
	Fr (223)	Ra (226)	Ac-Lr	Rf (261)	Db (262)	Sg (266)	Bh (264)	Hs (277)	Mt (268)	Uun (281)	Uuu (272)	Uub (285)						
			Lanthanides	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71
				La 138.91	Ce 140.12	Pr 140.91	Nd 144.24	Pm (145)	Sm 150.36	Eu 151.96	Gd 157.25	Tb 158.93	Dy 162.50	Ho 164.93	Er 167.26	Tm 168.93	Yb 173.04	Lu 174.97
			Actinides	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103
				Ac (227)	Th 232.04	Pa 231.04	U 238.03	Np (237)	Pu (244)	Am (243)	Cm (247)	Bk (247)	Cf (251)	Es (252)	Fm (257)	Md (258)	No (259)	Lr (262)

Equivalence des unités de taille et de poids du génome :

1 pb = 1.05×10^{-9} (Scala et al., 2002)

1 pg = $6,1 \times 10^{11}$ Da

1 pg = $0,965 \times 10^9$ pb

1 pg = 980 Mbp (Cavalier-Smith, 1985; Bennett et al., 2000)

Bibliographie

- Aiba S, 1982, Growth kinetics of photosynthetic microorganisms. *Adv. Biochem. Engin.*, 23 :85-156.
- Andersen R.A., 1996. Algae. In J.C. Hunter-Cevera & A. Belt (Eds) *Maintaining cultures for Biotechnology and industry*. Academic Press, London, pp 29-64.
- Azevedo C. & Coral L., 1997. Some ultrastructural observations of a thraustochytrid (Protoctista, Labyrinthulomycota) from the clam *Ruditapes decussatus* (Mollusca, Bivalvia). *Dis. Aquat. Org.*, 31: 73-78.
- Bannister TT, 1979, Quantitative description of steady state, nutrient-saturated algal growth, including adaptation. *Limnol. Oceanogr.*, 24(1) : 76-96.
- Barclay WR., Meager KM., Abril JR., 1994. Heterotrophic production of long chain omega-3 fatty acids utilizing algae and algae-like microorganisms. *J. Appl. Phycol.*, 6: 123-129.
- Baquerisse D, 1999, Utilisation de la simulation dynamique des procédés pour la conduite et le contrôle-commande des bioréacteurs. Thèse Docteur Ecole Centrale Paris, 222 pp.
- Bennett MD, Bhandol P, Leitch IJ. 2000. Nuclear DNA amounts in angiosperms and their modern Uses 807 new estimates. *Annals of Botany* 86:859-909.
- Borowitzka MA., 1989. *Micro-algal biotechnology*. Cambridge Univ. Press, pp 477.
- Borowitzka MA, 1996. Closed algal photobioreactors : Design considerations for large-scale systems. *J. Mar. Biotechn.* 4 : 185-191.
- Boussiba S, 1993, Production of the nitrogen-fixing cyanobacterium *Anabaena siamensis* in a closed tubular reactor for rice farming. *Microb. Releases*, 2 : 35-39.
- Brown MR., 1991. The amino-acid and sugar composition of 16 species of microalgae used in mariculture. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 145(1): 79-99.
- Brown MR., Garland CD., Jeffrey SW., Jameson ID., Leroi J.M., 1993. The gross and amino acid compositions of batch and semi-continuous cultures of *Isochrysis* sp. (clone T.ISO), *Pavlova lutheri* and *Nannochloropsis oculata*. *J. Appl. Phycol.*, 5(3): 285-296.
- Brown MR., Jeffrey SW., Volkman JK., Dunstan CA., 1997. Nutritional properties of microalgae for mariculture. *Aquaculture*, 151: 315-331.
- Cavalier-Smith T., 1985. *The evolution of genome size*. Chichester: John Wiley and Sons.
- Chrétiennot-Dinet MJ., Robert R., His E., 1986. Utilisation des algues-fourrage en aquaculture. *Ann. Biol.*, 25(2) : 97-119.
- Chaumont D, Thepenier C, Gudin C, 1988. Scaling up a tubular photoreactor for continuous culture of *Porphyridium cruentum* – From laboratory to pilot plant. In Stadler T, Morillon J, Verdus MC, Karamanos W, Morvan H, Christiane D (eds), *Algal Biotechnology*. Elsevier Applied Science, London, 199-208.

