



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI MESSINA

DOTTORATO DI RICERCA IN BIOLOGIA APPLICATA

E MEDICINA SPERIMENTALE

XXX CICLO

***Studio morfologico ed ultrastrutturale dei fotofori
in diverse specie di Pesci mesopelagici
dello Stretto di Messina***

Candidato:

Dott. MAURO CAVALLARO

Relatore:

Chiar.ma Prof.ssa

NUNZIACARLA SPANÒ

Coordinatore:

Chiar.mo Prof. SALVATORE CUZZOCREA

TRIENNIO ACCADEMICO 2015-2017

INDICE

1 INTRODUZIONE	pag. 1
1.1 LA BIOLUMINESCENZA	pag. 1
1.2 LA CHIMICA DELLA BIOLUMINESCENZA	pag. 1
1.3 DISTRIBUZIONE DELLA BIOLUMINESCENZA NEGLI ANIMALI MARINI	pag. 4
1.3.1 Batteri	pag. 5
1.3.2 Dinoflagellati	pag. 6
1.3.3 Radiolari	pag. 6
1.3.4 Ctenofori	pag. 7
1.3.5 Cnidari	pag. 7
1.3.6 Anellidi	pag. 8
1.3.7 Molluschi	pag. 8
1.3.8 Crostacei	pag. 9
1.3.9 Echinodermi	pag. 10
1.3.10 Tunicati	pag. 11
1.3.11 Pesci	pag. 11
1.4 FUNZIONI DELLA BIOLUMINESCENZA	pag. 14
1.4.1. Comunicazione interspecifica	pag. 14
1.4.2. Comunicazione intraspecifica	pag. 17
1.4.3. Altre funzioni	pag. 18
1.5 SCOPO DELLA RICERCA	pag. 20
1.6 I TELEOSTEI BIOLUMINESCENTI DELLO STRETTO DI MESSINA	pag. 20
2 MATERIALI E METODI	pag. 23
2.1 PERIODO DELLA RICERCA	pag. 23
2.2 MODALITA' DI CAMPIONAMENTO	pag. 23
2.3 MICROSCOPIA OTTICA	pag. 23
2.4 MICROSCOPIA ELETTRONICA A SCANSIONE	pag. 24
2.5 MICROSCOPIA ELETTRONICA A TRASMISSIONE	pag. 24
3 RISULTATI	pag. 25
3.1 GENERALITA' SULLA STRUTTURA DEI FOTOFORI	pag. 25

3.2 ORDINE STOMIIFORMES, Cuvier 1816	pag. 30
3.2.1 Distribuzione e struttura dei fotofori dei Gonostomatidae (tipo β)	pag. 30
3.2.2 Distribuzione e struttura dei fotofori dei Phosichthyidae (tipo γ)	pag. 38
3.2.3 Distribuzione e struttura dei fotofori degli Stomiidae (tipo γ)	pag. 45
3.3 ORDINE MYCTOPHIFORMES, Regan 1911	pag. 52
3.3.1 Distribuzione e struttura dei fotofori dei Myctophidae	pag. 53
4 DISCUSSIONE	pag. 69
4.1 FOTOCITI E CAMERA FOTOGENA	pag. 70
4.2 ANNESSI DIOTTRICI	pag. 74
BIBLIOGRAFIA	pag. 79

1. INTRODUZIONE

1.1 LA BIOLUMINESCENZA

L'emissione di radiazioni luminose da parte di organismi viventi in seguito a reazioni chimiche catalizzate da specifici enzimi viene definita bioluminescenza (Harvey, 1916).

Il fenomeno, noto sin dai tempi di Aristotele (384–322 a.C.) e Plinio il Vecchio (23–79 d.C.) è stato l'obiettivo della ricerca di un gran numero di naturalisti, fisici, e fisiologi ed è un processo che tende a sfuggire alle generalizzazioni, infatti non vi è caratteristica chimica, anatomica, fisiologica o filogenetica che unifichi il tutto o, al massimo, gli organismi luminosi. (Anctil, 1971, 1977; Harvey, 1916, 1917, 1920, 1952; Hastings, 1968; Herring, 1972, 1976, 1977, 1978, 1982; Nicol, 1969; Haddock et al., 2010).

1.2 LA CHIMICA DELLA BIOLUMINESCENZA

Dal punto di vista chimico la luminescenza (termine molto generico utilizzato per spiegare il processo di emissione di luce al di sotto di determinate temperature e per questo l'emissione viene definita di "luce fredda") può essere definita come la capacità che hanno alcuni composti di riemettere, sotto forma di onde elettromagnetiche, l'energia precedentemente accumulata.

Molte reazioni bioluminescenti comportano l'interazione di un enzima (luciferasi) con un substrato (luciferina). Tali termini furono originariamente proposti da Raphael Dubois (1913-1914) in riferimento a due componenti estratti dal mollusco bivalve *Pholas dactylus* e sono utilizzati in maniera generica, aspecifica ovvero senza fare riferimento ad una precisa identità chimica o ad un determinato organismo in grado di emettere luce. Infatti non tutti i fenomeni bioluminescenti sono riferibili all'interazione di una luciferina con la sua specifica luciferasi. Basta citare, in tal senso, una specie di medusa appartenente al genere *Aequorea* che contiene fotoproteine che

sono in grado di attivarsi grazie alla sola presenza di ioni calcio o di ioni magnesio per l'emissione di luce in vitro (Shimonura et al., 1962; Shimonura & Johnson, 1972, 1975, 1978; Shimonura, 1995, 2005, 2006). La varietà di cofattori, richiesta dai sistemi biochimici di differenti organismi luminescenti, serve a favorire anche la loro distinzione.

È infatti piuttosto singolare che una luciferina chimicamente identica possa essere il composto attivo in vari organismi. L'esempio più sorprendente lo offre la coelenterazina, che rappresenta il substrato per la reazione luminosa in almeno nove phyla, dai protozoi, ai celenterati, ai crostacei, fino ai molluschi ai chetognati ed ai vertebrati. (Mallefet & Shimomura, 1995) La spiegazione di questa convergenza è comunque riferibile al fatto che non tutti gli organismi appartenenti a questi phyla siano in grado di sintetizzare la stessa molecola, bensì, in alcuni casi, la luciferina viene acquisita in maniera esogena attraverso la dieta (Tsuji et al., 1972; Frank et al., 1984; Harper & Case 1999; Haddock et al., 2001; Markova et al., 2004; Takenaka et al., 2008; Szent-Gyorgyi et al., 2003).

Le reazioni bioluminescenti sono anche definite genericamente fosforescenze.

La definizione di fosforescenza indica un processo in cui si verifica una prolungata emissione di luminescenza dopo che la stimolazione è cessata. La fosforescenza, di solito, ha una durata di tempo superiore a diversi nano secondi.

La fluorescenza, contrariamente alla fosforescenza, è una forma di fotoluminescenza nella quale l'emissione di luce cessa quasi simultaneamente allo stimolo. (Turner, 1985; McCapra, 1973, 1976).

Un'ulteriore forma di luminescenza viene denominata chemiluminescenza scura, in riferimento alla sua bassissima intensità di emissione (Baremboin et al., 1969). Tale fenomeno è di notevole interesse poiché si manifesta in tessuti che non sono specializzati per la bioluminescenza, nel significato proprio del termine.

La chemiluminescenza scura è stata comprovata: nel fegato di topo, in estratti di lipidi provenienti da fegato di topo, in lipidi della corteccia cerebrale, nel cuore, fegato e reni umani, in steli di grano, in colture liquide di malto fermentato.

La tabella I riassume le varie forme di luminescenza.

Tab. I – Forme di luminescenza

Tipo	Causa
Elettroluminescenza	Corrente elettrica in gas ionizzato o semiconduttore
Radioluminescenza	Materiale radioattivo
Chemiluminescenza	Reazione chimica
Termoluminescenza	Temperatura e radioattività
Triboluminescenza	Rottura di cristalli
Sonoluminescenza	Onde sonore in liquidi
Fotoluminescenza	Assorbimento di luce infrarossa, visibile, ultravioletta
Bioluminescenza	Reazioni enzimatiche

Dal punto di vista chimico, l'energia per la produzione delle onde luminose proviene da una reazione esoergonica che genera un prodotto intermedio o finale in uno stato elettronico eccitato che, decadendo, emette energia sotto forma di fotoni.

Il potere luminogeno di un qualunque sistema luminescente dipende da diversi fattori:

- la reazione deve fornire energia sufficiente per consentire l'eccitazione della sostanza luminosa;
- il sistema deve comprendere almeno una specie elettronicamente eccitabile;
- la velocità di reazione deve essere tale da produrre nell'unità di tempo un numero di fotoni sufficientemente elevato da poter essere rilevato.

Le reazioni chemiluminescenti possono essere dirette o indirette (Fig. 1).

