

9-1-1998

Mesures directes et modélisation de la croissance rapide d'un crinoïde pédonculé bathyal au large des Bahamas (Direct Measurement and Inferred Model of Rapid Growth in a Bathyal Stalked Crinoid from Bahamas Islands)

Jérôme David

Universite de Reims - France

Charles G. Messing

Nova Southeastern University, messingc@nova.edu

Tomasz K. Baumiller

University of Michigan - Ann Arbor

Nadia Améziane

Muséum national d'Histoire naturelle - Paris, France

Michel Roux

Follow this and additional works at: https://nsuworks.nova.edu/occ_facarticles

 Get more information about Nova Southeastern University and the Halmos College of Natural Sciences and Oceanography. Part of the [Marine Biology Commons](#), and the [Oceanography and Atmospheric Sciences and Meteorology Commons](#)

Recommended Citation

David, Jérôme, Charles G. Messing, Tomasz K. Baumiller, Nadia Améziane, and Michel Roux. "Mesures directes et modélisation de la croissance rapide d'un crinoïde pédonculé bathyal au large des Bahamas." *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series III-Sciences de la Vie* 321, no. 9 (1998): 771-775.

This Article is brought to you for free and open access by the Department of Marine and Environmental Sciences at NSUWorks. It has been accepted for inclusion in Marine & Environmental Sciences Faculty Articles by an authorized administrator of NSUWorks. For more information, please contact nsuworks@nova.edu.

Mesures directes et modélisation de la croissance rapide d'un crinoïde pédonculé bathyal au large des Bahamas

Direct measurement and inferred model of rapid growth in a bathyal stalked crinoid from Bahamas Islands

Jérôme David^a, Charles G. Messing^b, Tomasz K. Baumiller^c, Nadia Améziane^{d*}, Michel Roux^a

^a Laboratoire des sciences de la terre, E.A. 2062, université de Reims, 2, esplanade Roland-Garros, 51100 Reims, France

^b Nova Southeastern University Oceanographic Center, 8000 North Ocean Drive, Dania, FL 33004, États-Unis

^c Department of Geological Sciences, Museum of Paleontology, University of Michigan, 1109 Geddes Road, Ann Arbor, MI 48109-1079, États-Unis

^d Laboratoire de biologie des invertébrés marins et malacologie, Muséum national d'histoire naturelle, URA 699 du CNRS, 75005 Paris, France

(Reçu le 19 mars 1998, accepté après révision le 20 juillet 1998)

Abstract – Several specimens of the isocrinid crinoid *Neocrinus decorus* were collected from a depth of 420 m off Bahamas Islands with the research submersible Johnson Sea Link. To study growth rates, these specimens were tagged, deployed and then recovered 250 days later. The average growth rate of stalk length is 10.8 cm.year⁻¹ with a maximum value at 14.3 cm.year⁻¹. These results allow us to propose a model of growth and regeneration for stalked crinoids in which the energy allocation is modulated through time to the arms and the stalk. Following arm autotomy, in order to re-establish optimum filtration capacity, the animal allocates most of its growth to the crown. (© Académie des sciences / Elsevier, Paris.)

growth / ecology / bathyal / stalked crinoids / echinodermata

Résumé – À l'aide du sous-marin de recherche Johnson Sea Link, des spécimens de la pentacrine *Neocrinus decorus* vivant au large des Bahamas par 420 m de profondeur ont été marqués, replacés puis récupérés 250 j plus tard. La vitesse moyenne de croissance en longueur du pédoncule est de 10,8 cm/an avec une valeur maximum de 14,3 cm/an. Les résultats amènent à proposer un modèle de croissance et de régénération avec modulation de l'énergie allouée à la croissance des bras et du pédoncule. Une priorité est donnée à la restauration des capacités optimales de filtration en cas d'autotomies au sein de la couronne brachiale. (© Académie des sciences / Elsevier, Paris.)

croissance / écologie / bathyal / crinoïdes pédonculés / échinodermes

Abridged version (see p. 774)

