

Croissance
Crinoïdes
Échinodermes
Écologie abyssale
Growth
Crinoidea
Echinodermata
Deep-sea ecology

Modalités particulières de croissance liées au milieu abyssal chez les Bathyrcrinidae (Échinodermes, Crinoïdes pédonculés)

A. Duco^a, M. Roux^{ab}

^a Laboratoire associé au CNRS n° 11, Paléontologie Stratigraphique et Paléocéologie, Département des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard, 69622 Villeurbanne Cedex.

^b Adresse actuelle : Département d'Études Océaniques, Centre Océanologique de Bretagne, BP n° 337, 29273 Brest Cedex.

Reçu le 4/5/81, révisé le 1/6/81, accepté le 5/6/81.

RÉSUMÉ

— La croissance individuelle de l'espèce abyssale de Mer de Norvège *Bathyrcrinus carpenteri* (Échinodermes, Crinoïdes pédonculés) est analysée. Deux stades de développement apparaissent : le premier est dépourvu de stries de croissance, le second montre une succession de poussées de croissance entrecoupées de périodes de ralentissement ou d'arrêt de croissance soulignées par des stries observables en radiographie. L'apparition de stries de croissance indiquerait la maturité sexuelle, bien que la gamétogenèse puisse être continue comme chez la plupart des espèces abyssales. Dans l'hypothèse de poussées de croissance annuelles liées à des apports trophiques saisonniers, le spécimen le plus âgé analysé aurait entre 10 et 15 ans. Ce résultat est en accord avec une précédente estimation d'âge effectuée sur une autre espèce de crinoïde pédonculé du Golfe de Gascogne. Il contraste avec l'idée de taux de croissance très faibles en milieu abyssal. Le benthos abyssal pourrait présenter diverses stratégies de croissance en relation avec le mode de nutrition, les animaux suspensivores comme les Crinoïdes étant particulièrement sensibles aux variations du flux particulaire organique. —

Oceanol. Acta, 1981, 4, 4, 389-393.

ABSTRACT

Special mode of growth of Bathyrcrinidae
(Echinodermata, stalked crinoidea)
in relation to the deep-sea environment.

— An analysis of the individual growth of the deep-sea stalked crinoid of the Norwegian Sea, *Bathyrcrinus carpenteri* (Echinodermata) is discussed. Two growth stages appear: the first one is without growth lines, the second shows a succession of growth lines due to cessation or slowing down of growth between growth cycles. X ray photographs reveal growth lines within the ossicles of the stalk. The onset of gonad development would be correlated with the first appearance of growth lines, although gametogenesis could be continuous, as in most deep-sea species. A hypothesis of annual growth rings and seasonal nutritive flux implies that the oldest specimen analyzed would be from 10 to 15 years old, in agreement with a previous estimate for the isocrinid stalked crinoid *Annacrinus wyvillethomsoni* from the bathyal slope of the Bay of Biscay. This contrasts with other results supporting the idea of very slow growth rate of deep-sea species. Deep-sea benthic animals could show several growth strategies closely allied to the mode of nutrition, suspension feeders such as stalked crinoids being especially dependent on changes in nutritive current flow. —

INTRODUCTION

La vitesse et la stratégie de croissance en milieu abyssal sont encore mal connues. La réalisation de mesures directes de la croissance en dehors de la zone littorale se heurte à des coûts élevés et à des difficultés techniques souvent insurmontables. Ainsi développe-t-on des analyses indirectes fondées sur l'enregistrement des rythmes et des modalités de croissance par les parties dures des êtres vivants (Rhoads, Lutz, 1980). Les rares travaux existant sur les invertébrés abyssaux portent sur les Bivalves. Rhoads et Panella (1970) ont signalé des alternances de bandes sombres (riches en matière organique : croissance supposée lente) et de bandes claires (matière organique plus diluée : croissance supposée plus rapide) sur des coquilles de *Nucula cancellata* et de *Mellita* sp. prélevées par 4970 m de fond. La première tentative pour déterminer l'âge des espèces abyssales a été menée par Turekian et al. (1975) sur une petite coquille de l'espèce *Tindaria callistriformis* vivant par 3800 m de fond. L'analyse radiométrique indiquerait que ce spécimen serait centenaire et que les zones de croissance pourraient être annuelles. Une tentative similaire a été menée sur les coquilles géantes de l'environnement très particulier des sources hydrothermales océaniques (Turekian et al., 1979) : l'estimation donnerait un âge compris entre 3,5 et 11,5 ans. Bien qu'il soit toujours fait référence à une concordance avec le nombre de stries (ou de zones) de croissance, ces témoins directs de la croissance n'ont pas été analysés et de plus la méthode de datation ne paraît pas d'une fiabilité satisfaisante (Jumars et Gallagher, sous presse). Sur les coquilles des sources hydrothermales océaniques, les variations des rapports isotopiques de l'oxygène et du carbone (Killingley et al., 1980) ne peuvent démontrer l'existence de cycles annuels (Fatton, Roux, 1981). Par ailleurs, l'analyse modale de populations abyssales (Schoener, 1968; Rokop, 1974 et 1975; Lightfoot et al., 1979) met essentiellement en évidence d'éventuels rythmes annuels de recrutement, mais il est prudent de ne pas en tirer de conclusion trop précise quant aux rythmes de croissance. La croissance individuelle des invertébrés abyssaux n'a pas encore fait l'objet d'analyse précise.