Si parla di reazione chemiluminescente diretta quando il substrato chemiluminescente produce uno stato elettronico eccitato che, decadendo, emette energia sotto forma di fotoni; invece,

quando ad emettere luce è un accettore, al quale viene trasferita l'energia di attivazione dal prodotto di reazione eccitato, si verifica una reazione indiretta.

Affinché si verifichi una reazione luminosa saranno dunque necessari:

- il substrato chemiluminescente che reagisce per formare la molecola allo stato eccitato (responsabile nelle reazioni luminose dirette ed indirette);
- un accettore di elettroni (di solito si tratta dell'ossigeno);
- un catalizzatore che riduce l'energia di attivazione ed aumenta la velocità di reazione;
- cofattori necessari per convertire il substrato in una forma capace di reagire con il catalizzatore, o necessari per la rottura del legame che darà origine alla specie molecolare emittente;
- un accettore di energia (solo se si tratta di reazioni indirette).

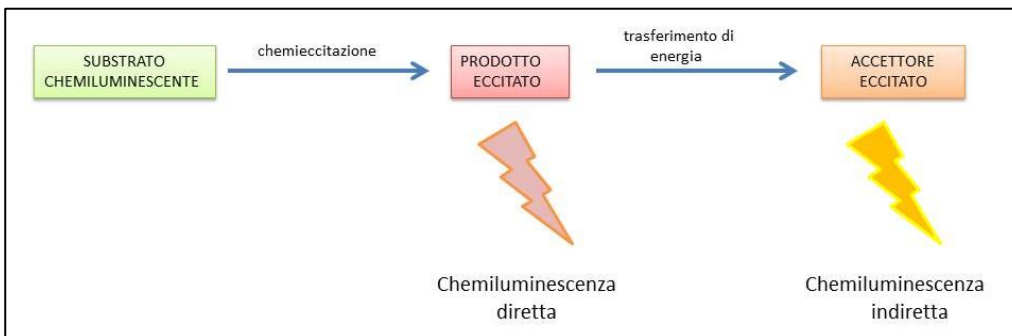


Fig. 1 – Schema raffigurante i tipi di reazioni chemiluminescenti dirette o indirette

1.3 DISTRIBUZIONE DELLA BIOLUMINESCENZA NEGLI ANIMALI MARINI

La bioluminescenza tra i viventi è da tempo riconosciuta come un fenomeno alquanto vario e privo di regole. Harvey (1952) ha elencato i generi "luminosi" nel contesto di un quadro sistematico complessivo. Questo elenco è stato successivamente rivisto e successivamente perfezionato da Herring (1978, 1987) con l'inclusione di più recenti e precise informazioni di carattere tassonomico.

Tale fenomeno, inoltre, non è comparso in seno ad un singolo gruppo di organismi, ma si è sviluppato attraverso vari phyla. (Cormier & Totter, 1964, 1968; Cormier, et al., 1966, 1973a, 1973b) e sono numerose le ipotesi che indicano che la bioluminescenza sarebbe comparsa per la prima volta in organismi anaerobi come un processo biochimico finalizzato all'eliminazione dell'O₂, tossico per questi stessi organismi (Buck, 1961).

La bioluminescenza terrestre è limitata ad alcuni funghi, nei quali funge da richiamo per gli insetti per la diffusione delle spore (Wassink, 1948) ed a qualche specie di insetti (Lloyd, 1971); ma la gran parte degli organismi capaci di dar luogo a fenomeni bioluminescenti vive in ambiente marino (Tett & Kelly, 1973; Herring, 1987; Davis et al., 2016)

Oggi il fenomeno è confermato sussistere in oltre 700 generi di metazoi. Haddock et al., (2010), la documentano in un vasto insieme tra i principali gruppi di organismi marini, dai batteri ai calamari e pesci ed è generalmente più conclamata negli organismi di profondità planctonici piuttosto che in specie bentoniche o superficiali.

1.3.1. Batteri

I batteri bioluminescenti sono comuni negli oceani, soprattutto nelle acque più temperate e calde (Dunlap & Kita-Tsukamoto, 2006). È riconosciuta la caratteristica dei batteri di dar vita ad associazioni mutualistiche con altre specie anche se la maggior parte degli animali bioluminescenti non ottiene la capacità di emettere luminescenza dai batteri simbiotici. Ciò ancora oggi continua ad essere un elemento di confusione (Sinniger et al., 2008). Queste associazioni mutualistiche tuttavia sono note in una varietà di specie marine appartenenti soprattutto ai molluschi ed ai teleostei, anche se la specie *Photorhabdus spp* può infettare i vermi nematodi (Forst et al., 1997) e persino l'uomo (Peel et al., 1999).

I ceppi batterici bioluminescenti non emettono luce finché non hanno raggiunto alte concentrazioni per iniziare il “*quorum sensing*” (Waters & Bassler, 2005; Nealson & Hastings, 2006), ed una volta stimolati, essi cominciano a diffondere luce in continuo, in presenza di ossigeno, piuttosto che produrre flash distinti. Queste proprietà specifiche li rendono particolarmente adatti quali simbionti fotogeni e possono portare al verificarsi di spettacolari fenomeni marini come la “*Milky Seas*” (Miller et al., 2005; Herring & Watson, 1993; Lapota et al., 1988).

Tra i batteri bioluminescenti simbionti, i meglio e più studiati sono quelli appartenenti al genere *Vibrio*, ed in particolare la specie *Vibrio fischeri* (spesso chiamato *Photobacterium*) entra a far parte di numerosi complessi coinvolti nella simbiosi con i *Sepiolidae*, con i *Loliginidae* e con i pesci appartenenti alla famiglia dei *Monocentridae*, mentre *Photobacterium leiognathi* sono soprattutto simbionti con i pesci appartenenti alle famiglie *Leiognathidae*, *Apogonidae* e *Moridae* (Kaeding et al., 2007).

1.3.2. Dinoflagellati

Sono gli organismi bioluminescenti più comuni. Producono fenomeni eclatanti come le “*baie bioluminescenti*” di grande impatto turistico. Questi protisti possono essere autotrofi o eterotrofi. Sono i principali responsabili delle micidiali maree rosse. Tra i dinoflagellati ci sono almeno 18 generi luminescenti tra cui *Gonyaulax*, *Noctiluca* e *Protoperdinium* (Baker et al., 2008)

1.3.3. Radiolari

I radiolari sono protisti ameboidi i cui elementi scheletrici, quando presenti, sono costituiti da silice. Questo gruppo include diversi linee filogenetiche indipendenti tra i quali *Polycystinea* (Polet et al., 2004; Kunitomo et al., 2006) dei quali fanno parte i generi *Collozoum* e *Thalassicola*,

bioluminescenti, che utilizzano coelenterazina legata alle fotoproteine attivate dal calcio (Herring, 1979, Latz et al., 1991).

1.3.4. Ctenofori

In questo gruppo più del 90% dei generi, che conducono vita planctonica, sono bioluminescenti mentre nessuna delle specie bentoniche lo è (Haddock & Case, 1995).

Gli Ctenofori utilizzano proteine attivate dal calcio e coelenterazina, e la loro luminescenza si manifesta in onde progressive come in *Beroe forskalii* oppure con l'emissione di flash luminosi (*Euplokamis stationis*, *Mertensia ovum* e *Euramphaea vexilligera*) come risposta, in termini di fuga, alla predazione (Widder et al., 1992).

1.3.5. Cnidari

Questo gruppo annovera animali sia bentonici che planctonici ed include coralli, anemoni, idroidi, meduse e sifonofori. Per quanto è noto, le specie bioluminescenti utilizzano tutti coelenterazina come substrato emettitore di luce. Gli idrozoi utilizzano la bioluminescenza per scopi difensivi o di minaccia mentre i sifonofori la utilizzano esclusivamente per attirare direttamente le loro prede (Haddock et al., 2005b; Pugh & Haddock, 2009). Gli Scifozoi sono invece gli animali luminescenti conosciuti fin dai tempi di Plinio il Vecchio. Due ordini di Scifozoi contengono specie bioluminescenti quali *Atolla spp.*, *Periphylla periphylla* e *Pelagia noctiluca* (Haddock & Case, 1999). Del gruppo fanno parte gli ottocoralli (Alcyonaria) tra i quali si trovano numerosi antozoi luminescenti tra cui i Pennatulacei di superficie (*Renilla*, *Ptilosarcus*) e di profondità (*Stylatula*, *Halipterus*, *Anthomastus*).

Infine i coralli duri e gli anemoni (Hexacorallia), sebbene siano noti per il possesso di proteine fluorescenti di solito non sono bioluminescenti (Shagin et al., 2004). Fa eccezione il *Parazoanthus*

parassita epibiotico, unico nel suo genere i cui zooidi formano colonie che crescono su coralli e spugne.

