

Caractéristiques photosynthétiques du microphytobenthos d'une vasière intertidale

Photosynthetic characteristics of microphytobenthos on an intertidal mudflat

GÉRARD BLANCHARD

CNRS-IFREMER, Centre de Recherche en Ecologie Marine et Aquaculture de L' Houmeau, BP 5, 17137 L'Houmeau, France.

RÉSUMÉ

Les caractéristiques photobiologiques du microphytobenthos ont été étudiées sur une vasière intertidale d'une zone tempérée (Charente-Maritime). L'efficacité (α^B) et la capacité (P^B_m) photosynthétiques ont changé à l'échelle horaire et ont présenté des valeurs élevées. Ces paramètres étaient identiques en surface et à une profondeur du sédiment où la lumière ne parvient pas, ce qui suggère le rôle de la bioturbation et de la migration verticale des algues dans le maintien d'un fort potentiel photosynthétique au-dessous de la zone photique. Les mêmes facteurs pourraient aussi être à l'origine de l'absence apparente de photo-inhibition pendant la marée basse et permettraient ainsi d'optimiser l'activité photosynthétique du microphytobenthos, c'est-à-dire l'entrée d'énergie dans le système intertidal. ▲

Mots clés : photosynthèse, microphytobenthos, vasière intertidale.

ABSTRACT

The photosynthetic characteristics of microphytobenthos have been studied on a temperate intertidal mudflat. The photosynthetic efficiency (α^B) and capacity (P^B_m) changed at a hourly scale and exhibited high values. These parameters were similar at the surface of the sediment and at a depth where there is no light, thus suggesting the role of bioturbation and of vertical migration of microalgae in maintaining a high photosynthetic potential below the photic layer. The same factors might also explain the absence of photoinhibition and thus optimize the photosynthetic activity of microphytobenthos, i.e., the energy input into the intertidal system. ▲

Key words : photosynthesis, microphytobenthos, intertidal mudflat.

Abridged version (see p. 636)

Les zones intertidales de substrat meuble sont traversées par d'importants flux de matière et d'énergie et sont le siège de processus biogéochimiques très complexes à l'interface continent-océan. Elles sont également caractérisées par une succession de phases d'exondation et de submersion qui engendre des conditions de l'environnement extrêmes et contrastées à une échelle de temps très courte.

Dans le cas particulier des vasières émerisibles, l'énergie lumineuse ne parvient pas à l'interface eau-sédiment pendant la période d'immersion car la colonne d'eau est très turbide : le sédiment est remis en suspension par les

courants de marée et la houle. L'activité photosynthétique se produit donc essentiellement à basse mer lorsque l'interface air-sédiment est directement exposée à un fort éclairage dont le niveau énergétique est très élevé et nettement supérieur aux seuils de photo-inhibition connus du phytoplancton [1, 2] et des algues macroscopiques [3].

Paradoxalement, le microphytobenthos y atteint de forts taux de production primaire, contribuant ainsi à l'accumulation d'une importante biomasse sur les estrans sablo-vaseux et vaseux [4-6]. Cette biomasse algale alimente aussi le réseau trophique planctonique et les mollusques suspensivores lorsqu'elle est remise en suspension dans la colonne d'eau [7, 8].

En conséquence, la production primaire benthique est le processus permettant l'entrée d'énergie dans ce

Note présentée par Lucien Laubier.

Note remise le 9 février 1994, acceptée après révision le 20 juin 1994.

Correspondance : G. Blanchard.

type d'écosystème tout en subissant les contraintes par l'environnement physique. Il s'ensuit que le flux de matière et d'énergie qu'elle génère est sous le contrôle de processus très variables dans le temps et dans l'espace. Les caractéristiques photobiologiques du microphytobenthos constituent l'un de ces mécanismes régulateurs dont dépend le rendement de la photosynthèse. Elles sont malheureusement mal connues [9-12]. Aussi l'objectif de la présente note est-il de mettre en évidence les caractéristiques photobiologiques de ces microalgues pour comprendre comment leur photosynthèse s'effectue pendant la période cruciale de l'exposition à l'air. Une étude a été réalisée dans ce but à l'interface air-sédiment d'une vasière du bassin de Marennes-Oléron ; l'hypothèse issue de l'analyse descriptive a été confirmée par un travail expérimental.

