

Les carbonates associés à la macrofaune des sables fins littoraux en Méditerranée nord-occidentale

Henri L. MASSÉ *

Centre d'océanologie de Marseille, UMR DIMAR, Station marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille, France

* hmasse@com.univ-mrs.fr

(Reçu le 9 octobre 1998, révisé le 29 janvier 1999, accepté le 12 février 1999)

Abstract – The carbonates associated with littoral fine sand macrofauna in the northwestern Mediterranean Sea.

The carbonates associated with the macrofauna of shallow fine sands have been evaluated at six stations located at five different sites on the French Mediterranean coast. The carbonate content of forty species or zoological groups has been estimated. At each station the mean calcimass has been calculated during a year-long cycle, showing the participation of the different zoological groups, mainly molluscs and echinoderms. The comparison of calcimass and associated biomass shows that $\text{CaCO}_3/\text{AFDW}$ ratio fluctuates between 1.6 to 19.3. These values are similar to those obtained in some rocky bottom communities. Calcimass values usually largely exceed biomass ones; therefore the carbon linked to carbonates cannot be excluded from the carbon balance including macrofauna, which are usually represented only by biomass organic matter. According to mean longevity of species providing CaCO_3 , the annual carbonate production by macrobenthos in Mediterranean fine sands can be roughly estimated as being one third of its calcimass value. © Elsevier, Paris / Ifremer / CNRS / IRD

carbonates / macrofauna / temperate shallow fine sands

Résumé – Les carbonates associés à la macrofaune des sables fins littoraux ont été évalués à six stations réparties dans cinq sites différents des côtes de Provence, en Méditerranée nord-occidentale. La teneur en calcaire d'une quarantaine d'espèces ou de groupes zoologiques a été déterminée. La calcimasse moyenne par station est estimée sur un cycle annuel portant sur les quatre saisons et montrant la participation respective des différents groupes zoologiques, mollusques, échinodermes et crustacés, les deux premiers étant les principaux contributeurs. La comparaison des calcimasses et des biomasses montre que le rapport $\text{CaCO}_3/\text{PSSC}$ varie de 1,6 à 19,3, valeurs comparables à celles données pour certains peuplements de substrats durs. Les valeurs des calcimasses excèdent le plus souvent largement celles des biomasses, ce qui indique que les bilans de carbone incluant la macrofaune doivent prendre en compte le carbone lié aux carbonates et ne plus se limiter à la matière organique de la biomasse. Compte tenu de la longévité moyenne des principales espèces productrices de calcaire, la production annuelle de carbonates est estimée au tiers de la calcimasse dans les sables fins littoraux en Méditerranée nord-occidentale. © Elsevier, Paris / Ifremer / CNRS / IRD

carbonates / macrofaune / sables fins littoraux tempérés

1. INTRODUCTION

Peu d'études sur le macrobenthos prennent en compte la production de carbonates ou même le contenu en carbo-

nates des invertébrés benthiques. Quelques auteurs se sont penchés sur ce problème dans le cas des peuplements des substrats durs [2, 25], souvent dans une optique d'évolution de la surcharge causée par les salissures

biologiques à des structures immergées. Les géologues et les sédimentologues l'ont abordé par l'étude des éléments bioclastiques des sédiments marins actuels ou fossilisés [21, 22].

Certains biologistes ont traité de l'estimation des calcimasses parallèlement à celle des biomasses. Ainsi, Moore [16] a essayé de répondre à la demande des géologues sur l'évaluation de la production de carbonates dans les fonds meubles tropicaux de la zone de Miami (État-Unis). Bourcier [6], en Méditerranée nord-occidentale, a décrit les relations entre le calcaire organique contenu dans la macrofaune benthique et la teneur en carbonates des sédiments, le long d'une radiale entre 15 et 115 m de profondeur. Beukema [3, 4] a étudié la production de calcaire par deux espèces dominantes de la macrofaune côtière, en vue d'une exploitation rationnelle par dragage des fonds coquilliers.

Dans le contexte des recherches sur le « changement global », la connaissance du cycle du carbone dans les

océans, et en particulier dans la zone côtière, est devenue une priorité [26]. À ce titre, les études benthiques ont d'abord été focalisées sur les écosystèmes connus pour leur forte production de carbonates de calcium et occupant des superficies appréciables à l'échelle planétaire, comme les récifs coralliens [8, 10, 23]. Ensuite, les travaux ont été étendus aux biocoenoses dominées par des algues calcifiées [7] ou dans les substrats meubles des récifs coralliens [5].