1.3.6. Anellidi

Sebbene i fenomeni bioluminescenti sembrino di esclusiva pertinenza delle specie planctoniche, esistono diverse forme (*Polynoidae*) bentoniche capaci di emettere onde luminose utilizzando proteine che vengono attivate dai radicali superossido (Bassot & Nicolas, 1995). Le scaglie di cui è ricoperto il corpo dell'animale, vengono disperse in acqua, rilasciate dall'inibizione nervosa, e danno vita a fenomeni luminescenti. *Chaetopterus chaetopterus* produce bioluminescenza a circa 440 nm (Huber et al., 1989). Particelle luminose, a lunghezza d'onda corta, vengono espulse dai loro sifoni quando l'animale viene disturbato. Si tratta probabilmente di un segnale aposematico che diffida sia i predatori che le specie commensali (Morin, 1983).

1.3.7. Molluschi

I molluschi marini bioluminescenti includono nel loro ambito diversi gruppi tassonomici. Tra essi è presente la specie più nota e meglio studiata: il bivalve *Pholas dactylus*, specie utilizzata negli esperimenti pionieristici di Dubois, nel 1887, che stabiliva l'esistenza della reazione luciferina + luciferasi. Più di cento anni dopo, il pholasin fotoproteico è stato clonato e caratterizzato (Dunstan et al., 2000).

I più importanti molluschi marini bioluminescenti sono annoverati nella classe dei cefalopodi che conta non meno di 70 generi luminosi (Herring, 1977; Herring et al., 2002). I simbionti batterici producono luminescenza per diversi generi nelle famiglie *Sepiolidae* e *Loliginidae* (Ruby & McFall-Ngai, 1992; Jones & Nishiguchi 2004; Nyholm et al., 2004, 2009) mentre nelle altre famiglie la bioluminescenza è intrinseca, ovvero di natura ghiandolare. Alcuni di questi meccanismi

bioluminescenti sono stati caratterizzati chimicamente: *Symplectoteuthis* possiede fotoproteine che funzionano con dehydro-coelenterazine (Takahashi & Isobe, 1994; Isobe et al., 2008). In *Watasenia scintillans*, le cosiddette luciferasi reagiscono con coelenterazina-disolfato, ATP e Mg^{2+} come cofattori, inusuale per luminescenza basata su coelenterazina (Tsuji, 2002, 2005).

I cefalopodi possono produrre una straordinaria varietà di display luminescenti. Molte specie usano fotofori ben strutturati distribuiti su mantello e tentacoli pensati sia per la comunicazione intraspecifica che potenzialmente per stordire la preda. (Robison et al., 2003; Cavallaro et al. 2017).

Data la diversità dei modi in cui i cefalopodi producono bioluminescenza, è comunque probabile che il numero di diramazioni evolutive indipendenti nei Molluschi sia di molto superiore alle stime fino ad oggi effettuate (Haddock, 2010).

1.3.8. Crostacei

Esistono molte specie di crostacei, soprattutto planctoniche, che presentano il fenomeno della bioluminescenza utilizzando luciferasi specifiche con almeno tre diversi tipi di luciferine.

Gli eufasiacei (componenti del krill) utilizzano ad esempio la stessa luciferina dei dinoflagellati (Nakamura et al., 1989, Shimomura, 1995b) a testimonianza di una stretta connessione dietetica.

La maggior parte di essi possiede organi luminosi sotto il controllo nervoso, coinvolgendo la serotonina controllata dall'ossido nitrico (Krönström et al., 2007).

Gli Ostracodi possono espellere substrato ed enzimi catalizzanti (luciferina e luciferasi) attraverso specifiche aperture aborali emettendo intensi flash luminosi in acqua.

I Copepodi, tra gli invertebrati marini più abbondanti, sono anche uno dei più abbondanti gruppi tassonomici che presentano il fenomeno della bioluminescenza. I generi più comuni sono:

Pleuromamma, *Metridia*, *Oncaea* e *Gaussia*. La reazione bioluminescente è mediata da

coelenterazina e l'emissione si presenta come flash intracellulare o come emissione nel mezzo quale risposta di fuga (Widder et al., 1999). Un buon modello per lo studio di bioluminescenza, sia dal punto di vista del comportamento che per la parte riguardante la neurobiologia è la specie batifila *Gaussia princeps* (Bowlby & Case, 1991; Weatherby et al., 2000; Fields et al., 2002).

I Decapodi utilizzano la luce in diversi modi: i Sergestidi, ad esempio, controilluminano con i fotofori che orientano in maniera specifica (Latz, 1995); gli Oplophoridi emettono grandi volumi di fluido luminoso come risposta di sofferenza e quindi probabilmente antipredatoria (Inouye et al., 2000).

Molti Anfipodi vivono nella colonna dell'acqua come parassiti del plancton gelatinoso e parecchi di essi sono bioluminescenti. *Scina*, ad esempio, è un genere che ha la capacità di emettere flash luminosi univocamente a lunghezza d'onda corta (Bowlby & Case, 1991), il suo sistema visivo, tuttavia, non è particolarmente sensibile a quelle lunghezze d'onda (Cohen & Frank, 2007) e la funzione della luminescenza non è ancor oggi del tutto chiarita.

1.3.9. Echinodermi

La bioluminescenza, in questo gruppo di animali si trova soprattutto negli Ofiuroidei, negli Asteroidei, negli Oloturoidei e perfino nei Crinoidi (Herring & Cope, 2005). Gran parte dei recenti lavori sugli echinodermi si è concentrata sugli Ofiuroidei che possiedono un sistema complesso di neurotrasmettitori modulanti l'emissione luminosa grazie ad una classe di fotoproteine poco note e diverse a seconda della specie (Shimomura, 2006; Deheyn et al., 2000; Dewael & Mallefet, 2002). Nuove specie luminose di Ofiuroidei continuano ad essere scoperte e, senza dubbio, la diversità degli echinodermi bioluminescenti nel suo complesso è destinata ad aumentare (Mallefet et al., 2004).

1.3.10. Tunicati

Tra i tunicati occupa un posto di eccellenza senz'altro il Pyrosoma, specie rinomata per secoli per la sua bioluminescenza. In questo gruppo di animali la luminescenza ha due proprietà insolite: innanzitutto si verifica come un bagliore lungo e stabile, in secondo luogo può essere indotta dall'illuminazione dall'ambiente.

I Doliolidi, simili alle salpe, sono quasi tutte specie non luminescenti ma recentemente è stato descritto un Doliolide bioluminescente di acque profonde (Robison et al., 2005) e fenomeni bioluminescenti sono stati anche osservati in *Paradoliopsis harbisoni* e *Pseudo bostigrinus* (Haddock, 2010)

La bioluminescenza è ben rappresentata in molti loro stadi larvali planctonici (Appendicularia) ed in molti generi tra cui *Mesochordaeus* (Renaux & Youngbluth, 1990; Hopcroft & Robison, 1999), *Bathochordaeus* (Hamner & Robison, 1992) e circa la metà delle specie appartenenti al genere *Oikopleura* (Galt & Flood, 1998).

1.3.11. Pesci

Tra gli organismi marini, sono i pesci quelli che hanno differenziato le più evolute strategie per la produzione di onde luminose (Baguet, 1985; Herring, 1972, 1976, 1977). La maggior parte dei pesci bioluminescenti (90%) vive nella zona mesopelagica (tra 150 e 1000 m di profondità) e quindi vengono definiti animali scotofili (Cavallaro G., 1987). Sono almeno 42 famiglie distribuite in 11 ordini di pesci ossei oltre ad una famiglia di selacei che presentano il fenomeno della bioluminescenza (Baguet, 1974; Baguet & Marechal, 1974, 1976; Suntsov et al. 2008; Renwart et al., 2014). Contrariamente agli invertebrati molte specie utilizzano colonie di simbionti batterici luminescenti (Munk, 1999, Pietsch, 2009) mentre altre possiedono luminescenza intrinseca utilizzando sia coelenterazina, sia ostracodina, o qualche altro substrato non ancora ben

identificato. In quest'ultimo caso l'emissione luminosa è fornita da organi specifici (fotofori) modificati e adattati per controllare non solo l'intensità della luce ma anche la sua distribuzione angolare (Altun et al., 2008; Cavallaro et al., 2004; 2015a,b; Robinson, 2004)

Tra i pesci luminescenti i *Mictofidae*, detti anche pesci lanterna, sono molto rappresentati. Si trovano abbondanti in ambiente mesopelagico e seguono le migrazioni nictimerali. Possiedono fotofori sulle superfici ventro-laterali del loro corpo e, in alcuni casi, grosse placche luminescenti sulla coda (Anadon, 1957; Anctil & Gruchy, 1970; Anctil & Case, 1977). Gli *Stomiiformes* comprendono alcuni degli adattamenti più elaborati visto che presentano fotofori allocati nei barbigli o nelle zone suborbitali (Herring & Cope, 2005). All'interno della famiglia *Stomiidae*, esistono diverse specie, di recente scoperta, che si classificano proprio in base alla morfologia dei barbigli e degli organi luminosi (Sutton & Hartel, 2004; Kenaley & Hartel, 2005; Kenaley 2008, 2009). La loro diversificazione strutturale potrebbe essere legata all'ecologia dell'alimentazione, dato che essi possiedono un livello abbastanza elevato di specificità delle prede, che comprendono copepodi, eufasiacei, decapodi, pesci e cefalopodi (Sutton, 2005). Tra i membri più interessanti di questo gruppo vi sono alcuni generi: *Aristostomias* e *Pachystomias* che si alimentano di pesci mentre il genere *Malacosteus*, malgrado la poderosa dentatura, si nutre esclusivamente di copepodi (Sutton, 2005) e si differenzia anche nell'emissione luminosa a lunghezze d'onda e meccanismi distinti, che richiedono l'utilizzo di particolari clorofille come elementi sensibilizzatori (Douglas et al., 1998, 1999). Poiché i vertebrati non possono sintetizzare la clorofilla, *Malacosteus* acquisisce le sue capacità, dunque, attraverso la sua dieta a base di copepodi, che contengono, nel loro intestino, pigmenti derivanti dal fitoplancton.