Les Échinodermes, pourtant largement représentés sur les fonds abyssaux, n'ont pas encore été étudiés sous cet angle. Parmi eux, les Crinoïdes pédonculés ont montré des stries de croissance nettes même en milieu profond (Macurda, Meyer, 1976; Roux, 1977). Nous avons donc engagé une étude détaillée des modalités de croissance des Bathyrcrinidae et particulièrement des genres *Monachocrinus* et *Bathyrcrinus* dont la plupart des espèces vivent par des profondeurs dépassant 2000 m.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Trois espèces ont été examinées. Deux proviennent de l'Atlantique Nord-Est : *Bathyrcrinus gracilis* et *Monachocrinus recuperatus*. Une troisième est localisée en Mer de Norvège : *Bathyrcrinus carpenteri*. Le matériel a été recueilli lors des campagnes Norbi, 1975 (Dahl et al., 1976) et Incal, 1976, à bord du N/O Jean Charcot. Nous

limiterons ici à l'analyse précise de deux spécimens de *Bathyrcrinus carpenteri* choisis au sein d'une population récoltée par 2 615 m de fond dans le bassin de Norvège à la station 1 de la campagne Norbi (64°24,3'N-01°43,9'E). L'un (CP01-46B) est un spécimen jeune dont le pédoncule comporte 74 articles (columnales) et dont le diamètre à la base de la coupe dorsale mesure 0,65 mm. L'autre (CP01-23C) est un spécimen nettement plus âgé qui possède 101 columnales et dont le diamètre à la base de la coupe dorsale est de 0,75 mm. Ils représentent deux stades de croissance distincts observés sur l'ensemble du matériel. L'analyse détaillée de tous les spécimens des campagnes Incal et Norbi fait l'objet d'un travail en cours (Duco, en prép.).

Chaque spécimen a été radiographié. Un film haute résolution (Kodak, SO-343) permet d'observer sur les radiographies des détails microstructuraux compris entre 5 et 10 μ . Cette technique, tout en conservant les spécimens intacts, met en évidence les stries de croissance et les stades ontogénétiques enregistrés au sein des ossicules, rendant ainsi possible une biométrie individuelle particulièrement précise (Roux, 1977). Par ailleurs, une étude au microscope électronique à balayage a permis de préciser la micromorphologie, la microstructure et l'ontogénie des articulations entre les columnales de chaque espèce. Ainsi, une meilleure interprétation des radiographies est possible.

Chez les Crinoïdes, il convient de distinguer deux aspects de la croissance du squelette (Roux, 1978) : le développement de chacun des ossicules d'une part, le développement de l'organe auquel ils appartiennent (bras ou pédoncule) où interviennent des phénomènes de régulation morpho-fonctionnels d'autre part. Au cours de la croissance de l'organe, les nouveaux articles apparaissent à l'extrémité distale des bras et des pinnules et au niveau de l'insertion du pédoncule sur la coupe dorsale. La croissance propre de chaque ossicule dépend de sa position au sein de l'organe au fur et à mesure qu'il s'éloigne de la coupe dorsale, ainsi que des processus ontogéniques qui contrôlent le perfectionnement morpho-fonctionnel. Tout au long du pédoncule tend à s'établir un équilibre entre les ossicules qui permet d'assurer au mieux la fonction de substantiation de la couronne de bras. Ainsi à chaque stade de croissance du pédoncule correspond un profil d'équilibre de l'ensemble des ossicules (profil de croissance). Un paramètre donné pris sur chaque ossicule est mesuré tout au long de l'organe, ce qui permet d'établir un profil de croissance pour ce paramètre. La fréquence des autotomies et des régénérations au niveau des bras ne permet pas d'appréhender les modalités de la croissance d'un individu tout au long de sa vie. En revanche, cela devient possible dans le cas des pédoncules des Bathyrcrinidae dont les régénérations semblent exceptionnelles.