Matériel et méthodes

Les caractéristiques photobiologiques du microphytobenthos ont été déterminées au moyen de courbes photosynthèse-irradiance (P-I) dont le principe est de mesurer l'activité photosynthétique d'un échantillon fractionné et soumis à une gamme d'intensité lumineuse dans un « photosynthétron » [13]. Comme chacune de ces mesures correspond à une production primaire potentielle, il a été possible de dégager les propriétés intrinsèques du compartiment microphytobenthique en s'affranchissant de l'influence immédiate des facteurs environnementaux qui pouvaient les masquer.

Les échantillons ont été prélevés sur une vasière intertidale située dans la partie orientale de la baie de Marennes-Oléron (45°55'N, 1°10'W) le 30 juillet 1992 pendant la phase d'exposition à l'air qui a duré environ 7 h (marée basse, B.M. : 11 h 30 min, coefficient 98). Deux carottes de sédiment de 5,7 cm² ont été échantillonnées au début de la basse mer de vive eau (B.M.-3 h), à l'étale (B.M.) et à la fin (B.M.+3 h) de cette période. Chaque fois, la couche photique du sédiment (0-2,5 mm) et la couche aphotique sous-jacente (2,5-5 mm) ont été utilisées pour l'établissement des courbes P-I. Avec plus de 97 % des particules inférieures à 50 µm (étude granulométrique), la couche photique n'excède pas les 2,5 premiers millimètres [14].

Une expérience complémentaire a été réalisée le 6 juillet 1993 sur du sédiment de surface (0-2,5 mm) prélevé à basse mer pour tester l'effet du temps d'incubation dans le « photosynthétron » sur la forme de la courbe P-I. Le sédiment a été homogénéisé et séparé en deux fractions pour établir, dans chaque cas, une courbe P-I. La première fraction a été incubée pendant 20 min et l'autre pendant 3 h. Pour chacune d'entre elles, la production primaire potentielle, mesurée pour chaque intensité lumineuse, a été exprimée comme la proportion de la valeur maximale mesurée.

Construction des courbes P-I

Pour chaque échantillon de sédiment, des fractions aliquotes ont été incubées avec du bicarbonate de sodium radioactif (NaH¹⁴CO₃) à 12 intensités lumineuses différentes de 0 à 1 600 µmoles m⁻² s⁻¹ (longueurs d'onde de 400 à 700 nm) dans un photosynthétron [12] pour déterminer la capacité photosynthétique (P^B_m) à lumière

saturation et l'efficacité photosynthétique (α^B) en condition de lumière limitante. Le sédiment (2,5 mm d'épaisseur ; 5,7 cm²) a été dilué dans de l'eau de mer filtrée (Whatman (GF/F) et le ¹⁴C a été ajouté pour atteindre une concentration finale de 0,4 µCi ml⁻¹ (1,48.10⁴ Bq ml⁻¹). Des fractions aliquotes de 1 ml ont été distribuées dans des fioles à scintillation et incubées dans le photosynthétron pendant 20 min à la température *in situ*. Des témoins « noirs » (à l'obscurité) et formolés ont également été incubés. L'incubation a été arrêtée par l'addition de 50 µl de formol tamponné. La radioactivité non assimilée a été éliminée par addition de 250 µl de HCl 6N et agitation pendant 2 h. 10 ml de mélange scintillant ont été ajoutés à chaque aliquot pour la comptage de la radioactivité. Toutes les mesures ont été standardisées par la chlorophylle *a*. Tous les dosages de Chl *a* ont été réalisés par la méthode de chromatographie liquide à haute performance en phase inverse de Mantoura et Llewellyn [15].