Per quanto riguarda infine i pesci cartilaginei, nella famiglia *Squalidae* sono annoverate alcune specie bioluminescenti che utilizzano la controilluminazione ventrale sia per scopi difensivi che per

attitudine offensive. (Baguet & Piccard, 1981; Herring, 1985; Sillman, 1996; Schofield, & Burges, 1997; Claes & Mallefet, 2008; Widder EA. 1998.).

Nei pesci è possibile distinguere tre tipi fondamentali di processi bioluminescenti (Allen & Case, 1990; Haygood & Edwards, 1994; Haneda, 1963):

- bioluminescenza extracellulare
- bioluminescenza intracellulare
- bioluminescenza batterica

Bioluminescenza extracellulare

La bioluminescenza extracellulare è quel tipo di fenomeno che prevede il versamento di materiale ghiandolare luminescente nell'ambiente esterno direttamente o indirettamente tramite l'intestino; il secreto diviene luminoso a contatto con l'acqua di mare (solitamente è l'O₂ disciolto che funge da cofattore).

In questo tipo di bioluminescenza la produzione di luce è controllata dalla concentrazione del substrato luminescente. Tale fenomeno è assai raro.

Bioluminescenza batterica

La bioluminescenza batterica è l'emissione di luce derivante da reazioni chemiluminescenti prodotte da colonie di batteri simbiotici localizzati in varie parti del corpo dell'animale che controlla, peraltro, la produzione di luce mediante apposite strutture.

Tali parti possono essere barbigli o filamenti, solitamente annessi ai potenti mascellari inferiori, oppure le cosiddette "esche" dei pesci pescatori, ovvero delle vere e proprie sacche provviste di pori per la fuoriuscita di composti luminescenti collegati al corpo dell'animale da lunghi peduncoli.

I batteri luminescenti si possono trovare nelle cavità buccali, in quelle anali o, addirittura, all'interno delle cavità orbitali.

Bioluminescenza intracellulare

La bioluminescenza intracellulare è tipica di quelle specie che possiedono veri e propri organi luminosi, di natura ghiandolare, dislocati su tutta la superficie del corpo. Tali organi possiedono cellule ghiandolari specifiche che sono deputate alla secrezione del substrato chemiluminescente, i fotociti, nonché tutta una serie di strutture diottriche caratteristiche.

Nella bioluminescenza intracellulare la produzione di radiazioni luminose è regolata da meccanismi nervosi e da reazioni ormonali.

1.4 FUNZIONI DELLA BIOLUMINESCENZA

1.4.1. Comunicazione interspecifica

Difesa

In linea di massima si verificano più esempi di funzioni difensive della bioluminescenza piuttosto che offensive. Quando un flash luminoso viene emesso a distanza ravvicinata i predatori vengono colti da esitazione. Nel caso che venga espulso materiale bioluminescente nel mezzo, questo può assumere il ruolo di una sorta di schermo di fumo che impedisce al predatore di individuare la sua preda (Hastings, 1971).

Alcuni cefalopodi hanno la capacità di distaccare alcune parti del loro corpo (fenomeno noto col nome di autotomia) che poi continuano a muoversi e lampeggiare per allontanare l'attenzione dei predatori (Bush et al., 2009; Robison, 1992, Herring & Widder, 2004)

Un'altra tipologia di difesa è definita controilluminazione. Molto comune nei crostacei, nei cefalopodi e nei pesci, non è altro che una forma di camuffamento che coinvolge l'uso dei fotofori ventrali che, emettendo luce, sovrappongono l'intensità luminosa emessa alla luce fioca proveniente dalla superficie, rendendo così invisibile la propria silhouette per un predatore che attacchi dal basso (Johnsen et al., 2004).

Un ulteriore strategia difensiva è riconducibile all'aposematismo. Ampiamente accettato in ambiente terrestre (De Cock & Matthysen, 1999, 2003), è ipotizzabile il suo utilizzo in diversi organismi marini, tra cui i policheti, gli cnidari e gli Ofiuridi (Grober 1988; Bassot & Nicolas, 1995; Herring & Widder, 2004), che denuncerebbero ai loro predatori la loro fragilità ma simultaneamente la loro letalità. (Fig. 2)

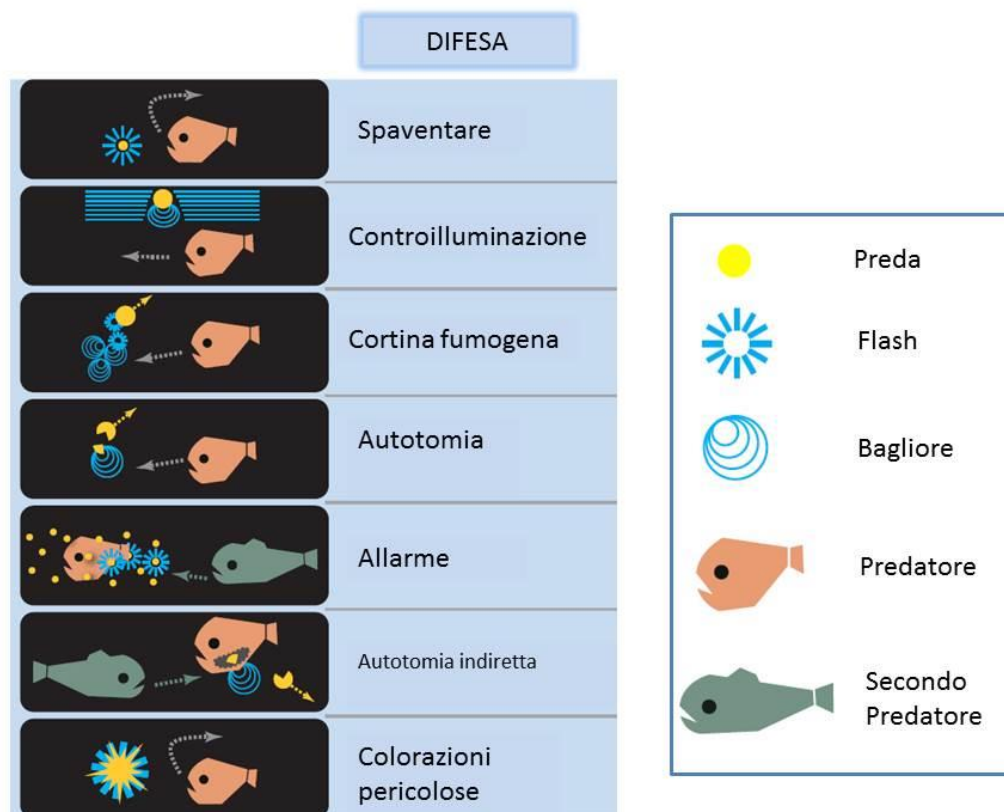


Fig. 2 – Schema rappresentante i vari processi di interazione preda –predatore: difesa

Offesa

Molti organismi utilizzano le fonti luminose come esca per le prede. Alcune specie utilizzano colonie batteriche simbiotiche allocate in appositi distretti del proprio corpo quali barbigli, appendici o compartimenti presenti sulla superficie del corpo. Altre utilizzano specifici organi di natura ghiandolare, denominati fotofori, anch'essi allocati in specifici siti corporei dell'animale.

In particolare alcuni cefalopodi appartenenti ai generi *Chiroteuthis* e *Stauroteuthis* hanno organi luminosi speciali che fungono da esche allocati alle estremità di lunghi tentacoli a guisa di canne da pesca (Voss, 1967; Robison et al., 2003; Johnsen et al., 1999).(Fig. 3).