Dans un travail sur l'évolution de la macrofaune des sables fins littoraux des côtes de Provence (Méditerranée nord-occidentale), une attention spéciale a été accordée aux espèces à test ou à squelette calcifiés. Les résultats de ces observations sont présentés ici, dans la perspective d'une prise en compte du carbone lié à la production de carbonates dans les sables fins littoraux. Il s'agit surtout de recueillir des données de base sur les calcimasses associées à la macrofaune des sables fins littoraux, en Méditerranée nord-occidentale. Compte tenu de la grande

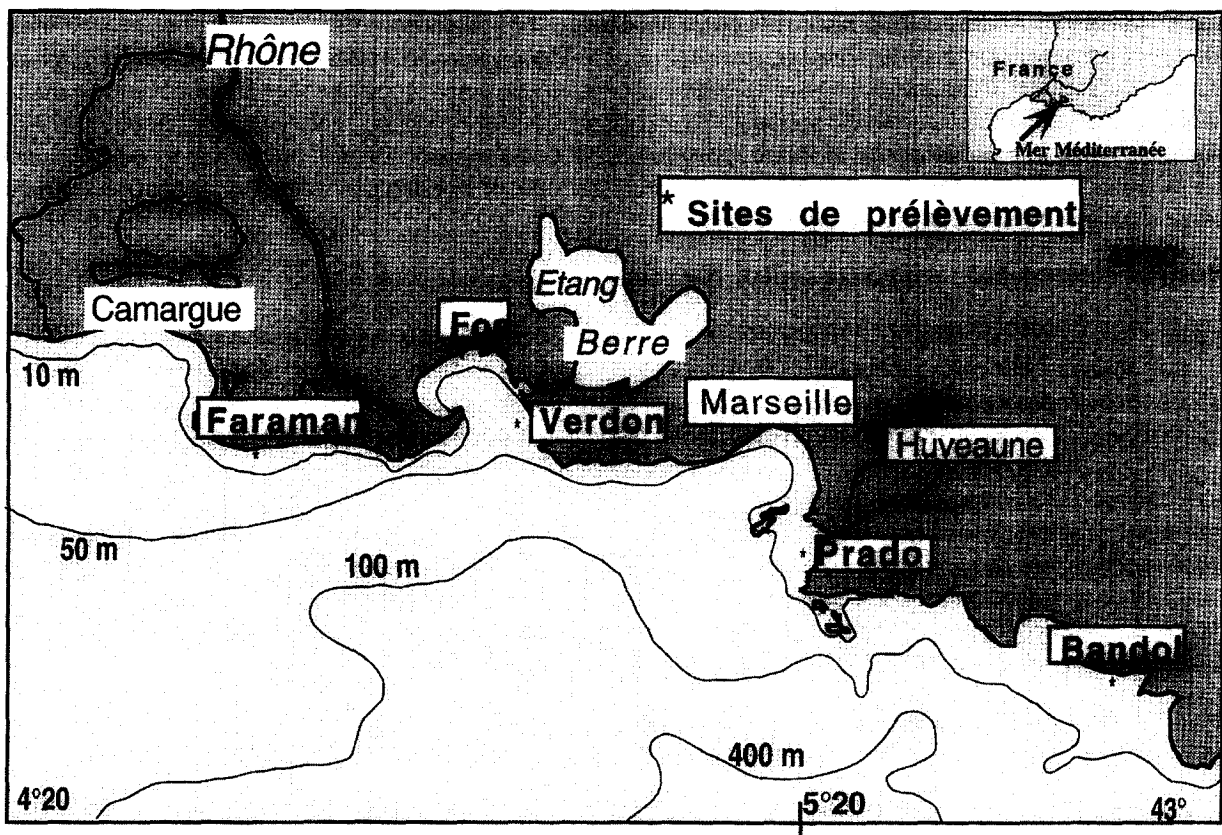


Figure 1. Vue d'ensemble de la zone prospectée, * localisation des sites étudiés.

Figure 1. Area investigated, * sampling sites.

diversité des biotopes de la zone côtière, ce n'est qu'en intégrant les données biotope par biotope que l'on pourra progresser vers un bilan du CaCO₃ produit dans cette zone.