- Chrétiennot-Dinet MJ., 1990. Chlorarachniophycées, chlorophycées, chrysophycées, cryptophycées, euglénophycées, eustigmatophycées, prasinophycées, prymnésiofycées, rhodophycées et tribophycées. In Sournia (Ed.) Atlas du phytoplancton marin, Vol. 3. Editions du CNRS, Paris, pp 261.
- Cognie B. & Barille L., 1999. Does bivalve mucus favour the growth of their main food source, microalgae ? *Oceanol. Acta*, 22(4) : 441-450.
- Coffaro G., Sfriso A., 1997. Simulation model of *Ulva rigida* growth in shallow water of the Lagoon of Venice. *Ecol. Modell.*, 102: 55-66.
- Cornet JF, Dussap CG, Gros JB, 1998. Kinetics and energetics of photosynthetic micro-organisms in photobioreactors. *Adv. Biochem. Eng./ Biotech.*, 59: 153-224.
- Coulson J.M., Richardson J.F., 1977. *Chemical Engineering*, 1, 3rd edition, Pergamon Press (Oxford), pp. 35-70, 268-307.
- Day J.G., 1996. Conservation on microbial biodiversity: The roles of algae and protozoan culture collections. In R.A. Samson, J.A. Stalpers, D. van der Mei & A.H. Stouthamer (eds) *Culture Collections to Improve the Quality of Life*. World Federation for Culture Collections, ISBN 90-70351-33-1.
- Doucha, J., Livansky, K., 1995. Novel outdoor thin-layer high density microalgal culture system: Productivity and operational parameters. *Algol. Stud. (Trebson)* 76: 129-147.
- Droop MR, 1973, Some thoughts on nutrient limitation in algae. *J. Phycol.*, 9 : 264-272.
- Droop MR, 1974, The nutrient status of algal cells in continuous culture. *J. Mar. Biol. Ass. UK*, 54 : 825-855.
- Droop MR, 1982, 25 years of algal growth kinetics. *Botanica Marina*, 26 : 99-112.
- Edwardsen B., Eikrem W., Green JC., Andersen RA., Moon-Van Der Staay SY., Medlin LK., 2000. Phylogenetic reconstructions of the Haptophyta inferred from 18S ribosomal DNA sequences and available morphological data. *Phycologia*, 39(1): 19-35.
- Faulkner D.J., 2000. Marine natural products. *Nat. Prod. Rep.*, 17, 7-55.
- Fernandez-Reiriz MJ., Perez-Camacho A., Ferreiro MJ., Blanco J., Planas M., Campos MJ., Labarta U., 1989. Biomass production and variation in the biochemical profile (total protein, carbohydrates, RNA, lipids and fatty acids) of seven species of marine microalgae. *Aquaculture*, 83(1-2): 17-37.
- Fidalgo JP., Cid A., Torres E., Sukenik A., Herrero C., 1998. Effects of nitrogen source and growth phase on proximate biochemical composition, lipid classes and fatty acid profile of the marine microalga *Isochrysis galbana*. *Aquaculture*, 166(1-2): 105-116.
- Gaertner A., 1977. Revision of the Thraustochytriaceae (lower marine fungi). 1. *Ulkenia* nov. gen., with description of three new species. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, 16: 139-157.
- Gladu PK, Patterson GW., Wikfors GH., Smith BC., 1995. Sterol, fatty acid, and pigment characteristics of UTEX 2341, a marine eustigmatophyte identified previously as *Chlorella minutissima* (Chlorophyceae). *J. Phycol.*, 31: 774-777.
- Gladue MR. & Maxey JE., 1994. Microalgal feeds for aquaculture. *J. Appl. Phycol.*, 6: 131-141.