Les résultats *in situ* ont été ajustés au modèle (fonction tangente hyperbolique) de Jassby et Platt [16] :

$$P^B = P^B_m \cdot \tanh(\alpha^B \cdot I/P^B_m)$$

où P^B (µg C µg Chl a⁻¹ h⁻¹) est la production primaire potentielle pour une intensité lumineuse I, P^B_m (µg C µg Chl a⁻¹ h⁻¹) la production primaire potentielle maximale à lumière saturante, α^B [µg C µg Chl a⁻¹ h⁻¹ (µmole m⁻² s⁻¹)⁻¹] la pente initiale de la courbe P-I en lumière limitante et I l'intensité lumineuse (µmole m⁻² s⁻¹). L'exposant ^B indique que les taux de production primaire potentielle sont divisés par la teneur en Chl *a* (P^B = P/Chl *a*).

Pour l'expérience complémentaire, les données ont été ajustées au modèle de Platt *et al.* [1] de manière à prendre en compte la photo-inhibition.

Résultats

Une analyse de variance à deux facteurs (sur données transformées en log pour les normaliser) montre que la réponse photosynthétique du microphytobenthos, aussi bien α^B que P^B_m (Fig. 1 et Tableau I) a changé significativement en fonction de la durée d'exposition à l'air (P < 0,05), mais elle était similaire pour les couches photiques et aphotiques du sédiment (P > 0,05). L'interaction entre les deux facteurs était non significative (P > 0,05).

Le temps d'incubation des fractions aliquotes dans le photosynthétron a un effet significatif sur la forme de la courbe P-I (Fig. 2). La courbe P-I obtenue à partir d'une incubation de 20 min est identique à celles déjà observées lors de l'étude descriptive (Fig. 1), c'est-à-dire qu'elle présente une pente initiale suivie d'un plateau indiquant la saturation de l'activité photosynthétique. En revanche, la courbe P-I obtenue après une incubation de 3 h met en évidence le phénomène de photo-inhibition par la forte décroissance de l'activité photosynthétique au-delà d'un certain seuil d'intensité lumineuse (Fig. 2). Cette expérimentation révèle donc une caractéristique photobiologique qui n'apparaissait pas *a priori* dans l'étude descriptive (Fig. 1).

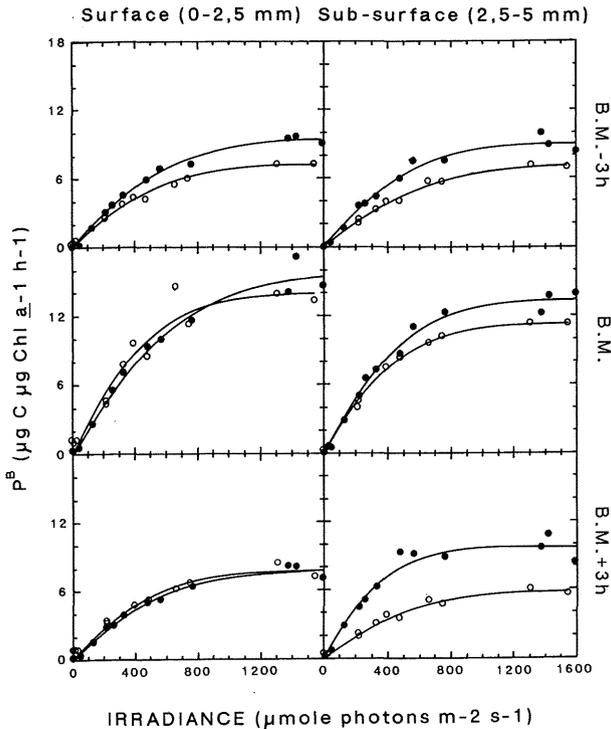


Figure 1. *Courbes P-I de surface (0-2,5 mm) et subsurface (2,5-5 mm) à B.M. - 3 h, B.M. et B.M. + 3 h le 30 juillet 1992. Les duplicats sont représentés par des cercles vides et pleins et le modèle théorique en lignes continues.*