D'un point de vue bionomique, les sables fins littoraux couvrent en Méditerranée des aires restreintes par comparaison aux mers septentrionales où des marées d'amplitudes importantes sont accompagnées de forts courants qui augmentent considérablement l'extension des sables fins en profondeur. Dans le système d'étagement de Jones [9], les deux types de peuplements étudiés dans ce travail correspondent aux *Boreal shallow sands* et *Boreal offshore sands* respectivement pour la station à 1,5 m et celle à 5 m qui sont subtidales en Méditerranée en raison de la faible amplitude des marées. Malgré l'extension limitée des sables en Méditerranée, leur présence est constante dans la zone littorale ; elle s'accroît notablement au débouché des grands fleuves tels le Nil, le Pô, le Rhône, l'Èbre, etc. La contribution des sables au stockage du carbone sous forme de carbonates n'est donc pas anodine, à l'échelle de la Méditerranée.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Position des stations

Dans le cadre d'une étude quantitative de la macrofaune des sables fins des côtes de Provence [11], différentes stations ont été prospectées dans cinq localités offrant un gradient de productivité lié aux apports en eaux continentales. Ces sites ont été échantillonnés à nouveau en 1996–1997, à raison d'une station par localité, à 5 m de profondeur dans des sables fins et d'une station supplémentaire à 1,5 m de profondeur, dans la baie du Prado, golfe de Marseille [13] (figure 1).

2.2. Échantillonnage et traitement des prélèvements

L'échantillonnage a été réalisé en plongée, à l'aide d'une suceuse aspirant et tamisant sur une maille de 1 mm le contenu d'un cylindre préalablement enfoncé dans le sédiment. L'échantillon correspond à une surface de 0,1 m² sur une profondeur de 25 à 30 cm. Cinq de ces échantillons sont regroupés en un seul couvrant une superficie de 0,5 m² par station, afin de limiter les micro-répartitions connues dans ce type de fond [19]. Les stations ont été prospectées aux quatre saisons entre 1996 et 1997.

Tableau I. Teneur en CaCO₃, exprimée en pourcentage du poids sec total, des principales espèces et groupes zoologiques contribuant à la calcimasse, N nombre de mesures, PST poids sec total, IC intervalle de confiance au seuil de 95 %.

Table I. CaCO₃ content expressed as percentage of total dry weight for the main contributors to calcimass; N: number of measurements; PST; total dry weight; IC: 95 % confidence interval limits.

Espèces	n	CaCO ₃ * 100/PST	I.C.
<i>Cardium tuberculatum</i>	13	95	2
<i>Donax venustus/semistriatus</i>	4	92	4
<i>Dosinia lupinus</i>	5	94	2
<i>Divaricella divaricata</i>	5	94	2
<i>Loripes lacteus/demaresti</i>	15	91	1
<i>Mactra corallina</i>	5	89	4
<i>Spisula subtruncata</i>	8	93	1
<i>Ensis ensis</i>	6	79	4
<i>Montacuta ferruginosa</i>	1	86	–
<i>Pharus legumen</i>	19	73	3
<i>Pandora rostrata</i>	7	91	3
<i>Solemya togata</i>	4	47	11
<i>Tellina fabula</i>	8	84	3
<i>Tellina tenuis</i>	15	84	2
<i>Tellina planata</i>	4	85	4
<i>Tellina incarnata</i>	2	87	–
<i>Tellina nitida</i>	3	85	–
<i>Tellina pulchella</i>	1	88	–
<i>Thracia papyracea</i>	1	88	–
<i>Venus gallina</i>	16	96	1
<i>Varia de Bivalves</i>	10	88	3
<i>Natica (Neverita) josephina</i>	5	81	8
<i>Natica guillemini</i>	1	87	–
<i>Natica hebreia</i>	2	93	–
<i>Nassa mutabilis</i>	2	90	–
<i>Nassa reticulata</i>	1	93	–
<i>varia gastéropodes</i>	11	88	4
<i>Dentalium rubescens</i>	1	86	–
<i>Acrocnida brachiata</i>	9	70	4
<i>Ophiura texturata</i>	5	91	5
<i>varia ophiures juv.</i>	6	78	7
<i>Echinocardium cordatum</i>	8	90	1
<i>Astropecten jonstoni</i>	2	86	–
<i>Astropecten bispinosus</i>	1	88	–
<i>Corystes cassivelanus</i>	1	44	–
<i>Diogenes pugilator</i>	8	45	6
<i>Philocheras bispinosus</i>	1	29	–
<i>Processa parva</i>	1	33	–
<i>Macropipus vernalis</i>	1	79	–
Amphipodes	12	21	10
varia petits crustacés	11	38	10

Le contenu du sac de prélèvement a été fixé avec du formol fortement tamponné dans les proportions suivantes : 2 L d'eau de mer filtrée, 2 L d'eau douce, 1 L de formaldéhyde « Rectapur » Prolabo (formaldéhyde à 38 % stabilisée avec 10 % de méthanol) et du borax de soude en excès (di-sodium tétraborate), pour atteindre un pH de 12.