- Guglielmi G., Rippka R., Tandeau de Marsac N., 1993. Main properties that justify the different taxonomic position of *Spirulina* spp and *Arthrospira* spp among cyanobacteria. Bull. Inst. Océanogr. Monaco, 12: 13-23.
- Haldane JBS, 1930, Enzymes. Longmans, London.
- Harrigan G.G., Luesch H., Moore R.E., Paul V.J., 2000. The anticancer dolastins as cyanobacterial metabolites. Spec. Publ., R. Soc. Chem., 257, 126-39.
- Hartig P, Grobbelaar JU, Soeder CJ, Groeneweg J, 1988, On the mass culture of microalgae : areal density as an important factor achieving maximal productivity. Biomass, 15 : 211-221.
- Hirata S., Taya M., Tone S., 1997. Effect of temperature on change in cell diameter of *Chlorella* sp. UK 001 in photoautotrophic culture. Kagaku Kogaku Ronbunshu, 23(2): 200-207.
- Hoeck C. van den, Mann D.G., Jahns H.M., 1995. Algae. An introduction to phycology. Cambridge University Press, Cambridge, 623 pp.
- Hu Quiang, 2003. Industrial production of microalgal cell-mass and secondary products – Major industrial species – *Arthrospira* (*Spirulina*) *platensis*. In A. Richmond (Ed), Handbook of Microalgae Biotechnology. Blackwell Publishing, Oxford, 264 - 272.
- Iwamoto H., 2003. Industrial production of microalgal cell-mass and secondary products – Major industrial species – *Chlorella*. In A. Richmond (Ed), Handbook of Microalgae Biotechnology. Blackwell Publishing, Oxford, 255 - 263.
- Javanmardian M. & Palsson B., 1991. High-density photoautotrophic algal cultures: design, construction, and operation of a novel photobioreactor system. Biotechnol. Bioeng., 38: 1182-1189.
- Jimenez J., Scheurer P.J., 2001. New lipopeptides from the Caribbean cyanobacterium *Lyngbya majuscula*. J. Nat. Prod., 64, 200-203.
- Kiefer DA, Mitchel BG, 1983, A simple, steady state description of phytoplankton growth based on absorption cross section and quantum efficiency. Limnol. Oceanogr., 28(4) : 770-776.
- Ketchum BH, 1939, The absorption of phosphate and nitrate in the cultures of *Nitzschia closterium*. Am. J. Bot., 29 : 399-407.
- Laing I. & Psimopoulos A., 1998. Hatchery cultivation of king scallop (*Pecten maximus*) spat with cultured and bloomed algal diets. Aquaculture, 169(1-2): 55-68.
- Lee YK, Low CS, 1992, Productivity of outdoor algal cultures in enclosed tubular photobioreactor. Biotechnol. Bioeng., 40 : 1119-1122.
- Lee YK, Ding SY, Low CS, Chang YC, Forday WL, Chew PC, 1995, Design and performance of an alpha-type tubular photobioreactor for mass cultivation of microalgae. J. Appl. Phycol., 7 : 47-51.
- Lewis TE., Nichols PD., McMeekin TA., 1999. The biotechnological potential of Thraustochytrids. Mar. Biol., 1(6): 580-587.
- Li YH. & Tsui TF., 1971. The solubility of CO₂ in water and sea water. J. Geophys. Res., 76(18): 4203-4207.
- Livansky K, 1990, Losses of CO₂ in outdoor mass cultures : determination of the mass transfer coefficient k_l by means of measured pH course of NaHCO₃ solution. Algal. Stud., 58, 87-97.