Note présentée par Lucien Laubier

*Correspondance et tirés à part

Courriel : cominard@mnhn.fr

1. Introduction

Les difficultés d'accès au domaine bathyal et abyssal font que les informations directes sur la vitesse de croissance du benthos sont rares. En dehors du cas des communautés chimiosynthétiques des sources hydrothermales de la dorsale du Pacifique oriental [1-3], une seule observation directe in situ a été effectuée en milieu abyssal classique dans l'Atlantique Nord-Est [4]. Ces quelques données indiquent que le potentiel de croissance du benthos abyssal peut être beaucoup plus important qu'il n'était classiquement admis jusqu'à la fin des années 1970 [5].

Localement, des suspensivores efficaces comme les crinoïdes pédonculés sont un maillon majeur dans la chaîne alimentaire photosynthétique de l'océan profond. Leur vitesse de croissance est susceptible d'être un bon indicateur des potentialités énergétiques issues du flux sestonique. Les indications fournies par l'accumulation de sables crinoïdiques [6], par les stries annuelles de croissance de l'espèce norvégienne *Bathycrinus carpenteri* [7] et par les variations du $\delta^{18}\text{O}$ le long du pédoncule de l'espèce japonaise *Metacrinus rotundus* [8], suggèrent que les vitesses de croissance de ces animaux sont susceptibles d'être rapides. Nous présentons ici les résultats de la première expérience in situ visant à quantifier et modéliser la croissance d'un crinoïde pédonculé en domaine bathyal.

2. Réalisation de l'expérience et résultats

L'expérience dont les résultats préliminaires ont été signalés par l'un de nous [9], a été menée par 420 m de profondeur au large des Bahamas, au nord-est du détroit de Floride, sur le site de « Ridge Crest » (26° 37' N - 78° 59' W) qui abrite une des plus belles prairies de Pentacrinus connues dans l'océan actuel [10]. À l'aide du sous-marin Johnson Sea Link (H.B.I.O.), huit spécimens de l'espèce *Neocrinus decorus* ont été prélevés par aspiration le 10 août 1993 et remontés en surface à bord du R/V Edwin Link. Placés en chambre froide pour éviter un stress thermique, ils ont été marqués avec des bagues de différentes couleurs dans la partie proximale du pédoncule (figure 1). Un code de couleurs a permis d'identifier chaque individu et de délimiter la zone du pédoncule dont la croissance sera mesurée. Lors de la plongée suivante, les individus marqués ont été replacés sur le site au sein de la population. Le 17 avril 1994, soit 250 j plus tard, sept spécimens (numérotés de A à G) sur les huit bagués ont été retrouvés et prélevés définitivement.

La croissance du pédoncule se fait à son extrémité proximale par adjonction de nouvelles pièces (columna-