Après une coloration au rose bengale, les tris ont été réalisés au fur et à mesure en 1996–1997, pour éviter toute conservation prolongée susceptible de dissoudre les carbonates par acidification du formol.

Les animaux à test calcaire (mollusques et échinides) ou contenant du CaCO_3 (crustacés) et ceux à squelette calcaire (ophiures et astéries) ont été séchés à l'étuve à 90 °C, pendant 24 h, pour déterminer le poids sec total (PST) au milligramme près sur une balance électronique Mettler. Ces animaux sont soumis à une attaque à froid à l'acide chlorhydrique à 0,6 N (HCl Merck à 25 %, dilué à raison de 200 mL HCl pour 1 L) jusqu'à l'élimination des carbonates, constatée visuellement par l'absence d'effervescence.

Tableau II. Contribution des principaux groupes zoologiques à la calcimasse (mg) aux quatre saisons (0,5 m²) et moyenne annuelle (1 m²).

Table II. Contribution of main zoological groups to calcimass (mg) for the four seasons (0.5 m²) and annual mean (1 m²).

Stations	Printemps	Été	Automne	Hiver	Moyenne annuelle (1 m ²)
Prado c (1,5 m)					
Mollusques	4 300	13 289	6 897	127	12 306,5
Échinodermes	0	0	0	0	0
Crustacés	4	2	3	2	5,5
Total (0,5 m ²)	4 304	13 291	6 900	129	
Moyenne (1 m ²)					13 212
Prado 1 (5 m)					
Mollusques	362	226	1 009	354	975,5
Échinodermes	5	6 727	97	109	3 469
Crustacés	5	3	4	2	7
Total (0,5 m ²)	372	6 956	1 110	465	
Moyenne (1 m ²)					4 451,5
Bandol (5 m)					
Mollusques	4 927	7 581	9 715	12 836	17 529,5
Échinodermes	4 114	811	2 412	2 285	4 811
Crustacés	8	20	55	22	52,5
Total (0,5 m ²)	9 049	8 412	12 182	15 143	
Moyenne (1 m ²)					22 393
Verdon (5 m)					
Mollusques	2 637	1 377	712	1 328	3 027
Échinodermes	2 956	4 336	1 588	2 772	5 826
Crustacés	126	61	25	9	110,5
Total (0,5 m ²)	5 719	5 774	2 325	4 109	
Moyenne (1 m ²)					8 963,5
Fos (5 m)					
Mollusques	38 384	8 504	29 529	127 685	101 916
Échinodermes	528	44	658	2 143	1 686,5
Crustacés	57	22	168	50	148,5
Total (0,5 m ²)	38 969	8 570	30 085	129 878	
Moyenne (1 m ²)					103 751
Faraman (5 m)					
Mollusques	6 448	13 485	12 967	4 103	18 501,5
Échinodermes	14 844	16 424	18 394	83 900	55 781
Crustacés	466	18	14	7	252,5
Total (0,5 m ²)	21 758	29 927	31 375	88 010	
Moyenne (1 m ²)					85 535

Après un rinçage à l'eau douce, les tissus sont à nouveau séchés à 90 °C pendant 24 h, puis pesés selon la procédure précédente pour évaluer le poids sec (PS). Ce matériel est ensuite brûlé dans un four à moufle à 550 °C, pendant 24 h, pour déterminer le poids de cendres qui, par soustraction du poids sec, permet de calculer le poids sec sans cendres (PSSC). Le poids de calcaire est obtenu par soustraction du poids sec au poids sec total (PST-PS). Tous les transferts de coupelles entre four et balance se font dans un dessiccateur.

2.3. Traitement des données

Pour tenir compte des données de la littérature et établir des comparaisons, la teneur en carbonate de calcium est exprimée en pourcentage du poids sec total.