Chez les genres *Bathyrcrinus* et *Monachocrinus*, le pédoncule est xénomorphe (fig. 1). Il comporte trois parties distinctes morphologiquement à partir de la coupe dorsale : la proxistèle aux columnales discoïdes, « embryonnaires », la mésistèle aux columnales nettement plus hautes que larges et la distèle aux columnales aussi hautes que larges et présentant des facettes

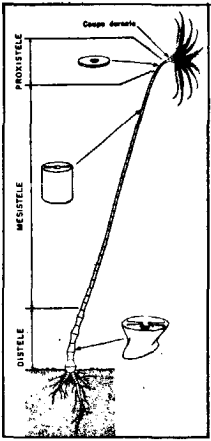


Figure 1
Morphologie d'un crinoïde pédonculé du genre *Bathyrcrinus*.
Morphology of the stalked crinoid genus *Bathyrcrinus*.

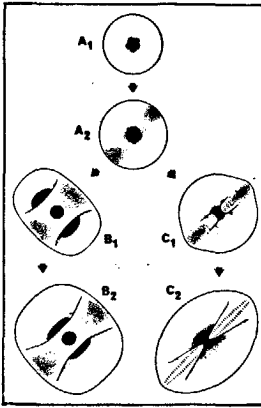


Figure 2
Ontogénie des articulations du pédoncule chez les genres *Bathyrcrinus* et *Monachocrinus*. A, stades initiaux dans la proxistèle; B, processus ontogénique dans la mesistèle; C, processus ontogénique dans la dististèle.
Ontogeny of stalk joints of the genera *Bathyrcrinus* and *Monachocrinus*. A, Early stages in the proxistele. B, ontogenic process in the mesistele. C, ontogenic process in the dististele.

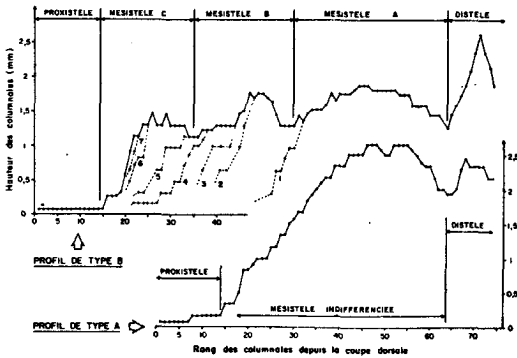


Figure 3
Profils de croissance des colonnales le long du pédoncule chez *Bathyrcrinus carpenteri*. Type A, jeune spécimen CP01-46B; type B: spécimen âgé CP01-23C.
Curve of columnal growth along the stalk of *Bathyrcrinus carpenteri*. Type A, young specimen CP01-46B; type B, old specimen CP01-23C.

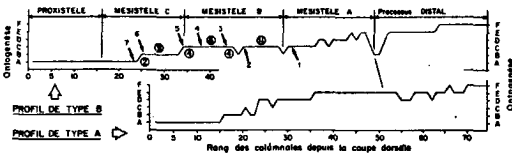


Figure 4
Succession des stades ontogéniques des articulations le long du pédoncule chez *Bathyrcrinus carpenteri* (mêmes spécimens que fig. 3). De A à F : stades successifs du perfectionnement morpho-fonctionnel des articulations.
Serie of ontogenic stages of joints along the stalk of *Bathyrcrinus carpenteri* (same specimens in Fig. 3). From A to F : progress in morphofunctional organization of stalk joints.

RÉSULTATS

Le profil de croissance du spécimen le plus jeune (profil de type A, fig. 3) présente les caractéristiques générales observées classiquement sur un pédoncule de *Bathycrinidae* (Roux, 1977) : la hauteur des columnales reste d'abord faible (proxistèle), puis croît rapidement (début de la mésistèle), pour se stabiliser ensuite bien qu'étant affectée de variations notables (mésistèle); enfin dans la dernière partie (distèle), les columnales suivent un développement particulier. En fait, l'ensemble de la proxistèle et de la mésistèle correspond à un profil d'équilibre résultant d'une régulation de la croissance et de l'ontogénie des columnales permettant d'assurer de manière optimale les impératifs morpho-fonctionnels du pédoncule à ce niveau.