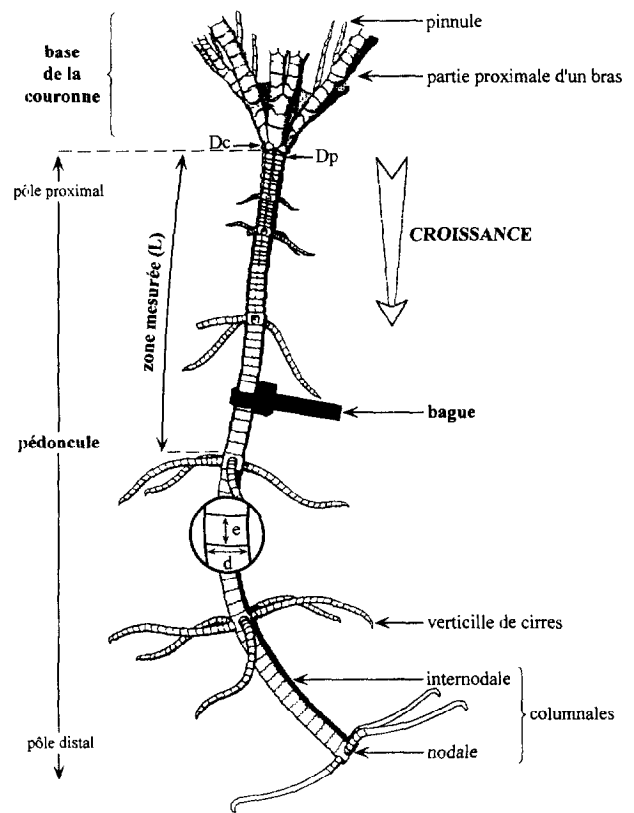


Figure 1. Morphologie générale de *Neocrinus decorus* et paramètres mesurés.

Dc = diamètre de la base de la couronne, Dp = diamètre proximal du pédoncule, e = épaisseur des columnales, d = diamètre des columnales.

les), par augmentation de leur épaisseur (e) et de leur diamètre (d) jusqu'à une valeur proche de celle du diamètre du cercle de basales (Dc), et par le développement des cirres au niveau des pièces nodales (figure 1). Une bague a donc été placée dans la zone où les columnales ont terminé leur croissance en épaisseur et où le nombre d'inter-nodales entre deux nodales est acquis. La distance entre la base de la coupe dorsale et la première nodale située sous cette bague a été mesurée lors de la pose des bagues (longueur initiale : Li), puis à la fin de l'expérience (longueur finale : Lf) pour en déduire la croissance en longueur du pédoncule (Lf-Li).

Après cette expérience, les spécimens ont fait l'objet d'une étude biométrique détaillée. La croissance a pu ainsi être exprimée en volume, valeur considérée comme proportionnelle à la quantité d'énergie captée et qui permet de raisonner en terme d'allocation d'énergie. La quantité de nourriture captée par le crinoïde dépend principalement de la longueur (Lb) et du nombre (Nb) des bras qui constituent le panache de filtration ouvert en travers du courant. Nous nous référerons à un indice de filtration simplifié ($= Lb \times Nb$). Le cercle de plaques à la base de la coupe dorsale est permanent et n'est pas soumis aux régé-

nérations qui affectent fréquemment la couronne. Son diamètre (D_c) sert donc de référence par rapport à celui de l'extrémité proximale du pédoncule (D_p) qui varie en fonction des poussées de croissance du pédoncule et des phases de régénération des bras. La croissance en longueur du pédoncule s'avère prioritaire par rapport à celle de D_p en cas de limitation de l'énergie disponible. Le rapport entre ces deux diamètres (D_c/D_p) nous sera utile pour identifier un éventuel retard de croissance du pédoncule, affectant D_p .

Le tableau 1 fournit les principaux résultats de l'expérience de croissance. La vitesse de croissance en longueur du pédoncule des spécimens A à F est comprise entre 9,3 et 14,3 cm/an (moyenne : 10,8 cm/an), ce qui correspond à une croissance en volume de 0,77 à 1,07 cm³/an. Bien que le spécimen le plus jeune (E) présente la plus forte croissance en longueur, sa croissance en volume reste dans la moyenne. L'écart de taille entre les spécimens étudiés n'est pas suffisant pour déceler une éventuelle corrélation entre la vitesse de croissance et l'âge. La meilleure corrélation est celle qui lie la croissance en volume du pédoncule et l'indice de filtration de la couronne ($r = 0,85$). Le spécimen G a probablement subi un stress lors des manipulations. En effet, il a autotomisé sa couronne de bras au niveau des secondes divisions brachiales suite à sa réimplantation in situ. En 250 j, la régénération de ses bras a atteint une longueur de 3,1 cm, soit une vitesse de croissance de 4,5 cm/an, tandis que la longueur du pédoncule ne s'est accrue que de 0,8 cm.

Tableau 1. Vitesse de croissance du pédoncule en longueur et en volume, mesurée durant l'expérience et extrapolée sur un an.