Pour le traitement statistique de ces valeurs de pourcentage, il a été procédé à une transformation arcsinus des données de base par espèce, puis au calcul d'un intervalle de confiance au seuil de sécurité de 95 % [27].

3. RÉSULTATS

Le *tableau I* regroupe les données brutes par espèce. L'intervalle de confiance est donné lorsque quatre valeurs au moins sont disponibles ; dans le cas contraire, seule la moyenne des valeurs est calculée. Pour les petites formes, les individus sont regroupés sous la rubrique varia, dans le groupe zoologique concerné.

À partir de ces données, la contribution respective des trois groupes zoologiques (mollusques, échinodermes et crustacés) au stock de carbonates a été calculée (*tableau II*), puis la quantité moyenne de carbonates présente par station. Cette calcimasse est associée à la valeur de la biomasse totale exprimée en poids sec sans cendres (*tableau III*).

Les calcimasses sont les plus élevées aux stations Fos et Faraman sous influence directe des eaux continentales du Rhône et, à un degré moindre, celles de la Durance transitant par l'étang de Berre. Dans les deux cas, le calcaire est produit principalement par des populations de filtreurs, bivalves à Fos, ophiures et bivalves à Faraman. Au contraire, la station affichant la plus faible calcimasse (Prado 1) correspond à un site où le détournement des eaux du fleuve côtier l'Huveaune a entraîné une réduction drastique de la densité et de la biomasse des bivalves filtreurs [13].

Tableau III. Moyenne annuelle de la biomasse et de la calcimasse (g·m⁻²) aux différentes stations et rapports calcimasse/biomasse, PSSC poids sec sans cendres.

Table III. Mean biomass and calcimass (g·m⁻²) for the six stations and calcimass/biomass ratios, PSSC = AFDW (Ash Free Dry Weight).

Stations 1996	PSSC (g·m ²)	CaCO ₃ (g·m ²)	CaCO ₃ /PSSC
Prado (1,5 m)	2,5	12	4,80
Prado (5 m)	1,2	4	3,33
Bandol (5 m)	3,6	22	6,11
Verdon (5 m)	5,5	9	1,64
Fos (5 m)	5,4	104	19,26
Faraman (5 m)	24	86	3,58

Tableau IV. Comparaison du rapport calcimasse/biomasse dans différentes communautés benthiques.

Table IV. Comparison of some calcimass/biomass ratios for different benthic communities.

Peuplements	CaCO ₃ /Biomasse	Auteurs
Substrats durs		
Moulière	11-16	Bellan-Santini (1968)
Corallines	9-18	id.
<i>Eunicella cavolini</i>	2,6	True (1970)
<i>Paramuricea clavata</i>	2,3	id.
<i>Parazoanthus axinellae</i>	8,7	id.
<i>Corallium rubrum</i>	7	id.
Substrats meubles		
Sables superficiels	4,8	ce travail
Sables fins bien calibrés	1,6-19,3	id.

4. DISCUSSION

Dans ces types de fond, on trouve, à l'échelle mondiale, une grande similitude de composition des groupes zoologiques, ce qui a permis d'établir la notion de communautés parallèles [17, 24]. Pour les principaux producteurs de carbonates, on retrouve donc les mêmes groupes zoologiques : les mollusques (bivalves, gastéropodes et scaphopodes), les échinodermes (ophiures, astéries, échinides irréguliers...), à un degré moindre, les crustacés (décapodes, amphipodes, cumacés...) et, plus rarement, les polychètes (e.g. *Ditrupa arietina*) [14]. Citons également pour la microfaune, non prise en compte dans ce travail, les foraminifères tel *Rotalia beccari* trouvé en nombre appréciable dans les contenus stomacaux de certains *Astropecten* des sables fins de la station de Bandol.

Du point de vue trophique, l'essentiel de ces espèces appartient aux filtreurs (Corbulidae, Tellinidae, Veneri-

dae, Donacidae, Carditiidae, Mactridae, Solenidae, Amphiuridae...) ou à leurs prédateurs (Naticidae, Astropectinidae...), auxquels s'ajoutent quelques nécrophages et omnivores (Nassariidae, Ophiuridae, Echinidae, décapodes Natantia et Reptantia...).

Si les données de la littérature sont plutôt rares, cela tient au fait que la préoccupation majeure des benthologues a été l'étude de la biomasse en terme de nourriture disponible pour les poissons [18] et, plus généralement, sa place dans le réseau trophique. Dans ce contexte, la prise en compte des formations calcifiées, rarement ingérées ou assimilées, n'avait pas d'intérêt immédiat.