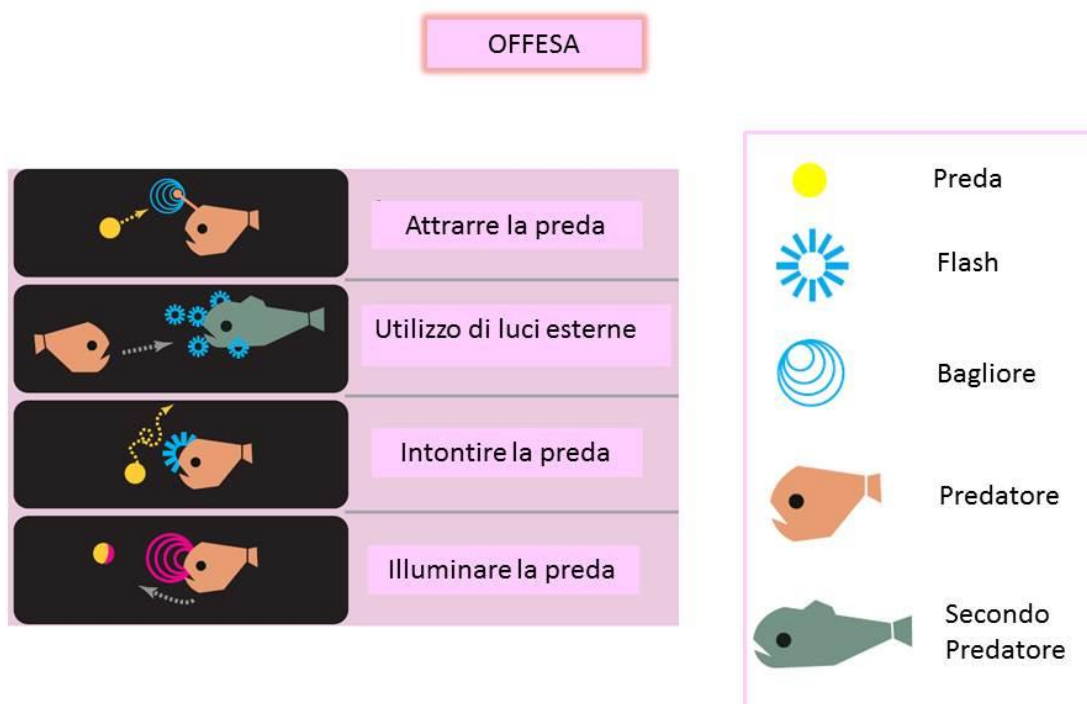


Fig. 3 – Schema rappresentante i vari processi di interazione preda –predatore: offesa

Altre ipotesi sono riferibili all'utilizzo di una fonte luminosa capace di stordire o confondere la preda. A sostegno di ciò non ci sono prove sperimentali ma solo ipotesi avallate dalla struttura e dalla disposizione di alcuni organi luminosi quali i cosiddetti "proiettori" presenti in alcuni mictofidi appartenenti al genere *Diaphus* che sembrerebbero adatti ad operare in questo modo, oppure,

non solo per illuminare, bensì per indurre la fluorescenza nella preda rendendola così vulnerabile (Haddock, 2010).

1.4.2. Comunicazione intraspecifica

La comunicazione intraspecifica è una nota funzione della bioluminescenza negli animali terrestri nei quali rappresenta uno specifico sistema di comunicazione a scopo riproduttivo (Lall et al., 1980; Buck & Case, 2002; Woods Jr. et al., 2007).

In mare la situazione è meno chiara sebbene siano ben noti, per alcuni organismi, fenomeni di dimorfismo sessuale strettamente legati alla bioluminescenza ai fini del riconoscimento sessuale (Herring, 2000, 2007). La disposizione “topografica” dei fotofori sulla superficie corporea, diversa da specie a specie, evidenzia una funzione riferita sicuramente al riconoscimento intraspecifico.

La disposizione dei fotofori è come un’impronta digitale per ogni singola specie a garanzia di una efficiente tecnica di predazione (riconoscimento al buio delle prede) e di riproduzione (individuazione di elementi di sesso opposto) (Clarke, 1963; Barnes & Case, 1974; Baguet et al., 1983; Morin 1986; Morin & Cohen, 2010; Rivers & Morin 2008).

Vi sono molti organismi che utilizzano la bioluminescenza per la comunicazione riproduttiva dagli anellidi, ai molluschi fino ai vertebrati. Alcuni cefalopodi appartenenti ai generi *Japetella* e *Eledonella* ne sono un esempio lampante (Woodland et al., 2002), ma dove il fenomeno è conclamato è certamente nei pesci nei quali la bioluminescenza viene utilizzata come un canale di comunicazione privato per la riproduzione, sia che venga emessa dai fotofori sia che venga emessa dalle cosiddette esche che possono anche essere impiegate per scopi di “*mate-finding*” oltre che di attrazione della preda (Herring, 2007).

1.4.3. Altre funzioni

Sottoprodotto metabolico?

Per i batteri è stato dimostrato che l'emissione di luce inizia a manifestarsi quale sottoprodotto di reazioni di ossidazione intrinseche della cellula (Rees et al., 1998). Le luciferine infatti hanno forti poteri antiossidanti, proprietà che servono alla cellula per l'eliminazione dei radicali liberi a beneficio della propria omeostasi (Devillers et al., 1999).

I batteri marini luminosi derivano da generi enterici per i quali, ad esempio, l'intestino di un pesce rappresenta un ambiente piuttosto favorevole per cui, verosimilmente, i bagliori emessi assumerebbero funzione di attrazione da parte dei predatori. (Robison et al., 1977)

Luci pilota

Alcuni fotofori, posti in prossimità dei bulbi oculari, fungono anche da "luci pilota", ovvero emettono luce, di intensità minore ma più o meno continua rispetto ad altri organi, per fare in modo che le sensibilissime e sviluppatissime retine dell'animale siano sempre abituate alla luce in un ambiente in cui l'illuminazione è sicuramente poca. Ciò per ovviare ad eventuali improvvisi attacchi di predatori che utilizzino le stesse tecniche (Young, 1983).

Strumento di analisi

Oggi molte reazioni bioluminescenti sono utilizzate come strumento di analisi indispensabile in vari campi della scienza. Ad esempio, il sistema bioluminescente della lucciola (Luciferasi con il suo coenzima chiamato D-Luciferina) è un sistema universalmente usato come metodo di misurazione dell'ATP all'interno di organismi viventi, mentre invece le fotoproteine che necessitano di Ca^{2+} , come quelle delle meduse, sono ampiamente utilizzate per monitorare la concentrazione di Ca^{2+} intracellulare che regola fondamentali processi biologici;

Alcune molecole analoghe della luciferina presenti in un piccolo crostaceo del genere *Cypridina* sono impiegate come sonde per misurare la concentrazione di anioni superossido, sostanze importanti per numerosi processi biologici ma piuttosto elusive.

Una ulteriore importante applicazione della bioluminescenza è quella del monitoraggio e documentazione degli aumenti delle fioriture algali dannose all'ambiente. (Babin et al., 2008, Ramsdell et al., 2005). Il rilevamento delle cosiddette HAB (Harmful Algal Bloom) si basa su conteggi piuttosto laboriosi da effettuare mediante tecniche di laboratorio in situ e quindi al prezzo di costose crociere oceanografiche. Per ovviare a queste limitazioni Kim et al. (2006) hanno messo a punto un sistema di monitoraggio in tempo reale, sperimentato lungo la penisola coreana, basato sull'identificazione e la quantizzazione di colonie di dinoflagellati utilizzando appunto la bioluminescenza. Un importante risultato dello studio è stato quello che, sebbene le specie di dinoflagellati nocivi non fossero bioluminescenti, le condizioni nutritive tendevano a sostenere la crescita di una serie di specie di dinoflagellati, incluse le specie bioluminescenti, avallando il risultato che la misurazione fosse un buon indicatore.

1.5 SCOPO DELLA RICERCA

I dati riguardanti la morfologia degli organi luminosi degli organismi marini, ed in particolare dei pesci, presenti in letteratura sono stati, negli ultimi anni, aggiornati grazie alla riscoperta di questa interessante branca della ricerca. (Cavallaro et al., 2004, 2015a, 2015b, 2017; Copeland 1991; Johnsen et al., 2004; Herring & Cope, 2005; Herring et al., 2002). Tuttavia, al fine di fornire ulteriori ed importanti contributi alla conoscenza degli aspetti della biologia di questi organismi, che occupano un posto di assoluta prevalenza negli importanti equilibri delle catene trofiche marine e quindi nella regolamentazione dei bilanci energetici degli ecosistemi (Karakulak et al., 2009; Battaglia et al., 2013).

Con il presente lavoro si intende approfondire lo studio della struttura e dell'ultrastruttura dei fotofori di diversi teleostei marini, appartenenti a diverse famiglie, tutti provenienti dallo Stretto di Messina.

Grazie all'utilizzo di tecniche di microscopia ottica è stata delineata la struttura morfologica dei singoli organi luminosi mettendo in particolare evidenza la descrizione dei singoli componenti ghiandolari e diottrici dei fotofori. Le tecniche di microscopia elettronica a scansione (SEM) e microscopia elettronica a trasmissione (TEM), utilizzate per alcune specie, hanno permesso di approfondire la natura di tali organi chiarendone i vari aspetti della morfologia, e quindi facilitando l'interpretazione e lo studio della funzione di tali apparati.