Individus	A	B	C	D	E	F	G
Longueur initiale (L_i) (cm)	8	5,2	5,5	6,5	4,3	3,8	3,4
Longueur finale (L_f)	14,4	12,1	12	14	14,1	11	4,2
$L_f - L_i$ (250 j)	6,4	6,9	6,5	7,5	9,8	7,2	0,8
$L_f - L_i$ (365 j)	9,3	10,1	9,5	11	14,3	10,5	1,2
Volume produit (250 j) (cm ³)	0,62	0,61	0,73	0,64	0,72	0,53	0,06
Volume produit (365 j)	0,91	0,89	1,07	0,93	1,05	0,77	0,09

Les spécimens A, B et D sont caractérisés par un rapport D_c/D_p faible, contrairement aux spécimens C, E et F qui accusent un retard de la croissance du pédoncule par rapport à celle de la couronne ($D_c/D_p > 1,3$). Le spécimen G dont la couronne débute sa régénération présente un rapport D_c/D_p intermédiaire.

3. Interprétation et discussion

Amemiya et Oji [11] ont observé la régénération de la couronne de bras d'un individu de *Metacrinus rotundus* placé en aquarium et qui s'était autotomisé à la jonction basales/radiales. La vitesse de régénération des bras extrapolée à partir des deux premiers centimètres observés fut de 6,2 cm/an. Pour notre spécimen G de *Neocrinus deco-*

rus, la longueur des bras régénérés est de 3,1 cm, soit une vitesse de 4,5 cm/an. L'ordre de grandeur est le même compte tenu de la morphologie plus gracile de *N. decorus*. Lors de l'expérience d'Amemiya et Oji [11], la régénération des bras se fait aux dépens de la partie proximale du pédoncule avec une très forte augmentation du rapport D_c/D_p . Cet effet n'a pas été observé sur notre spécimen G. Néanmoins, la croissance de son pédoncule est restée très limitée, l'essentiel des réserves énergétiques étant alloué à la régénération des bras.

Les rapports entre la vitesse de croissance en volume du pédoncule, l'indice de filtration et D_c/D_p suggèrent que l'énergie est allouée d'abord à la croissance (voire la régénération) des bras et que, selon la quantité d'énergie filtrée, la croissance du pédoncule est assurée plus ou moins rapidement (figure 2). Quand l'indice de filtration est faible comme à la suite d'une autotomie (stade 1), la priorité est donnée à son augmentation, donc au développement de la couronne, tandis que celui du pédoncule stagne (D_c/D_p plus élevé). Au fur et à mesure de l'amélioration de l'indice de filtration, une quantité d'énergie de plus en plus grande est allouée à la croissance du pédoncule (stade 2) ce qui implique une baisse de D_c/D_p (cas des spécimens C et E par rapport à F). Enfin, pour les indices de filtration les plus élevés (spécimens A, B et D), le retard de croissance du pédoncule est résorbé et un équilibre s'établit entre la croissance de la couronne et celle du pédoncule, entraînant une stabilisation de D_c/D_p à des valeurs proches de 1 (stade 3).

Un tel modèle explique les adaptations morphologiques des pentacrines observées en fonction de leur position au sein des courants [10]. Chez *N. decorus*, la division des bras est rare au-delà de la troisième série brachiale et les pinnules restent relativement courtes, ce qui

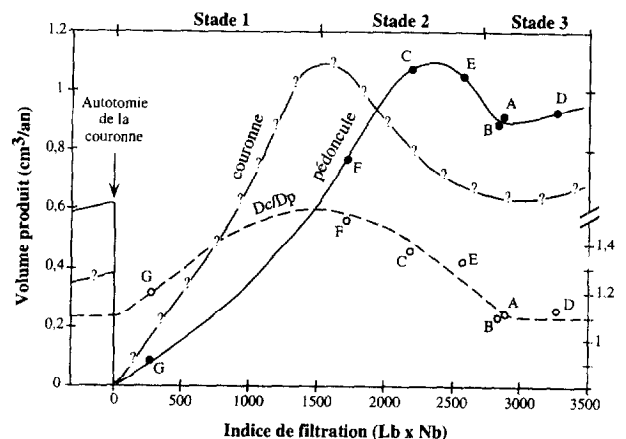


Figure 2. Modèle de croissance d'un crinoïde pédonculé tenant compte des variations d'énergie allouée au pédoncule et à la couronne.