Discussion

En premier lieu, cette étude montre qu'il existe un changement diurne des paramètres photosynthétiques du microphytobenthos à l'interface air-sédiment à l'échelle horaire. Cette observation sous-tend l'existence d'un rythme photosynthétique endogène déjà évoqué par quelques travaux [17-19], mais jamais explicité en termes de processus écophysiologiques. En effet, α^B et P_m^B ont atteint leur maximum à basse mer (B.M.) (Tableau I). Quelles que soient les conditions de lumière, la photosynthèse potentielle était donc la plus forte à l'étape de basse mer, ce qui correspond aux résultats de Pinckney et Zingmark [20] montrant que la production primaire la plus élevée se produit à l'étape des basses mers diurnes selon des rythmes solaire et lunaire. Ils en attribuent la cause principale aux rythmes de migration verticale des microphytes [21-23]. Or, nos résultats mettent également en évidence l'importance fondamentale des processus physiologiques puisque la photosynthèse peut doubler son potentiel (Tableau I). L'ordre de grandeur de P_m^B et sa gamme de variation (de 8 à 15 $\mu\text{g C } [\mu\text{g Chl a}]^{-1} \text{ h}^{-1}$) sont tout à fait comparables à ceux observés chez le phytoplancton (voir la revue de Kelly [24]; de 0,1 à 20 $\mu\text{g C } [\mu\text{g Chl a}]^{-1} \text{ h}^{-1}$).

Une autre caractéristique essentielle de ces sédiments intertidaux superficiels est la persistance, à une profondeur où l'énergie lumineuse ne parvient pas (au-delà de 2 mm), d'un potentiel photosynthétique identique à celui de surface (Fig. 1). Or, l'on sait que les paramètres photosynthétiques du microphytobenthos

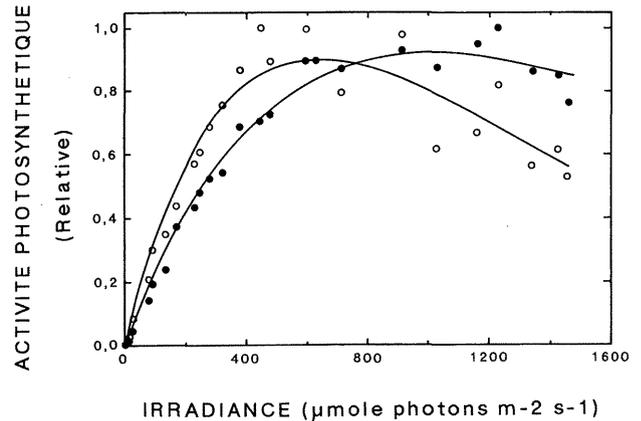


Figure 2. *Courbe P-I en fonction du temps d'incubation dans le photosynthétron (cercles pleins : incubation de 20 min ; cercles vides : incubation de 3 h). Les données expérimentales ont été ajustées au modèle de Platt et al. [1]. L'activité photosynthétique est exprimée comme une proportion de l'activité maximale mesurée pour chacune des courbes. L'écart apparent entre les pentes initiales des deux courbes est dû à l'utilisation de l'échelle relative (et à la variation du rapport P_m^B/α^B). En revanche, la photo-inhibition observée est réelle.*

diminuent lorsqu'il est maintenu en lumière atténuée pour des périodes prolongées [12]. Cette similitude des réponses, à l'interface air-sédiment, des niveaux 0-2,5 mm et 2,5-5 mm implique plusieurs processus qui ne s'excluent pas : un remaniement du sédiment par la bioturbation de la méiofaune (généralement abondante et concentrée dans le premier centimètre), une migration active des microphytes, ou le rôle de la circulation de l'eau interstitielle dans le déplacement des cellules (courants de convection thermique et évapo-ascension capillaire [25]). En outre, l'homogénéisation superficielle qui en résulte doit nécessairement s'effectuer à un taux supérieur à celui de la photoadaptation du microphytobenthos. Les paramètres P-I sont en effet des indices écophysiologiques qui reflètent les changements des conditions du milieu. Il faut cependant noter que Riaux-Gobin et al. [26] minimisent le rôle de la bioturbation dans les échanges actifs surface/fond, mais ils ont travaillé sur plusieurs centimètres d'épaisseur et non au niveau millimétrique.