Les sédimentologues ont considéré principalement les bioclastes responsables de la formation de sédiments biogènes par fragmentation des parties calcaires des tests et des squelettes. Ils ont surtout observé le résultat d'accumulations sans le relier à la biomasse des organismes producteurs, laissant ce soin aux biologistes [16]. Ce n'est qu'avec le cycle du carbone en mer que l'on a abordé à la fois le contenu en matière organique et celui en carbonates des organismes planctoniques, puis benthiques [15].

Comme l'ont montré Canals et Ballesteros [7], les communautés phytobenthiques sont de gros producteurs de calcaire jusqu'à des profondeurs importantes (40–85 m) dans les eaux transparentes des Baléares, même sans tenir compte de la faune associée à ces peuplements. D'une manière générale, il est particulièrement difficile de déterminer la production de carbonates de ces peuplements benthiques. Le plus souvent, les calculs se font à partir de grandes approximations [15, 16], de nombreuses données de base étant peu fiables. Beukema [3, 4], bien que disposant de nombreuses et longues séries d'observations, écrit que la précision des évaluations est grossière, notamment en raison de la grande variabilité démographique des populations de bivalves (*Macoma balthica* et *Cerastoderma edule*) dans les zones côtières superficielles de la mer des Wadden.

En Méditerranée, dans les sables infralittoraux, l'instabilité des populations est également très grande ; il s'y ajoute des durées de vie souvent très brèves [11]. Le plus souvent, les données sur la dynamique de ces populations ne sont pas disponibles et la longévité des individus est extrêmement variable. Il faut souligner (tableau I) l'amplitude de certains intervalles de confiance des teneurs en CaCO_3 . Ce fait est connu, notamment chez les crustacés, en accord avec l'étude méthodologique de Richards et Richards [20]. Il reflète la variabilité des

valeurs de la biomasse qui, chez les invertébrés benthiques, en particulier les bivalves, traduit les fluctuations du poids des tissus, très liées au cycle de reproduction avec la succession d'une phase d'accumulation suivie d'une phase d'expulsion des gamètes [1].

Dans le détail des contributeurs à la calcimasse par station, nous constatons une grande disparité. Ainsi, à la station Fos, l'essentiel du CaCO_3 est fourni par des individus de l'espèce *C. tuberculatum*, âgés de 3 à 5 ans, comme l'attestent les stries d'accroissement. À la station Farman, la contribution la plus importante vient des ophiures *Acrocnida brachiata*, dont la densité hétérogène peut atteindre plus de 1 200 individus par mètre carré. D'après le diamètre moyen des disques, compris entre 6 et 11 mm, nous pensons qu'il s'agit d'animaux âgés de plusieurs années. Il s'y ajoute des bivalves à croissance rapide comme *Pharus legumen* et *Ensis siliqua*. À la station Verdon, les *Echinocardium cordatum* restent les principaux pourvoyeurs de CaCO_3 . D'après les observations faites en 1972 et la taille des individus récoltés en 1996, il pourrait s'agir d'individus ayant moins de deux ans [12]. À la station Bandol, la contribution des mollusques reflète une certaine diversité dominée par *Loripes lacteus (demaresti)*, *Tellina planata* et un gros individu de *C. tuberculatum*, tandis que celle des échinodermes est due à la présence d'*Acrocnida brachiata*, et d'*Astropecten jonstoni* ou *bispinosus*.

La production annuelle de CaCO_3 , estimée en évaluant l'âge moyen des producteurs à trois ans, est en moyenne égale au tiers de la calcimasse, excepté pour la station de Fos où la durée de vie est certainement supérieure pour les *Cardium* qui forment jusqu'à 94 % de la calcimasse.

À noter pour la station Prado C, une situation un peu paradoxale : alors que les espèces traditionnellement pourvoyeuses de calcaire dans ce type de fond [*Corbula (Lentidium) mediterraneum*, *Donax venustus (semistriatus)* et *Cyclonassa neritea*] ont disparu avec l'arrêt des apports d'eaux douces [13], la calcimasse reste élevée en raison du développement d'un couple proie/prédateur, le bivalve *Loripes lacteus (demaresti)* et le gastéropode perceur *Natica (Neverita) josephina*. Avant le détournement de l'Huveaune et les travaux d'aménagement, ces deux espèces vivaient plus profondément à la station Prado 1 [12]. Elles ont profité de l'établissement d'un mode plus calme à la station Prado C pour s'installer dans la zone superficielle.