Stade 1 : priorité à la croissance de la couronne ; stade 2 : rattrapage de la croissance du pédoncule ; stade 3 : équilibre entre la croissance du pédoncule et celle de la couronne.

limite l'indice de filtration. Pour augmenter la quantité d'énergie captée, l'animal élève le plus possible sa couronne jusqu'à 60 cm au-dessus du fond pour atteindre des vitesses de courant maximales. En revanche, *Endoxocrinus parrae* qui cohabite avec *N. decorus*, possède un grand nombre de bras avec des pinnules bien développées. Il peut aisément se nourrir près du fond ou dans des microbiotopes où la vitesse du courant est plus faible (jamais plus de 30 cm au-dessus du fond). Ainsi, l'étagement des couronnes au-dessus du fond décrit dans les communautés de crinoïdes pédonculés actuelles et fossiles [12, 13] se réalise grâce à des stratégies de croissance variées.

Chez les pentacrines dont le nombre de bras peut dépasser 80 (genres *Metacrinus*, *Saracrinus* et *Cenocrinus*), et notamment les espèces qui vivent à moindre profondeur où la nourriture est plus abondante (*M. rotundus*, *S. superbus* et *C. asterius*, par exemple), on peut s'attendre à un potentiel de croissance particulièrement élevé. Les résultats obtenus chez *M. rotundus* par Oji [8] à l'aide de méthodes indirectes vont dans ce sens. L'utilisation des cohortes de taille, en posant l'hypothèse d'un recrutement annuel, ajoutée à celle des variations du $\delta^{18}\text{O}$ le long du pédoncule, supposées refléter les variations saisonnières de température, amènent cet auteur à estimer la crois-

sance du pédoncule à 30–60 cm/an pour un milieu de vie situé de 100 à 150 m de profondeur au large du Japon. Si une telle croissance se trouvait confirmée par des expériences in situ, elle s'avèrerait 3 à 5 fois supérieure à celle de *N. decorus* par 420 m de profondeur.

4. Conclusion

Ces premiers résultats directs sur la croissance des crinoïdes pédonculés dans leur milieu de vie en domaine bathyal attestent d'un potentiel de croissance particulièrement élevé de ces animaux. La modélisation de la croissance de *N. decorus* (incluant les régénérations) que nous proposons fait apparaître une modulation des allocations d'énergie en direction de la couronne de bras et/ou du pédoncule ainsi qu'une priorité à la restauration des capacités de filtration en cas d'autotomie des bras. De nouvelles expériences in situ sont en cours sur *N. decorus* et sur d'autres espèces de pentacrines vivant à différentes profondeurs au large des Bahamas. Elles permettront de tester notre modèle, notamment pour la croissance des bras et de préciser les stratégies de croissance développées par différents taxons dans des conditions écologiques variées.

Abridged version

Our knowledge of physiology and ecology of deep sea organisms is very limited. For example, data on growth rates of deep benthic animals are few, and the majority is restricted to unusual habitats such as the thermal vent of the east Pacific Rise. In more typical deep-sea environments, only a single in situ growth measurement has been obtained so far, for a barnacle from the northeast Atlantic. These few direct measurements suggest that the growth rates in the deep benthos are higher than had been assumed based on indirect evidence and the topic is thus worth pursuing. This is especially true of suspension feeders because they play a key role in bathyal hard and coarse-sediment bottom food webs, and provide us with insights regarding energy fluxes to the bottom (as sponges). The growth rates of these deep water suspension feeders can be quite high as indicated by 1) studies of fossil bioclastic sediments accumulated as crinoid limestones, 2) presumed yearly growth rings of the Norwegian Sea crinoid, *Bathycrinus carpenteri*, and 3) oxygen isotopic evidence obtained from the stalk of *Metacrinus rotundus* from the Sea of Japan.