1.6 I TELEOSTEI BIOLUMINESCENTI DELLO STRETTO DI MESSINA

I pesci mesopelagici utilizzati per questo elaborato sugli organi luminosi provengono tutti dallo Stretto di Messina che con i suoi peculiari fenomeni correntometrici ed idrodinamici fornisce materiale di studio di importante valenza scientifica. Una delle conseguenze di questi fenomeni è conosciuta come "spiaggiamento".

Lo spiaggiamento è una delle manifestazioni naturali più importanti che si verificano lungo le coste dello Stretto di Messina ed è quel complesso di accadimenti che comportano una innaturale presenza sulla spiaggia di organismi marini di ogni genere (Genovese et al., 1971; Berdar et al., 1977, 1988, 1983; Berdar e Cavaliere, 1979; Berdar & Riccobono, 1986; Battaglia et al., 2017; Cavallaro M., et al., 2017). La causa scatenante il fenomeno è dovuta alla forza del regime correntometrico molto intenso che si sviluppa lungo i suoi litorali (Bossolasco & Dagnino, 1957, 1959; Magazzù & Cavallaro G., 1972; Mosetti, 1988; Tomasin, 1980). Tali correnti sono classificabili come correnti di marea, pulsanti, ovvero periodiche per cui, ogni sei ore circa, a causa della differenza di livello marino tra i bacini dello Ionio e del Tirreno, si verifica una inversione del flusso idrico, cioè l'acqua è costretta a versarsi da un livello ad un altro, come ad equilibrare un eterno dislivello. Questo forte gradiente correntometrico associato alla fisiografia dello Stretto fa in modo che questo braccio di mare ed il suo regime diventino una trappola per una miriade di organismi marini. La corrente gioca un ruolo fondamentale poiché li cattura e li trasporta, in pochissimo tempo, da profondità notevoli fino alla superficie. Tale trasporto provoca in essi shock pressori e termici di ogni genere uccidendoli. Sarà in seguito il moto ondoso e la risacca a riversarli sul litorale. (Berdar et al., 1983; Berdar et al., 1977; Mazzei, 1909 ; Battaglia et al., 2017)

L'ittiofauna mesopelagica bioluminescente dello Stretto di Messina comprende numerose specie appartenenti a diverse famiglie. Nello specifico, oggetto del presente studio, sono state n° 12 specie distribuite in 4 famiglie appartenenti agli ordini degli Stomiiformes e dei Myctophiformes (Fig. 4 A e B)

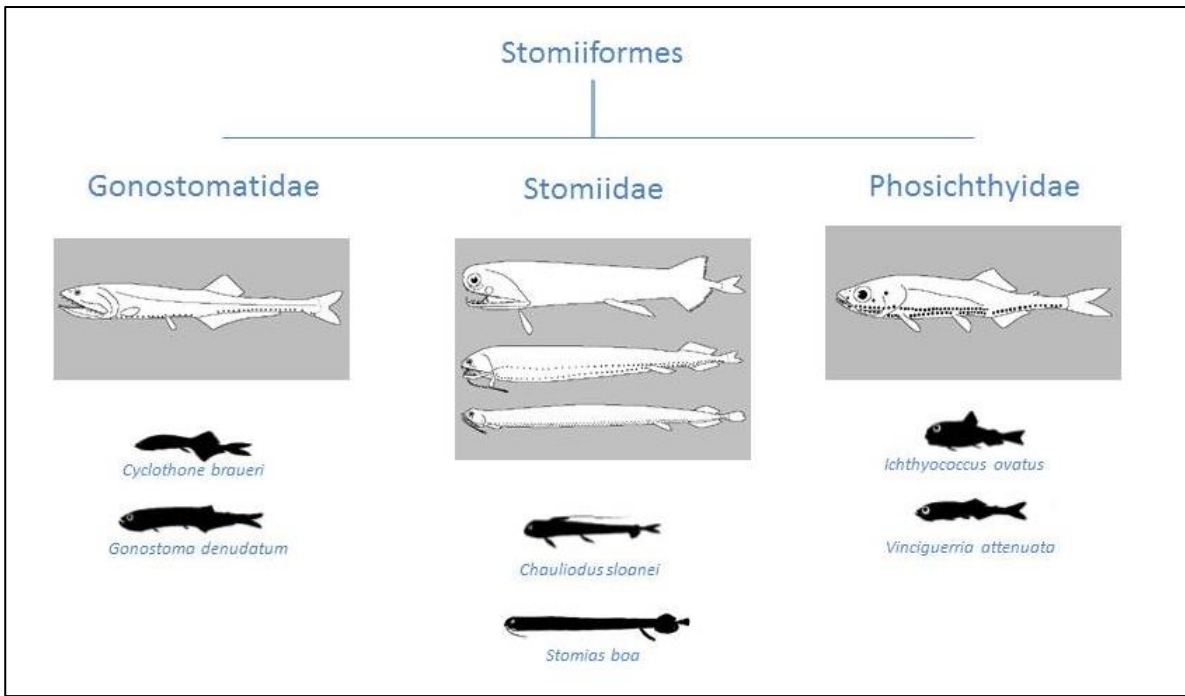


Fig. 4A – Inquadramento tassonomico degli Stomiiformes oggetto dello studio

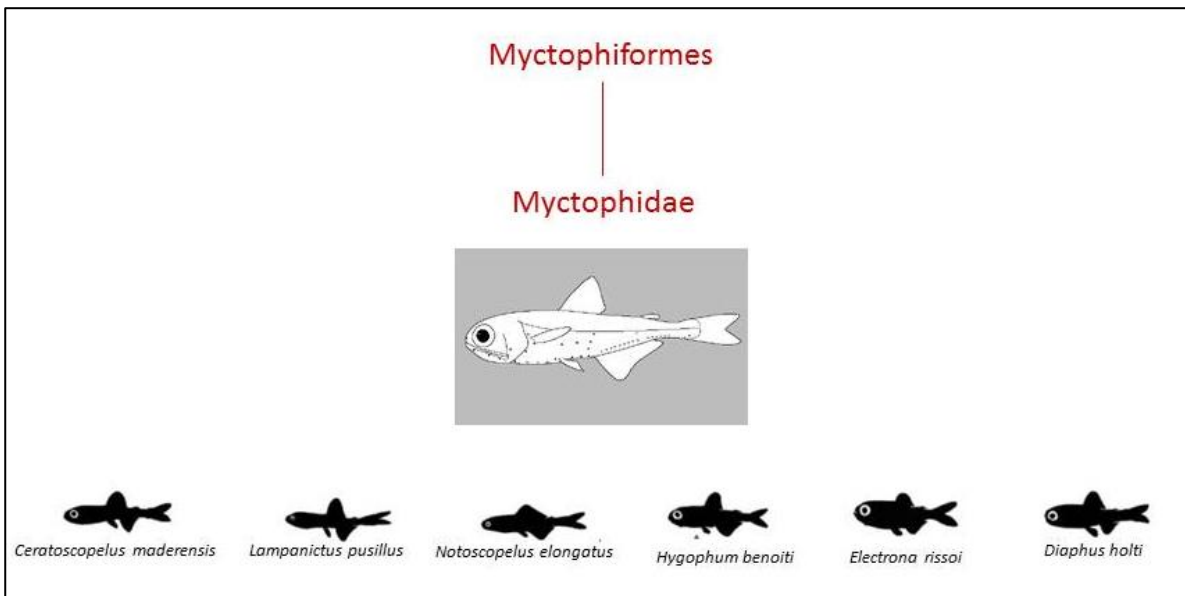


Fig. 4B – Inquadramento tassonomico dei Myctophiformes oggetto dello studio

2 MATERIALI E METODI

2.1 PERIODO DELLA RICERCA

Il reperimento del materiale biologico per la ricerca si è svolto durante i mesi invernali e primaverili (Novembre-Maggio), periodo ideale per la raccolta delle specie oggetto di studio, poiché è in questo arco di tempo che il fenomeno dello spiaggiamento si verifica con maggiore intensità lungo i litorali dello Stretto di Messina (Genovese et al., 1971; Berdar et al., 1977, 1983; Berdar e Cavaliere, 1979; Berdar & Riccobono, 1986; Battaglia et al., 2017).

2.2 MODALITÀ DI CAMPIONAMENTO

Gli individui oggetto delle indagini sono stati rinvenuti spiaggiati lungo il litorale antistante le località Torre Faro e Ganzirri (ME) nelle prime ore dell'alba in particolari condizioni meteomarine. Gli individui utilizzati, invece, per la microscopia elettronica sono stati pescati nei vortici, formati dal gioco delle correnti, dello Stretto di Messina, con l'uso di un guadino in modo da garantire che il tessuto fosse prelevato a fresco per l'immediato processo di fissazione.