À la station Bandol, par rapport à la situation de 1967 à 1968, la diminution de la densité des espèces d'*Astropec-*

ten, prédatrices actives des jeunes mollusques, se traduit par une augmentation des bivalves qui contribuent majoritairement à la calcimasse. À la station Verdon, on observe un certain équilibre entre mollusques et échinodermes. Par rapport aux observations antérieures, la densité des *Echinocardium cordatum* a chuté, mais la biomasse totale s'est accrue, pour atteindre le même ordre de grandeur qu'à la station Fos (tableau III).

Dans la prise en compte du carbone lié au CaCO_3 et de son importance relative, il faut considérer (tableau III) le rapport entre CaCO_3 et PSSC. Pour élargir la comparaison, nous avons regroupé (tableau IV) quelques données de la littérature sur les substrats durs bien que, dans ce cas, les valeurs de la biomasse comprennent le poids des cendres. Nos données sont du même ordre de grandeur. Cependant, les biomasses étant beaucoup plus élevées dans ces milieux, les valeurs absolues des calcimasses y sont considérablement plus élevées. Il est intéressant de noter que ce rapport peut être aussi élevé dans les sables fins que celui des peuplements de substrats durs, a priori réputés pour être très calcifiés (moules et corallines).

D'après ces données, les valeurs des calcimasses excèdent régulièrement celles des biomasses jusqu'à un facteur 20. Même si le rapport moléculaire C/CaCO_3 n'est que de 0,12, le carbone contenu dans les calcimasses n'est pas négligeable par rapport à celui représenté dans les biomasses.

Pour la pérennité de ce CaCO_3 dans les sédiments, il est évident que les tests des mollusques ont une durée beaucoup plus longue que celle des échinodermes, vite fractionnés à la mort des individus. Ainsi, les sédiments de la station de Fos offrent une fraction coquillière importante, constituée principalement de *Cardium*, *Venus* et de gastéropodes. Le problème se complique par les transports advectifs sur ces petits fonds. Bourcier [6] et Beukema

[4] décrivent des zones d'accumulation privilégiées en profondeur.

5. CONCLUSIONS

Dans les sables fins littoraux des côtes méditerranéennes de Provence, les apports d'eaux continentales conditionnent largement les valeurs de la biomasse de la macrofaune, en particulier celle des populations de filtreurs et capteurs de particules (bivalves et ophiures). Les filtreurs ainsi que leurs prédateurs (Naticidae et Astropectinidae) constituent l'essentiel des producteurs de carbonates de calcium dans ces biotopes. La calcimasse excède généralement la biomasse des tissus exprimée en poids sec sans cendres (PSSC ou AFDW) d'un facteur allant de 1,6 à 19,3. Ce rapport correspond à des valeurs observées dans des peuplements de substrats rocheux réputés pour leur capacité à produire des carbonates. Dans la plupart des études sur le cycle du carbone en zone côtière, seul le carbone lié à la biomasse des tissus est pris en compte. Bien que le rapport moléculaire du carbone au carbonate de calcium ne soit que de 0,12, il conviendrait de considérer le carbone lié à la calcimasse dans le cycle du carbone en zone côtière. En raison de la longévité moyenne des principaux producteurs de carbonates, nous pouvons estimer grossièrement la production de CaCO_3 au tiers de la calcimasse observée dans ce type de biotope.

Remerciements

Aux personnels des services communs du Centre d'océanologie de Marseille : bibliothèque, plongée, bateaux, y compris l'*Antedon* géré par le Comité inter-régional méditerranéen, à J. Le Campion et J. Boutler, ainsi qu'aux deux arbitres inconnus, pour leurs conseils.

RÉFÉRENCES

- [1] Ansell A.D., Distribution, growth and seasonal changes in biochemical composition for the bivalve *Donax vittatus* (de Costa) from Kames bay, Millport, J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 10 (1972) 137-150.
- [2] Bellan-Santini D., Conclusions d'une étude quantitative dans la biocoenose des algues photophiles en Méditerranée sur les côtes de Provence (France), Mar. Biol. 1 (3) (1968) 250-256.
- [3] Beukema J.J., Calcimass and carbonate production by molluscs on the tidal flats in the Dutch Wadden Sea: I. The tellinid bivalve *Macoma balthica*, Neth. J. Sea Res. 14 (3/4) (1980) 323-338.
- [4] Beukema J.J., Calcimass and carbonate production by molluscs on the tidal flats in the Dutch Wadden Sea: II. The edible cockle, *Cerastoderma edule*, Neth. J. Sea Res. 15 (3/4) (1982) 391-405.