Le profil de croissance du spécimen le plus âgé (profil de type B, fig. 3) est plus compliqué et très particulier : la mésistèle comporte trois secteurs paraissant correspondre, en première analyse, à trois poussées de croissance. En fait, la reconstitution des profils de croissance successifs, à partir des stries de croissance des columnales observées en radiographie, montre 7 à 8 périodes de croissance. Le plus ancien profil (profil 1) se raccorde au secteur distal de la mésistèle et offre ainsi un aspect très semblable au profil de type A. Les quatre suivants se raccordent à la partie médiane de la mésistèle. La portion proximale (la plus récente) n'en présente que deux. L'espacement entre les profils successifs est très variable (fig. 4). Il est le plus large lors du passage d'une portion à l'autre de la mésistèle (1-2 et 5-6). Il semble que les profils 2 et 6 correspondent à des poussées de croissance nettement plus importantes que les autres.

Le long du pédoncule la succession logique des stades ontogéniques atteints par les columnales montre de nombreuses irrégularités (fig. 3). La principale correspond à l'existence d'un processus ontogénique distal distinct de celui de la mésistèle. Elle est nettement plus marquée sur le spécimen le plus âgé. Vue sous cet angle, la limite mésistèle-distèle se situerait à un niveau plus proximal qu'en se référant à la hauteur des columnales. Au niveau de la mésistèle, les irrégularités de développement ontogénique sont moins fréquentes sur le spécimen jeune que sur le plus âgé. Chez ce dernier, il ne paraît pas y avoir de corrélation entre les étapes de la croissance et ces anomalies apparentes (sauf peut-être au niveau du profil 2, bien que la relation puisse être fortuite). Dans l'ensemble la succession logique des étapes du perfectionnement morpho-fonctionnel des columnales est, pour chaque processus ontogénique, relativement bien régulée le long du pédoncule; les irrégularités sont simplement attribuables à la variabilité, parfois sensible, du développement individuel de chaque columnale.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Le développement individuel de *Bathycrinus carpenteri* passe donc par deux grandes phases. La première se

traduit au niveau du pédoncule par un profil de croissance de type A correspondant à la mésistèle A du profil de type B (fig. 3). Les columnales ne présentent alors aucune strie, la croissance semble continue. La seconde (mésistèles B et C du profil de type B) est caractérisée par un développement plus irrégulier marqué par des périodes successives de croissance, au cours desquelles s'établissent des profils d'équilibre n'affectant que la partie proximale de la mésistèle, entrecoupées de périodes de ralentissement ou d'arrêt de croissance (stries).

Diverses hypothèses peuvent être avancées en fonction de l'interprétation donnée à l'apparition des stries de croissance. Classiquement celles-ci résultent soit de modifications des conditions de milieu, soit d'une gamétogenèse cyclique. En milieu abyssal, les paramètres physico-chimiques de l'environnement sont dans l'ensemble stables. Le seul facteur susceptible d'avoir une influence directe sur la variation du taux de croissance correspond aux apports nutritifs nouveaux (flux particulière) dans un milieu pauvre. Les crinoïdes pédonculés, animaux suspensivores particulièrement efficaces, sont donc sensibles aux variations du flux particulière. Il est raisonnable de penser que chaque poussée de croissance est liée à une augmentation du flux particulière. Celle-ci peut avoir deux origines. L'une, à caractère accidentel, fait intervenir l'existence de courants de turbidité susceptibles d'apporter dans les abysses des particules organiques détritiques provenant de plus faibles profondeurs et des bordures continentales. L'autre origine, plus probable, est liée aux variations cycliques de la production planctonique de surface. Le transfert de particules organiques de la surface vers les fonds abyssaux est très mal connu, néanmoins des variations saisonnières d'apports trophiques à grande profondeur ayant cette origine ont été signalées (Deuser, Ross, 1980). En Mer de Norvège, une rythmicité annuelle de telles variations paraît une hypothèse vraisemblable. L'influence d'une gamétogenèse cyclique sur la croissance ne se produit qu'à la maturité du spécimen. Or, sur nos spécimens, les stries de croissance n'apparaissent qu'à un stade avancé du développement individuel qui pourrait correspondre à celui de la maturation sexuelle. Ainsi le spécimen présentant un profil de croissance de type A (fig. 3) serait immature. Si la maturité sexuelle semble donc avoir pour conséquence une croissance irrégulière, voire cyclique, cela ne constitue pas une preuve de l'existence d'une gamétogenèse cyclique chez *Bathycrinus carpenteri*. A propos d'un problème légèrement différent, Tyler et Gage (1979 et 1980) aboutissent à une constatation analogue : bien que le recrutement des populations d'*Ophiura ljunghmani* du bassin de Rockall soit annuel, la gamétogenèse semble plus ou moins continue. En fait, compte tenu de la pauvreté du milieu abyssal en apports trophiques, les individus matures peuvent présenter une vulnérabilité plus grande aux irrégularités de ces apports d'où ils puisent l'énergie nécessaire à leur croissance et à leur reproduction. L'entretien d'une gamétogenèse continue implique alors des irrégularités de croissance reflétant celles des apports trophiques.