2.3 MICROSCOPIA OTTICA

Immediatamente dopo la raccolta, gli esemplari sono stati fissati in liquido di Bouin per 12 ore.

Dopo la disidratazione, nella serie crescente degli alcool, i campioni sono stati inclusi in paraffina.

Sezioni di 4 μ , ottenute al microtomo, sono state montate su vetrini porta oggetto ed inoltrate in stufa per 24 ore a 37°C. Le sezioni sono state, quindi, sparaffinate in xilolo e reidratate nella serie decrescente degli alcool.

Successivamente sono state effettuate tecniche di colorazione standard quali: Ematossilina - Eosina e colorazione Tricromica di Masson.

2.4 MICROSCOPIA ELETTRONICA A SCANSIONE

I campioni sono stati fissati in una soluzione di glutaraldeide al 2,5% in tampone fosfato 0,1 M per 48 ore. Sciacquati in acqua bi-distillata e disidratati in serie crescenti di alcool. Ulteriore ultradisidratazione è stata effettuata utilizzando il metodo del “*critical point*” utilizzando il disidratatore Balzers CPD 030. Successivamente i campioni sono stati metallizzati con uno strato di 3 nm di oro palladio grazie al metallizzatore Balzers BAL-TEC SCD 050. L’osservazione è stata effettuata con il microscopio SEM Zeiss EVO MA 10.

2.5 MICROSCOPIA ELETTRONICA A TRASMISSIONE

I campioni, immediatamente dopo il prelievo, sono stati fissati in glutaraldeide al 2,5%, in tampone fosfato Sorensen 0,2 M pH 7.4, post-fissati in tetrossido di osmio all’1%, disidratati nella serie crescente degli alcool ed inclusi in araldite Durcupan ACM. Sezioni semifine (di spessore di 1 μ) ottenute con un ultramicrotomo Ultracut E. Reichert Jung sono state colorate con blu di toluidina ed osservate al microscopio ottico.

Sezioni ultrasottili (700 Å) ottenute, selezionando un area di osservazione meno estesa delle sezioni semifine, all’ultramicrotomo (Ultracut E, Reichert Jung) sono state contrastate con acetato di uranile e citrato di piombo, ed infine osservate al microscopio elettronico a trasmissione JEOL – JEM – 100 SX

3 RISULTATI

3.1 GENERALITA' SULLA STRUTTURA DEI FOTOFORI

Gli organi luminosi o fotofori sono stati scoperti dal messinese Anastasio Cocco nel 1838 nel corso dei propri studi su pesci di profondità riportati in superficie dalle correnti ascensionali dello Stretto di Messina. Egli li descrisse come punti luminosi o brillanti, senza precisare le loro specifiche funzioni fisiologiche.

I fotofori sono veri e propri organi di natura ghiandolare che variano per forma e dimensione a seconda della specie alla quale appartengono e possono rappresentare il 12% della superficie del pesce e fino al 15% del volume (Ancil, 1972; Harvey, 1957; Baguet, 1977; Herring, 1977, 1987, 2007; Whitehead et al., 1984).

Alcuni, di forma sferoidale, sono dislocati tra le scaglie come in quelli del genere *Hygophum* (Fig. 5)

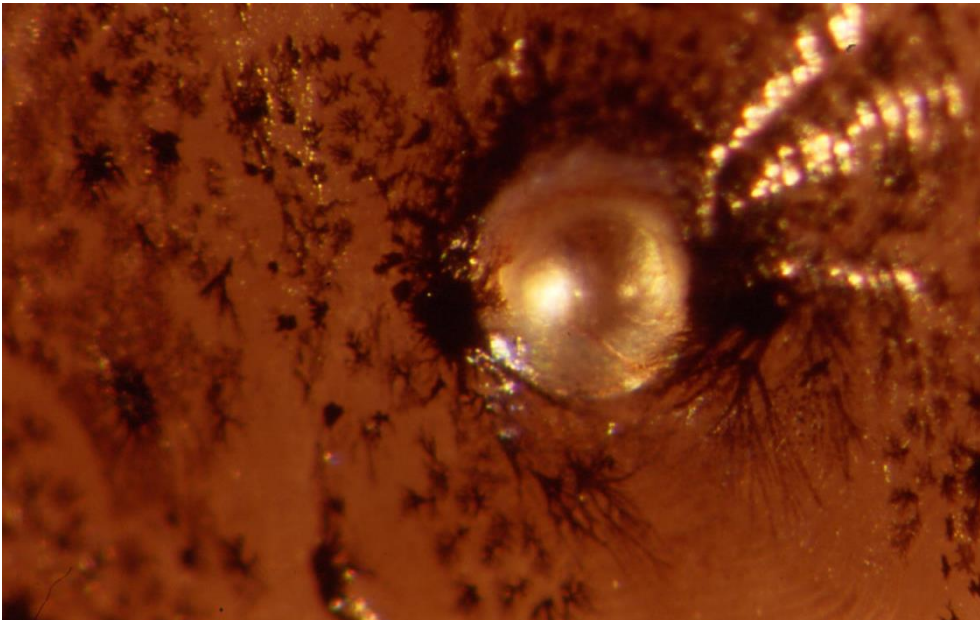


Fig. 5 – Macrofotografia di un fotoforo di *Hygophum benoiti*

altri hanno, invece, forma di piccoli otri come nel genere *Vinciguerria* (Fig. 6).

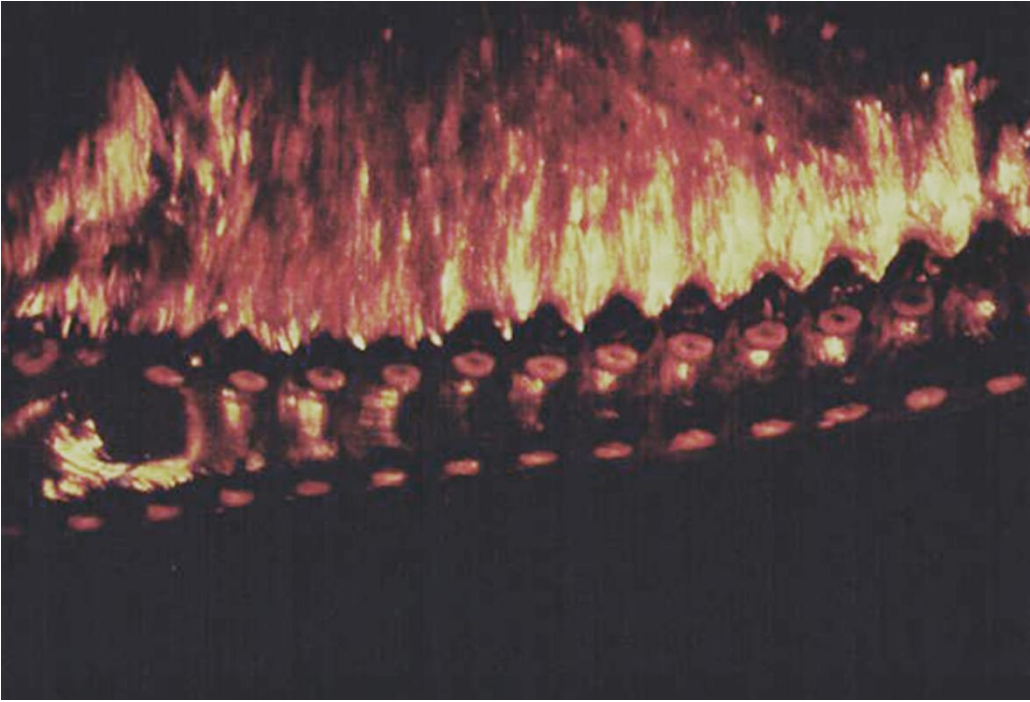


Fig. 6 – Macrofotografia di un fotoforo di *Vinciguerria attenuata*

Anche il numero, la forma e la disposizione variano da specie a specie ed in alcuni casi, i fotofori sono riuniti ed i fotociti raggruppati in una camera comune come avviene nella famiglia degli *Sternoptychidae* (Cavallaro M. et al., 2004) oppure nel genere *Cyclothone* in cui tutta la parte ventrale del corpo è costellata da una doppia fila di fotofori (Fig. 7).