- [5] Boucher G., Clavier J., Hily C., Gattuso J.-P., Contribution of soft-bottoms to the community metabolism (primary production and calcification) of a barrier reef flat (Moorea, French Polynesia), *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 225 (1998) 269–283.
- [6] Bourcier M., Relations entre le calcaire organique du macrobenthos et le taux de calcaire du sédiment (Baie de Cassis), *Téthys* 3 (4) (1972) 759–766.
- [7] Canals M., Ballesteros E., Production of carbonate particles by phytobenthic communities on the Mallorca-Menorca shelf, northern Mediterranean Sea, *Deep-Sea Res. II*, 44 (3/4) (1997) 611–629.
- [8] Chave K.E., Smith S.V. Roy K.J., Carbonate production by coral reefs, *Mar. Geol.* 12 (1972) 123–140.
- [9] Jones N.S., Marine bottom communities, *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* 25 (1950) 283–313.
- [10] Lewis J.B., Processes of organic production on coral reefs, *Biol. Rev.* 52 (1977) 305–347.
- [11] Massé H., Quantitative investigations of sand bottom macrofauna along the Mediterranean northwest coast, *Mar. Biol.* 15 (2) (1972a) 209–220.
- [12] Massé H., Contribution à l'étude de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux des côtes de Provence, VI. Données sur la biologie des espèces, *Téthys* 4 (1) (1972b) 63–84.
- [13] Massé H.L., Conséquences à long terme de travaux d'aménagements littoraux sur la macrofaune des sables fins de deux stations de la baie du Prado (Méditerranée nord-occidentale, golfe de Marseille), *Vie Milieu* 48 (2) (1998) 79–87.
- [14] Medernach L., Grémare A., Comparaison de méthodes d'évaluation de la production secondaire d'une population de l'annélide polychète *Ditrupa arietina* (O.F. Müller) *Oceanol. Acta* 3 (1999) 337–352.
- [15] Milliman J.D., Production and accumulation of calcium carbonate in the ocean: budget of a non steady state, *Global Biogeochem. Cycles* 7 (1993) 927–957.
- [16] Moore H.B., An estimate of carbonate production by macrobenthos in some tropical soft-bottom communities, *Mar. Biol.* 17 (1972) 145–148.
- [17] Pérès J.-M., Les biocoenoses benthiques dans le système phytal, *Rec. Trav. Stn. Mar. Endoume* 42 (58) (1967) 3–113.
- [18] Petersen C.G.J., The animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeography, *Rep. Dan. Biol. Stn.* 21 (1913) 1–44.
- [19] Reys J.-P., Analyse statistique de la microdistribution des espèces benthiques de la région de Marseille, *Téthys* 3 (1971) 381–403.
- [20] Richards N.J., Richards S.W., Effect of decalcification procedures on the dry weights of benthic invertebrates, *Limnol. Oceanogr.* 10 (1965) 469–471.
- [21] Scoffin T.P., The environments of production and deposition of calcareous sediments on the shelf west of Scotland, *Sed. Geol.* 60 (1988) 107–124.
- [22] Smith S.V., Production of calcium carbonate on the mainland shelf of southern California, *Limnol. Oceanogr.* 17 (1972) 28–41.
- [23] Smith S.V., Carbon dioxide dynamics: a record of organic carbon production, respiration and calcification in the Eniwetok reef flat community, *Limnol. Oceanogr.* 18 (1973) 106–120.
- [24] Thorson G., Bottom communities (sublittoral or shallow shelf), *Geol. Soc. Amer. Memoir.* 67 (1) (1957) 461–534.
- [25] True M.A., Étude quantitative de quatre peuplements sciaphiles sur substrat rocheux dans la région marseillaise, *Bull. Inst. Océanogr. Monaco* 69 (1401) (1970) 1–48.
- [26] Walsh J.J., Importance of the continental margins in the marine biogeochemical cycling of carbon and nitrogen, *Nature* 350 (1991) 53–55.
- [27] Zar J.H., *Biostatistical analysis*, Prentice Hall Internat. (1984) 718 p.