Here we present data on direct measurements of growth rates on in situ specimens of the stalked crinoid *Neocrinus decorus* from a depth of 420 m near Grand Bahama Island (26°37'N–78°59'W), which represent the first in situ data for upper bathyal benthic communities. The growth data were first reported in abstract form by Messing. Using the submersible Johnson Sea Link (HBOI), eight specimens of *N. decorus* were collected with a 'slurp gun' in August 1993

(suction device attached to the submersible's hydraulic manipulator). They were brought on board the R/V Edwin Link, measured, tagged and redeployed at their original locality on a subsequent dive several hours after collection. Seven (A–G) of the original eight specimens were recovered in April 1994, i.e. 250 days after deployment.

The stalks of isocrinid crinoids grow by addition and development of new plates directly beneath the cup in the proxistele; thus the difference in the distance between a marked datum on the stalk at the distal end of the proxistele and the base of the cup at the beginning and the end of the experiment provides a direct measure of stalk growth during that time interval. Our results indicate that for six of the seven (A–F) retrieved individuals the stalks grew in length at a rate from 9.3 to 14.3 cm.year⁻¹. When converted to volume, these rates correspond to 0.77 to 1.07 cc.year⁻¹. The 7th retrieved individual (G) must have autotomized its arms sometime during the 250 days, i.e. between redeployment and the end of the experiment, because when finally retrieved all of its clearly regenerated arms had regrown to 3.1 cm, corresponding to a rate of 4.5 cm.year⁻¹. In this individual (G), the stalk growth was 1.2 cm.year⁻¹, almost an order of magnitude lower than in the others. How can we explain the discrepancy in rates between this and the other individuals? It is most probable that arm autotomy reduced the ability of individual G to obtain nutrients and grow. Furthermore, it is likely that following arm autotomy, a suspension feeding crinoid allocates much of its growth energy to arm regeneration rather than to increasing stalk length. In fact, Amemiya and

Oji noted that the proximal stalk of *Metacrinus rotundus* held in a flow tank, decreased in diameter following arm autotomy, possibly reallocating nutrients from stalk to crown growth. Our expectation is that growth rates may be directly related to the ability of the animal to capture nutrients, which to first approximation is related to the size of the filtration apparatus (filtration index). When the stalk volumetric growth rate is plotted as a function of filtration index for the seven individuals, specimen G is a distinct outlier; all other specimens appear to have approximately similar growth rates.

The above observations lead us to propose a model for crinoid growth. During an 'equilibrium' phase, subequal amounts of energy are allocated to stalk and crown growth, such that the ratio of the proximal cup diameter (D_c), which is an indicator of crown growth, to proximal stalk diameter (D_p), which is an indicator of stalk growth, remains constant; the ratio is typically close to 1, although the actual value is species-specific. Following autotomy of the arms, however, the animal allocates most of its resources to crown/arm growth, such that crown growth is faster than stalk growth. This difference in growth rates leads to an increase of D_c/D_p relative to its equilibrium value. D_c/D_p continues to rise until the animal has increased its filtration index sufficiently to once again allocate substantial resources to stalk growth. This re-establishes 'equilibrium' and brings the D_c/D_p back to the equilibrium value. When the D_c/D_p ratios are plotted for the seven specimens of *N. decorus*, the pattern is consistent with the predictions. Specimen G has very short arms and is allocating its resources to crown growth. However, because it autotomized recently, D_c/D_p is just beginning to increase. In specimen F, the filtration index is much higher than in G, but is lower than in the other spec-

imens. Its high D_c/D_p suggests that the animal's higher crown growth rate relative to stalk growth rate has continued for some time. Specimens C and E are starting to allocate subequal resources to stalk and crown growth, with the former slightly higher, such that the ratio D_c/D_p is beginning to fall. Finally, specimens A, B and D represent high filtration indices and an equilibrium between arm and stalk growth.