Compte tenu des conditions d'éclairement qui prévalent sur les vasières émerisibles, la photo-inhibition est un mécanisme qui peut affecter significativement le flux d'énergie via la photosynthèse. C'est un processus « temps-dépendant » qui se manifeste au-delà d'un certain temps d'exposition en lumière naturelle ou artificielle [27]. La Figure 2 confirme cette tendance pour le microphytobenthos, avec une photo-inhibition marquée au bout de 3 h d'exposition à des niveaux énergétiques comparables à ceux que l'on rencontre régulièrement à l'interface air-sédiment des vasières. Cela indique que l'on peut induire artificiellement une photo-inhibition qu'il ne faut pas confondre avec celle, éventuelle, résultant des conditions du milieu. Ainsi, en limitant à 20 min le temps d'incubation dans le photosynthétron (Fig. 1), élimine-t-on une source d'erreur importante dans l'interprétation des résultats.

Tableau 1

Paramètres photosynthétiques du microphytobenthos des couches photique (0-2,5 mm) et aphotique (2,5-5 mm) du sédiment le 30 juillet 1992. Les duplicats ont été prélevés à B.M. - 3 h, B.M. et B.M. + 3 h. P_m^B ($\mu\text{g C } \mu\text{g Chl } a^{-1} \text{ h}^{-1}$) est la production primaire potentielle maximale à lumière saturante et α^B [$\mu\text{g C } \mu\text{g Chl } a^{-1} \text{ h}^{-1} (\mu\text{mole m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$] est la pente initiale de la courbe P-I en lumière limitante. Les valeurs présentées sont les répliqués (respectivement Rep1 et Rep2), leurs moyennes (\bar{x}) et les erreurs types (SE) entre parenthèses

Paramètres P-I		B.M. - 3h		B.M.		B.M. + 3h	
		Photique	Aphotique	Photique	Aphotique	Photique	Aphotique
P_m^B	Rep1	7,28	7,32	14,02	11,43	7,81	5,92
	Rep2	9,57	9,19	15,85	13,59	7,88	9,77
	\bar{x}	8,43	8,25	14,94	12,51	7,84	7,85
	SE	(1,14)	(0,94)	(0,92)	(1,08)	(0,04)	(1,92)
$\alpha^B 10^{-2}$	Rep1	1,16	1,04	2,55	2,23	1,40	1,00
	Rep2	1,43	1,55	2,12	2,45	1,23	2,38
	\bar{x}	1,30	1,30	2,34	2,34	1,31	1,69
	SE	(0,13)	(0,25)	(0,22)	(0,11)	(0,09)	(0,69)

Les courbes P-I représentatives de l'état physiologique du microphytobenthos pendant la période d'exposition à l'air ne montrent aucune indication de photo-inhibition due à la lumière visible (Fig. 1), même après 3 ou 6 h d'exposition en pleine lumière solaire (dépassant $1000 \mu\text{moles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) et contrairement aux résultats expérimentaux présentés dans la Figure 2. Cette absence de photo-inhibition apparente indique que les cellules benthiques ne resteraient que temporairement en surface et seraient régulièrement remplacées par des cellules provenant des niveaux inférieurs. Les algues accéderaient ainsi à de fortes intensités lumineuses leur permettant de photosynthétiser à leur taux maximal (P_m^B) pendant une durée n'excédant pas le seuil de la photoinhibition. Là encore, la migration active des cellules, la bioturbation

due à la méiofaune ou l'évapo-ascension capillaire des eaux interstitielles [25] seraient autant de mécanismes permettant le renouvellement des cellules en surface.

Conclusion

Ces premiers résultats permettent d'expliquer en partie le paradoxe apparent d'un milieu productif au niveau primaire malgré une énergie lumineuse potentiellement inhibitrice. Les algues sont capables de fixer le carbone inorganique à un taux élevé, mais elles sont également sensibles à la photo-inhibition au-delà d'un certain temps d'exposition à de fortes intensités lumineuses. C'est grâce à leur éthologie et en bénéficiant de la bioturbation qu'elles peuvent éviter les situations extrêmes; elles optimisent ainsi la productivité primaire benthique. ▼

ABRIDGED VERSION

Tidal mudflats are characterized by a succession of immersion and emersion periods. Most of the time, during high tide the overlying water is so turbid that no light reaches the sediment-water interface and primary production by microphytobenthos is no longer possible except for resuspended cells. Photosynthesis occurs at low tide when the air-sediment interface is exposed to full sunlight. These high light levels are known to be photoinhibitory for most phytoplankters [1, 2] and macroalgae [3]. Nevertheless, mudflats are also characterized by high levels of biomass and high primary production rates [4-6]. So, the question is: how does microphytobenthos photosynthesize during low tide at the air-sediment interface?