Il est intéressant de tenter d'estimer l'âge de ces crinoïdes dans l'hypothèse de poussées de croissance annuelles à partir de la maturité sexuelle. La période immature peut être estimée entre 3 et 6 ans au moins puisque certaines Comatules des eaux froides antarctiques resteraient à l'état de larve pentacrine 2 à 3 ans avant leur principale phase de croissance (Fell, 1966). Le spécimen le plus âgé de *B. carpenteri* analysé ici aurait alors un âge compris entre 10 et 15 ans. Il est surprenant de constater que cette estimation aboutit à un âge très proche de celui estimé à partir de l'analyse détaillée d'une population d'un autre crinoïde pédonculé, la Pentacrine *Annacrinus wyvillethomsoni*, du talus bathyal du Golfe de Gascogne (Roux, 1976). Ces valeurs contrastent avec l'estimation par une méthode radiométrique (mais sans analyse des modalités de croissance) d'un âge centenaire pour un petit bivalve abyssal avec une maturité sexuelle qui ne serait atteinte que vers 50 ou 60 ans (Turekian *et al.*, 1975). La longévité des Échinodermes abyssaux ne semble donc pas exceptionnellement supérieure à celle des formes littorales. Pourquoi n'en serait-il pas ainsi chez les Bivalves? En revanche, il est probable qu'en milieu abyssal, les poussées de croissance sont relativement plus brèves, entrecoupées de longues périodes à activité métabolique nettement plus basse, alors qu'en milieu littoral, le plus souvent, de brèves périodes de gamétogenèse (stries) interrompent une croissance moyenne relativement élevée. Nous soulignons une nouvelle fois que l'existence de poussées annuelles de croissance reste une hypothèse à confirmer en milieu profond bien qu'elle s'accorde assez bien avec diverses observations et analyses. L'importance très variable des

intervalles de croissance chez *B. carpenteri* pourrait être interprétée comme allant à l'encontre de cette idée, mais elle peut refléter l'existence d'apports nutritifs quantitativement très variables d'une année sur l'autre. D'après les figures de Bouchet et Waren (1979), les zones de croissance ne semblent pas toujours régulières chez les Bivalves abyssaux recueillis lors de la campagne Norbi.

La recherche d'éventuelles corrélations entre les rythmes de croissance des Bathyrynidae et ceux des Bivalves récoltés dans les mêmes stations est projetée.

Le type de croissance mis en évidence chez *Bathyrinus carpenteri* en Mer de Norvège, se retrouve chez *B. gracilis* dans le Golfe de Gascogne et très probablement aussi chez les spécimens de *B. aldrichianus* du Golfe de Guinée décrits très précisément par Macurda et Meyer (1976). En revanche, chez *Monachocrinus recuperatus* nous n'avons observé que des profils de croissance de type A; mais nous ne disposons que de quelques spécimens peut-être encore immatures. L'étude des nombreux spécimens de *B. carpenteri* recueillis dans différentes stations de la Mer de Norvège devrait permettre de mieux préciser les interprétations liées aux facteurs écologiques. Néanmoins, il faut d'ores et déjà souligner que ces modalités particulières de croissance semblent très liées au contexte écologique abyssal. Elles sont peut-être aussi en relation avec le mode de nutrition suspensivore des crinoïdes, les animaux limivores fouisseurs, par exemple, peuvent éventuellement développer une stratégie de croissance différente, moins dépendante des variations saisonnières ou aléatoires en apports trophiques nouveaux.