Such a model may also help explain the varying strategies employed by different isocrinids living under a range of environmental conditions. For example, the crown of *N. decorus* typically has 15–30 arms and relatively shorter pinnules, which restrict its filtration index. To compensate for its smaller filtration index, *N. decorus* grows a longer stalk than does *Endoxocrinus parrae*, another isocrinid, and raises its crown well above the bottom (to 60 cm) to reach a stronger flow environment. On the other hand, *E. parrae*, which lives with *N. decorus*, has a less elevated crown (a few centimeters above the sea floor and no more than 30 cm), typically 30–45 arms and longer pinnules. It apparently feeds closer to the substratum where the current velocity is weaker. Thus, crown arrangement and stalk length described in living and fossil communities may be intimately tied to nutrient acquisition.

Although we view the model as hypothetical at present, it is highly testable. What is needed are more data on relative growth rates of stalk and crown, on current velocities where different individuals live, and on differences in current velocity as a function of distance above the substratum; we are in the process of obtaining such data from experiments currently underway.

Remerciements : Cette recherche a été soutenue par le programme de subvention à la recherche coopérative de l'Otan (CRG 960198) et par la National Science Foundation. Le manuscrit a été amélioré grâce aux judicieuses remarques des rapporteurs et de L. Laubier.

5. Références

- [1] Rhoads D.C., Lutz R.A., Revelas E.C., Cerrato R.M., Growth of bivalves at deep-sea hydrothermal vents along the Galapagos rift, *Science* 214 (1981) 911–913.
- [2] Roux M., Rio M., Schein E., Lutz R.A., Fritz L.W., Ragone L.M., Mesures in situ de la croissance des bivalves et des vestimentifères et de la corrosion des coquilles au site hydrothermal de 13°N (dorsale du Pacifique oriental), *C.R. Acad. Sci. Paris* 308 (sér. III) (1989) 121–127.
- [3] Lutz, R.A., Shank T.M., Fornari D.J., Haymon R.M., Lilley M.D., von Damm K.L., Desbruyères D., Rapid growth at deep-sea vents, *Nature* 371 (1994) 663–664.
- [4] Lampitt R.S., Directly measured rapid growth of a deep-sea barnacle, *Nature* 345 (1990) 805–807.
- [5] Gage J. D., Tyler P.A., *Deep Sea Biology*, University Press, New York, Cambridge, 1991, pp. 1–504.
- [6] Conan G., Roux M., Sibuet M., A photographic survey of a population of the stalked crinoid *Diplocrinus (Annacrinus) wyvillethomsoni* (Echinodermata) from the bathyal slope of the Bay of Biscay, *Deep-sea Res.* 28 (1981) 441–453.
- [7] Duco A., Roux M., Modalités particulières de croissance liées au milieu abyssal chez les Bathycrinidae (échinodermes, crinoïdes pédonculés), *Oceanol. Acta* 4 (1981) 389–394.
- [8] Oji T., Growth rate of stalk of *Metacrinus rotundus* (Echinodermata: Crinoidea) and its functional significance, *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo* 2 (1989) 39–51.
- [9] Messing C.G., In situ stalk growth and sediment production rates in a living stalked crinoid (*Chladocrinus decorus*) (Echinodermata), *Geol. Soc. Am. Ab. Pr.* 26 (7) (1994) A428.
- [10] Messing C.G. 1985. Submersible observations of deep water crinoid assemblages in the tropical western Atlantic ocean, in : Keegan B. F., O'Connor B.D.S. (éd.), *Echinodermata*, A.A. Balkema, Rotterdam, 185–193.
- [11] Amemiya S., Oji T., Regeneration in sea lilies, *Nature* 357 (1992) 546–547.
- [12] Ausich W.I., A model for niche differentiation in Lower Mississippian crinoid communities, *J. Paleontol.* 54 (1980) 273–288.
- [13] Messing C.G., Llewellyn G., Variations in posture, morphology and distribution relative to current flow and topography in an assemblage of living stalked crinoids, *Geol. Soc. Am. Ab. Pr.* 23 (1991) A343–344.