The potential photosynthesis of benthic microalgae was estimated using the relationship between photosynthesis and irradiance. Aliquots of the same sediment sample were incubated at different light levels in a "photosynthetron" [13], and ^{14}C -assimilation rates were measured to produce typical photosynthesis-Irradiance (P-I) curves. It was thus possible to assess the photosynthetic efficiency (α^B) at sub-saturating light levels and the photosynthetic capacity

(P_m^B) at saturating light levels using Jassby and Platt's model [16] to fit the observed data by a non-linear regression procedure.

Cores (5.7 cm^2) of muddy sediment (97 % of particles smaller than $50 \mu\text{m}$ in the top 5 mm) were sampled in duplicates on 30 July 1992. The cores were sampled at different times during low tide in the upper part of an intertidal mudflat: at the beginning of the ebb tide (B.M. - 3 h), at low tide (B.M.), and just before the end of the flood tide (B.M. + 3 h). P-I curves were performed on the photic (0-2.5 mm) and the aphotic (2.5-5 mm) layers of the sediment.

A two way ANOVA (on log-transformed data for normalization) shows that the photosynthetic response of microphytobenthos (both α^B and P_m^B ; Fig. 1 and Table 1) changed significantly during low tide ($P < 0.05$), but this change was similar in the photic and aphotic layers of the sediment ($P > 0.05$). The interaction between both factors was not significant ($P > 0.05$).

The incubation time in the "photosynthetron" had a significant effect on the shape of the P-I curve (Fig. 2). With a 20 min

incubation, there was no photoinhibition. On the other hand, a 3 h incubation generated a strong photoinhibition at high irradiances.

The concomitant and proportional change of α^B and P^B_m and the maximum values at low tide (B.M.) suggest a rhythm of the potential photosynthetic activity [17-19]. This is consistent with the results of Pinckney and Zingmark [20] showing a maximum primary production in the middle of low tides occurring in early afternoon. However, they mainly invoked the vertical migration rhythm of microphytes [21-23] to explain this photosynthetic rhythm. The present results indicate that the diel change of the P-I parameters might also contribute to the apparent primary production rhythm of microphytobenthos from intertidal mudflats.

One possibility to explain the similarity between P-I parameters from the photic and the aphotic layers is a sediment mixing by bioturbation during low tide and the active vertical migration of microalgae. It is also possible that the circulation of the interstitial water helps microalgae to move up to the surface sediment. This hypothesis further implies that the mixing rate of the sediment and/or the movement of microalgae were higher than the rate of photoadaptation of benthic microalgae because P-I parameters are ecophysiological parameters which reflect any difference in the environmental conditions. As there was no difference, microalgae from the photic and aphotic sediments had the same light history.