- Livansky K., 1996. Effect of O₂, CO₂ and temperature on the light saturated growth of *Scenedesmus obliquus*. Arch. Hydrobiol., 116: 69-82.
- Lopez-Elias JA & Voltolina D, 1993. Semicontinuous cultures of four microalgae with a nonconventional medium. Cienc. Mar., 19(2): 169-180.
- Malej A & Harris RP, 1993. Inhibition of copepod grazing by diatom exudates: A factor in the development of mucus aggregates? Mar. Ecol. Prog. Ser., 96(1): 33-42.
- Marin B & Melkonian M, 1999. Mesostigmatophyceae, a new class of streptophyte green algae revealed by SSU rRNA sequence comparisons. Universitat zu Koln, Germany. Protist, 150(4): 399-417.
- Medlin LK, Elwood HJ, Stickel S, Sogin ML, 1991. Morphological and genetic variation within the diatom *Skeletonema costatum* (Bacillariophyta) : evidence for a new species, *Skeletonema pseudocostatum*. J. Phycol., 27: 514-524.
- Michaelis L, Menten ML, 1913, Die kinetik der Invertinwirkung. Biochem. Zeitschrift, 49 : 334-369.
- Molina Grima E, Garcia Camacho F, Sanchez Perez JA, Fernandez Sevilla JM, Acien Fernandez FG, Contreras Gomez A, 1994, A mathematical model of microalgal growth in light-limited chemostat culture. J. Chem. Tech. Biotechnol. 61: 167-173.
- Molina Grima E, Camacho FC, Pérez JAS, Cardona JU, Fernandez FGA, Sevilla JMF, 1994, Outdoor chemostat culture of *Phaedactylum tricorutum* UTEX 640 in a tubular photobioreactor for the production of eicosapentaenoic acid. Biotech. Appl. Biochem., 20 : 279-290.
- Monod J, 1942, Recherches sur la croissance des cultures bactériennes. 2nd ed. Hermann, Paris.
- Muller-Feuga A, 1999. Growth as a function of rationing : a model applicable to fish and microalgae. J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 236 :1-13.
- Muller-Feuga A., 2003. Global situation of microalgae production for aquaculture. In A. Richmond (Ed), Handbook of Microalgae Biotechnology. Blackwell Publishing, Oxford, 352-364.
- Muller-Feuga A, Le Guédes R, Hervé A, Durand P, 1998. Comparison of artificial light photobioreactors and other production systems using *Porphyridium cruentum*. J. Appl. Phycol., 10 :83-90.
- Muller-Feuga A, Le Guédes R, Pruvost J., 2003. Benefits and limitations of modeling for optimization of *Porphyridium cruentum* cultures in an annular photobioreactor. J. Biotechnology 103: 153-163.
- Muller-Feuga A., Kaas R., Moal J., 2003. The microalgae of aquaculture. In J. Stottrup & L. McEvoy (Eds), Live feeds in marine aquaculture. Blackwell Science Publishers, pp 207-252.
- Myers J, 1962, Laboratory cultures. In : Lewin RA, (Ed.), Physiology and Biochemistry of Algae. Academic Press, NY, 603-615.
- Norton T.A., Melkonian M., Andersen R.A., 1996. Algal biodiversity. Phycologia 35 (4), 308-26.
- Nouals S, 2000. Modélisation d'un photobioréacteur pour le pilotage de microalgues. Thèse de docteur de l'école centrale de Paris soutenue le 6 juin.
- Olaizola, M., 2000. Commercial production of astaxanthin from *Haematococcus pluvialis* using 25,000-liter outdoor photobioreactors. J. Appl. Phycol., 12, 499-506.
- Peeters JCH, Eilers P, 1978. The relationship between light intensity and photosynthesis. A simple mathematical model. Hydrobiol. Bull., 12 : 134-136.