RÉFÉRENCES

- Bouchet P., Waren A., 1979. The abyssal molluscan fauna of the Norwegian Sea and its relation to other faunas, *Sarsia*, **64**, 211-243.
- Dahl E., Laubier L., Sibuet M., Strömberg J. O., 1976. Some quantitative results on benthic communities of the deep Norwegian Sea. *Astarte*, **9**, 61-79.
- Deuser W. G., Ross E. H., 1980. Seasonal change in the flux of organic carbon to the deep Sargasso Sea. *Nature*, **283**, 364-365.
- Duco A. (en préparation). Croissance et ontogenèse des Crinoïdes pédonculés abyssaux (genres *Bathyrinus* et *Monachocrinus*).
- Fatton E., Roux M., 1981. Modalités de croissance et microstructure de la coquille de *Calyptogena* (Vesicomysidae, Lamellibranches) en relation avec les sources hydrothermales océaniques. *C. R. Acad. Sci. Paris*, sér. 3, **292**, 55-58.
- Fell H. B., 1966. Ecology of Crinoids, in: *Physiology of Echinodermata*, édité par Booloottian, Interscience, New York, 49-62.
- Jumars P. A., Gallagher E.D. (sous presse). Deep-sea community structure: three plays on the benthic proscenium, in: *Ecosystem processes in the deep ocean*, édité par Ernst et Morin, Prentice-Hall, New-York.
- Killingley J. S., Berger W. H., Mac Donald K. C., Newman W. A., 1980. $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ variations in deep-sea carbonate shells from the Rise hydrothermal field. *Nature*, **287**, 218-221.
- Lightfoot R. H., Tyler P. A., Gage J. D., 1979. Seasonal reproduction in deep-sea bivalves and brittlestars, *Deep-Sea Res.*, **26**, 8A, 967-973.
- Macurda D. B., Meyer D. L., 1976. The morphology and life habits of the abyssal crinoid *Bathyrinus aldrichianus* Wyville-Thomson and its paleontological implications, *J. Paleontol.*, **50**, 647-667.
- Rhoads D. C., Pannella G., 1970. The use of Molluscan shell growth patterns in ecology and paleoecology, *Lethaia*, **3**, 143-161.
- Rhoads D. C., Lutz R. A., 1980. Skeletal growth of aquatic organisms. Biological records of environmental change, in: *Topics in paleobiology*, Plenum Press, New York-London, 1, 1-750.
- Rokop F. J., 1974. Reproductive patterns in the deep-sea benthos, *Science*, **186**, 743-745.
- Rokop F. J., 1975. Breeding patterns in the deep sea, *Ph. D. Dissert.*, Univ. California, San Diego, 1-174.
- Roux M., 1976. Aspects de la variabilité et de la croissance au sein d'une population de la Pentacrine actuelle: *Annacrinus wyvillethomsoni* Jeffreys (Crinoidea), *Thalassia Yugosl.*, **12**, 307-319.
- Roux M., 1977. Les Bourgueticrinina (Crinoidea) recueillis par la « Thalassa » dans le Golfe de Gascogne: anatomie comparée des pédoncules et systématique, *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Paris*, sér. 3, *Zool.*, **426**, 325-384.
- Roux M., 1978. Ontogénèse et évolution des Crinoïdes pédonculés depuis le Trias. Implications océanographiques, *Univ. Paris XI, Thèse* 2082, 1-167.
- Schoener A., 1968. Evidence for reproductive periodicity in the deep-sea. *Ecology*, **49**, 1, 81-87.
- Turekian K. K., Cochran J. K., Nozaki Y., 1979. Growth rate of a clam from the Galapagos rise hot spring field using natural radionuclide ratios, *Nature*, **280**, 385-387.
- Turekian K. K., Cochran J. K., Kharkar D. P., Cerrato R. H., Valsmys J. R., Sanders H. L., Grassle J. F., Allen J. A., 1975. Slow growth rate of a deep-sea clam determined by ^{226}Ra chronology, *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, **72**, 7, 2829-2832.
- Tyler P. A., Gage J. D., 1979. Reproductive ecology of deep-sea Ophiuroids from the Rockall Trough, in: *Cyclic phenomena in marine plants and animals*, edited by E. Naylor et R. G. Hartnoll, Pergamon Press, Oxford, New York, 215-222.
- Tyler P. A., Gage J. D., 1980. Reproduction and growth of the deep-sea brittle star *Ophiura Jungmani* (Lyman), *Oceanol. Acta*, **3**, 2, 177-185.