RÉFÉRENCES

- Platt T., Gallegos C. L., Harrison W. G. 1980. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton, *J. Mar. Res.* 38: 687-701.
- Richardson K., Beardall J., Raven J. A. 1983. Adaptation of unicellular algae to irradiance: an analysis of strategies. *New Phytol.* 93: 157-91.
- Coutinho R., Zingmark R. 1987. Diurnal photosynthetic responses to light by macroalgae. *J. Phycol.* 23: 336-43.
- Colijn F., Jonge V. N. de. 1984. Primary production of microphytobenthos in the Ems-Dollard Estuary. *Mar. Ecol.-Progr. Ser.* 14: 185-96.
- McLusky D. S. 1989. The estuarine ecosystem. 2nd edition. Glasgow: Blackie.
- Day J. W. Jr., Hall C. A. S., Kemp W. M., Yanez-Arancibia A. 1989. Estuarine ecology. New York: John Wiley and Sons.
- Baillie P. W., Welsh B. L. 1980. The effect of tidal resuspension on the distribution of intertidal epipellic algae in an estuary. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 10: 165-80.
- Roman M. R., Tenore K. R. 1978. Tidal resuspension in Buzzards Bay, Massachusetts. I. Seasonal changes in the resuspension of organic carbon and chlorophyll *a*. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 6: 37-46.
- Colijn F., Van Buurt G. 1975. Influence of light and temperature on the photosynthetic rate of marine benthic diatoms. *Mar. Biol.* 31: 209-14.
- Rasmussen M. B., Henriksen K., Jensen A. 1983. Possible causes of temporal fluctuations in primary production of the microphytobenthos in the Danish Wadden Sea. *Mar. Biol.* 73: 109-14.
- Gargas E. 1971. "Sun-shade" adaptation in microbenthic algae from the Oresund. *Ophelia* 9: 107-12.
- Blanchard G. B., Montagna P. A. 1992. Photosynthetic response of natural assemblages of marine benthic microalgae to short- and long-term variations of incident irradiance in Baffin Bay, Texas. *J. Phycol.* 28: 7-14.
- Lewis M. R., Smith J. C. 1983. A small volume, short-incubation-time method for measurement of photosynthesis as a function of incident irradiance. *Mar. Ecol.-Progr. Ser.* 13: 99-102.
- Haardt H., Nielsen G. A. E. 1980. Attenuation measurements of monochromatic light in marine sediments. *Oceanologica Acta* 3: 333-8.
- Mantoura R. F. C., Llewellyn C. A. 1983. The rapid determination of algal chlorophyll and carotenoid pigments and their breakdown products in natural waters by reverse-phase high-performance liquid chromatography. *Analytica Chim. Acta* 151: 297-314.
- Jassby A. D., Platt T. 1976. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 21: 540-7.
- Brown D. H., Gibby C. E., Hickman M. 1972. Photosynthetic rhythms in epipellic algal populations. *Br. phycol. J.* 7: 37-44.
- Gallagher J. L., Daiber F. C. 1973. Diel rhythms in edaphic community metabolism in a Delaware salt marsh. *Ecology* 54: 1160-3.
- Darley W. M., Dunn E. L., Holmes K. S., Larew H. G. III. 1976. A ^{14}C method for measuring epibenthic microalgal productivity in air. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 25: 207-17.
- Pinckney J., Zingmark R. G. 1991. Effects of tidal stage and sun angles on intertidal benthic microalgal productivity. *Mar. Ecol.-Progr. Ser.* 76: 81-9.
- Callame B., Debyser J. 1954. Observations sur les mouvements des diatomées à la surface des sédiments marins de la zone intercotidale. *Vie Milieu* 5: 243-9.
- Hopkins J. T. 1963. A study of the diatoms of the Ouse estuary, Sussex. I. The movement of the mud-flat diatoms in response to some chemical and physical changes. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 43: 653-63.
- Round F. E., Palmer J. D. 1966. Persistent, vertical-migration rhythms in benthic microflora II. Field and laboratory studies on diatoms from the banks of the river Avon. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 46: 191-214.
- Kelly G. J. 1989. A comparison of marine photosynthesis with terrestrial photosynthesis: a biochemical perspective. *Oceanogr. Mar. Biol. a. Rev.* 27: 11-44.
- Gouleau D. 1975. *Les premiers stades de la sédimentation fine sur les vasières littorales découvrautes. Rôle de l'émerison.* Thèse Sci., Nantes.
- Riaux-Gobin C., Wafar M. V. M., Klein B. 1993. Production primaire potentielle microphytobenthique d'une slikke de nord Bretagne : stratification verticale. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 169: 215-31.
- Neale P. J. 1987. Algal photoinhibition and photosynthesis in the aquatic environment. In: Kyle D. J., Osmond C. B., Arntsen C. J., eds. *Photoinhibition*. Amsterdam: Elsevier Science Publishers B. V. (Biomedical Division), 39-65.