- Porter D., 1990. Phylum labyrinthulomycota. Handbook of Protoctista. In Margules *et al.* (Eds). Jones & Bartlett Pub., 388-392.
- Renaud SM., Think LV., Parry DL., 1999. The gross chemical composition and fatty acid composition of 18 species of tropical Australian microalgae for possible use in mariculture. *Aquaculture*, 170(2): 147-159.
- Richmond A, Boussiba S, Vonshak A, Kopel R, 1993, A new tubular reactor for mass production of microalgae outdoors. *J. Appl ; Phycol.*, 5 : 327-332.
- Roy R. N., L. N. Roy, M. Vogel, C. P. Moore, T. Pearson, C. E. Good, F. J. Millero, and D. J. Cambell, 1993. Determination of the ionization constants of carbonic acid in seawater, *Mar. Chem.*, 44, 249--268.
- Scala S. Carels N., Falciatore A, Chiusano M.L., Bowler C., 2002. Genome Properties of the Diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Plant Physiol.* 129 (3): 993–1002.
- Schegel H.G., 1985. *Allgemeine Mikrobiologie*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 571 pp.
- Skulberg O., 2003. Bioactive chemicals in microalgae. In A. Richmond (Ed) *Handbook of microalgal culture*. Blackwell Publishing, Oxford. 485-512.
- Smith BC., 1994. Investigating allelopathy between the marine microalgae: Some species familiar to aquaculture. *J. Shellfish Res.*, 13(1): 319-320.
- Sournia A., 1986. Introduction, cyanophycées, dictyophycées, dinophycées et raphidophycées. In Sournia (Ed.) *Atlas du phytoplancton marin*. Vol. 1. Editions du CNRS, Paris, pp219.
- Steele JH, 1977, Microbial kinetics and dynamics in Chemical Reactor Theory. Lapidus L and Amunson NR (Eds.), Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ, Chapt 7, 405-483.
- Sukenik A. & Wahnon R., 1991. Biochemical quality of marine unicellular algae with special emphasis on lipid composition. 1. *Isochrysis galbana*. *Aquaculture*, 97(1): 61-72.
- Tamiya H, Hase E, Shibata K, Iwamura A, Morimura Y, 1953, Kinetics of growth of chlorella with special reference to its dependence on quantity of available light and temperature. In : *Algal culture : From laboratory to pilot plant*. Burlew Carnegie Institute. Washington Publ., 600, pp 76-84.
- Thimijan RW, Royal DH, 1982. Photometric, Radiometric, and Quantum Light Units of Measure: A Review of Procedures for Interconversion. *HortScience*, 18:818-822.
- Torzillo G, Pushparaj B, Bocci F, Balloni W, Materassi R, Florenzano G, 1986. Production of *Spirulina* biomass in closed photobioreactors. *Biomass* 11: 61-74.
- Torzillo G, Carlozzi B, Pushparaj B, Montaini E, Materassi R, 1993, A 2-plane tubular photobioreactor for outdoor culture of *Spirulina*. *Biotechnol. Bioeng.*, 42 : 891-898.
- Tredici MR., Carlozzi P., Chini Zitelli G., Materassi R., 1991. A vertical alveolar panel (VAP) for outdoor mass cultivation of microalgae and cyanobacteria. *Bioserour. Technol.*, 38, 153-59.
- Tredici MR., 2003. Mass production of algae: photobioreactors. In A. Richmond (Ed) *Microalgal culture*. Blackwell Publishing, Oxford, 178-214.
- Unson M.D. & Faulkner D.J., 1993. Cyanobacterial symbiont biosynthesis of chlorinated metabolites from *Dysidea herbacea* (Porifer). *Experientia*, 49, 349-53.

- Vonshak A., Abeliovich A., Boussiba S., Arad S., Richmond A., 1982. Production of *Spirulina* biomass : effects of environmental factors and population density. *Biomass*, 2: 175-185.
- Vonshak A. Cohen Z, Richmond A, 1985. The feasibility of mass cultivation of *Porphyridium cruentum*. *Biomass*, 8 : 13-25.
- Weiss R. F., 1974. Carbon dioxide in water and seawater: the solubility of a non-ideal gas. *Mar. Chem.*, 2, 203-215.
- Wikfors GH., Patterson GW., Ghosh P., Lewin RA., Smith BC., Alix JH., 1996. Growth of post-set oysters, *Crassostrea virginica*, on high-lipid strains of algal flagellates *Tetraselmis* spp. *Aquaculture*, 143(3-4): 411-419.
- Wilson DP., 1946. The triradiate and other form forms of *Nitzschia closterium* (Ehrenberg) Wm. Smith, forma minutissima of Allen and Nelson. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 26: 235-270.

Index

absorbance.....	48	intensité lumineuse	43
accroissement cellulaire	17	Irradiance	46
âge moyen	21	jaune.....	45
agitation.....	30	<u>jeun</u>	24
auto-ombrage	47	KNO ₃	15
azote	14	lessivage.....	21
batch.....	17, 20	loi de Bernoulli	49
Beer-Lambert	47	longueur d'onde	41
besoins en azote.....	15	lumen	43, 44
bleu.....	45	lumière	41
brillance.....	43	lumière visible.....	41
candela	43	luminance.....	43
carbone.....	14	lux	44
Carbone Inorganique Total.....	54	mitoses	17
caroténoïdes	45	NaN ₃	15
Célérité de la lumière	42	nanomètres.....	41
chémostat	17	Nombre d'Avogadro	42
chlorophylle	45	nombre de Reynolds	51
CIT	54	nutrition minérale.....	15
Coefficient d'absorption	47	œil humain	46
coefficient de viscosité.....	50	oxygène.....	14
concentration	17	dissous.....	58
saturante	56	oxymètre	58
Constante de Planck	42	PAR	46
continu.....	17, 20	pH	29
croissance	17, 24	Phase de latence	20
croissance spécifique.....	17	Phase exponentielle.....	20
débit.....	49	Phase linéaire	20
dénaturation des protéines	29	phase plateau.....	20
densité cellulaire optimale.....	39	phosphore.....	14
densité de flux de photon	42	photomètres.....	46
densité optique	48	photon	42
dilution	21	photons.....	42
dioxygène	58	photosynthèse	13
dioxygène dissous	58	phycobiliprotéines.....	45
dithionite	58	polarisation	58
division cellulaire	17	<i>Porphyridium cruentum</i>	16
DO.....	48	PPFD.....	46
eau de mer.....	30	préférendum thermique.....	29
éclairage.....	44	pression	49
écoulements tourbillonnaires.....	30	pression dynamique	49
Einstein (ou mole-photon).....	42	pression manométrique	49
électrode		production	21
Clark.....	58	productivité	22
électrolyte.....	58	protéines.....	15
énergie.....	41	pyranomètres.....	46
équation d'état	21	quantum mètres.....	46
étalonnage	58	rapport N/biomasse	15
fer	14	ration d'entretien	24
flux lumineux	43	<u>Ration optimale</u>	24
foot-candle	45	rayonnement photosynthétique	45
fragilité cellulaire	30	réaction photochimique.....	42
hydrogène.....	14	régime laminaire	30
infra rouge.....	41	rendement photosynthétique	16

rendements d'utilisation des substrats	14	temps de séjour	21
rouge	45	transmission	48
<u>saturation</u>	24	transmittance	48
pourcentage	57	turbidostat	17, 21
sénescence	20	turbulence	30, 51
solubilité du CO ₂	30	ultra violet	41
source lumineuse	44	V Lambda	44
spectre solaire	41	Vant'Hoff	29
spectrophotométrie	48	viscosité	50
stéradian	43	viscosité cinématique	50
substrat	42	viscosité dynamique	50
taux de dilution	21	visible	41
température	29	vitesse	49
temps de doublement	20		