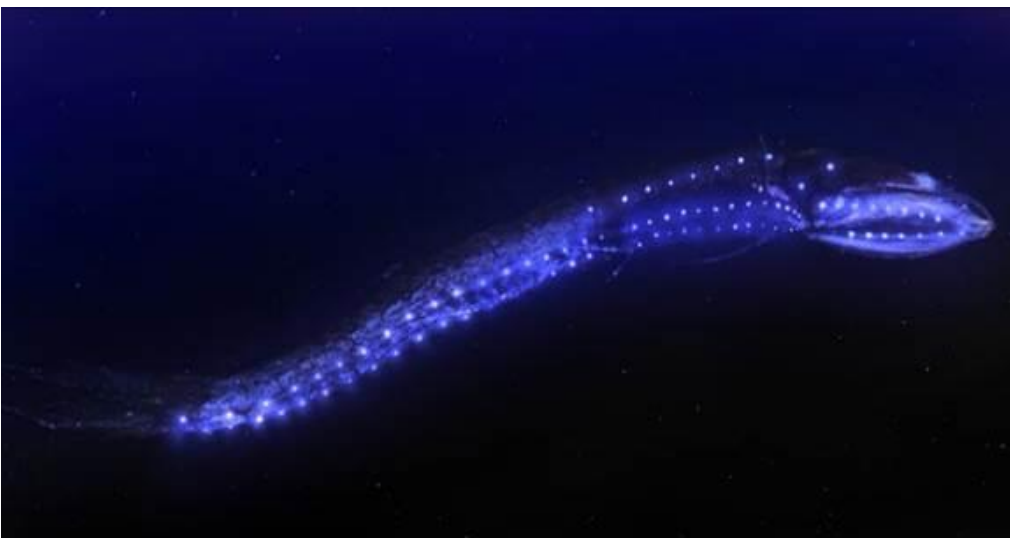


Fig. 7 – Macrofotografia dei fotofori d nel genere *Cyclothone* – ©DeepSeaPhotography.com

Dal punto di vista macroscopico i fotofori si presentano, nelle diverse specie, con morfologia differente. A livello microscopico si può notare invece una organizzazione piuttosto simile.

I fotociti si trovano, in genere, allocati all'interno di un compartimento che per alcune specie è denominato "camera fotogena", alla periferia della quale solitamente è localizzata una struttura, detta lente, la cui funzione è quella di concentrare le emissioni luminose verso l'esterno. L'intera camera fotogena, ed in alcuni casi la lente, sono circondate da uno strato di cellule, denominato riflettore, che possiede funzioni diottriche con il compito di impedire la dispersione dell'emissione luminosa convogliando i raggi, appunto, verso la lente.

Gli organi luminosi presentano articolata vascolarizzazione, che assicura il trofismo dell'organo, ed il loro controllo funzionale è garantito da complesse terminazioni nervose (Bassot, 1960 a, b; Cavallaro M. et al., 2016).

La caratteristica comune degli organi luminosi oggetto della tesi è rappresentata dalla loro natura ghiandolare e le cellule fotogene, dette fotociti, sono deputate alla produzione del substrato chimico precursore delle reazioni luminose. Tali cellule possono avere morfologia e struttura differente con nuclei spesso confinati in una zona ialina del citoplasma. Presentano un ergastoplasma molto sviluppato e granuli di secrezione con caratteristiche istochimiche (glicoproteine) diverse da specie a specie (Cavallaro M. et al., 2004). Embriologicamente i fotofori derivano dall'ectoderma e si formano esattamente come le ghiandole epidermiche, affossandosi secondariamente all'interno del derma (Mitchell, 1970; O'Day, 1972; Sturm, 1966, 1968, 1969).

Tra le strutture annesse si distinguono: una lente-filtro di natura ectodermica, come le cellule fotogene, uno strato gelatinoso di natura mesodermica, il riflettore, che racchiude le camere fotogene e la lente-filtro. L'organo è rivestito, nella maggior parte dei casi, dallo strato pigmentato ricco di granuli di melanina. Il riflettore in alcune specie è ricco di cristalli di guanina immersi in una matrice amorfa (Denton et al., 1969, 1970; Cavallaro M. et al., 2004).

Le cellule fotogene e quelle della lente si differenziano tardivamente ed in alcune specie tale differenziazione è minima, mentre in altre appare piuttosto marcata. Nella famiglia dei *Myctofidae* non sussiste un differenziamento della lente e tale deficit è colmato dal foglietto mesodermico che provvede a ricoprire l'organo a spese di una scaglia modificata (Edwards and Herring, 1977; Lawry, 1973).

In passato si è cercato di fornire un inquadramento strutturale sistematico degli organi luminosi presenti nei teleostei e per primo Bassot (1960 a, b, 1966) ha fornito il quadro più esaustivo sull'argomento. Ha descritto infatti tre classi differenti: i fotofori di tipo *Alfa*, di tipo *Beta* e di tipo *Gamma* (Fig. 8).

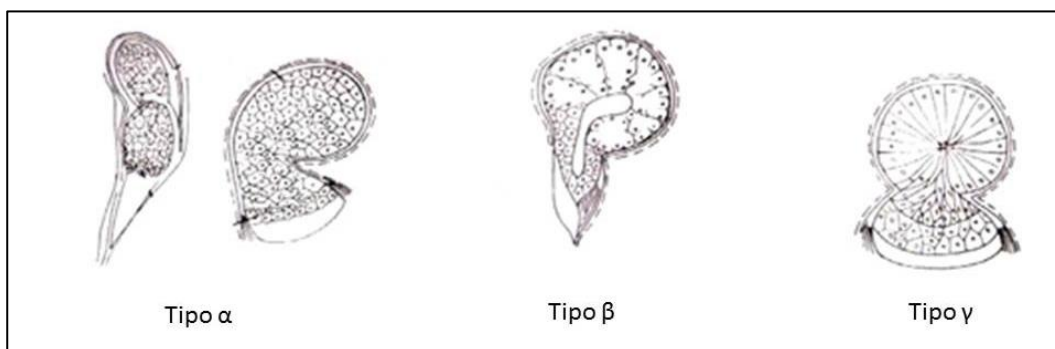


Fig. 8 – Schema della classificazione dei fotofori operata da Bassot (1960)

Il tipo Alfa è tipico della famiglia *Sternoptychidae* nei generi mediterranei quali *Argyropelecus* e *Maurolicus* (Cavallaro M. et al. 2004) non trattati nel presente studio; il tipo Beta è tipico della famiglia *Gonostomatidae* nei generi mediterranei quali *Gonostoma* e *Cyclothone*; il tipo Gamma è presente nella famiglia dei *Phosichthyidae* nei generi mediterranei quali *Vinciguerria* e *Ichthyococcus* ed è presente anche nella famiglia degli *Stomiidae* nei generi mediterranei quali *Chauliodus* e *Stomias*. I fotofori presenti invece nelle specie appartenenti alla famiglia dei *Mictophidae* non rientrano in questa peculiare classificazione a causa della loro struttura tipica e della loro caratteristica organizzazione. Tale catalogazione ancor oggi viene utilizzata per una sorta di inquadramento sistematico e per fornire la descrizione topografica delle varie componenti

funzionali anche se alcuni dati sono stati aggiornati da bibliografia recente (Cavallaro M. et al. 2015)

In linea generale la distribuzione topografica dei fotofori sul corpo dei pesci oggetto della tesi trova ancor oggi valida esplicazione negli schemi proposti da Harold (1994) per l'ordine Stomiiformes e da Paxton (1972) per l'ordine Myctophiformes. (Fig. 9 A e B)

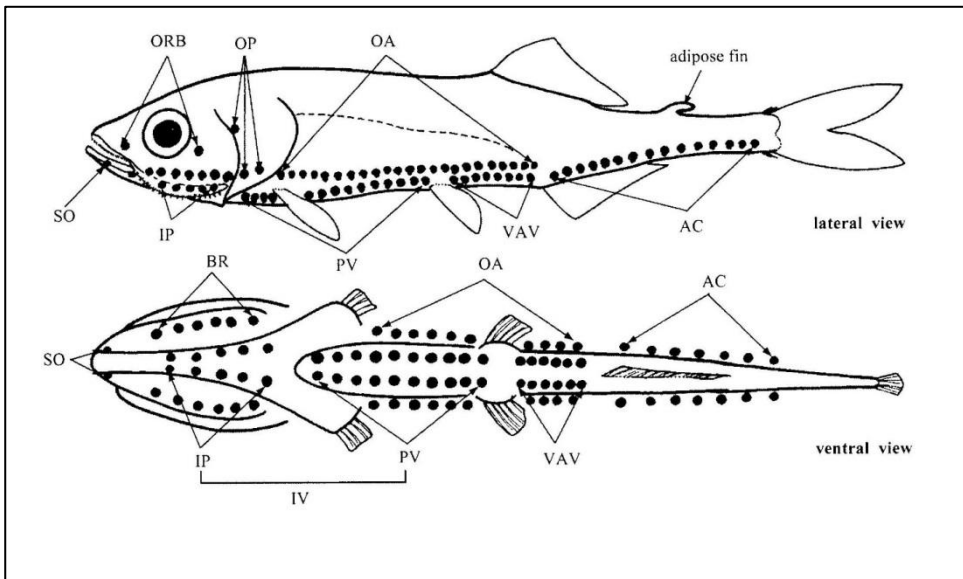


Fig. 9A - Schema topografico dei fotofori nei Stomiiformes secondo A.S. Harold - 1994

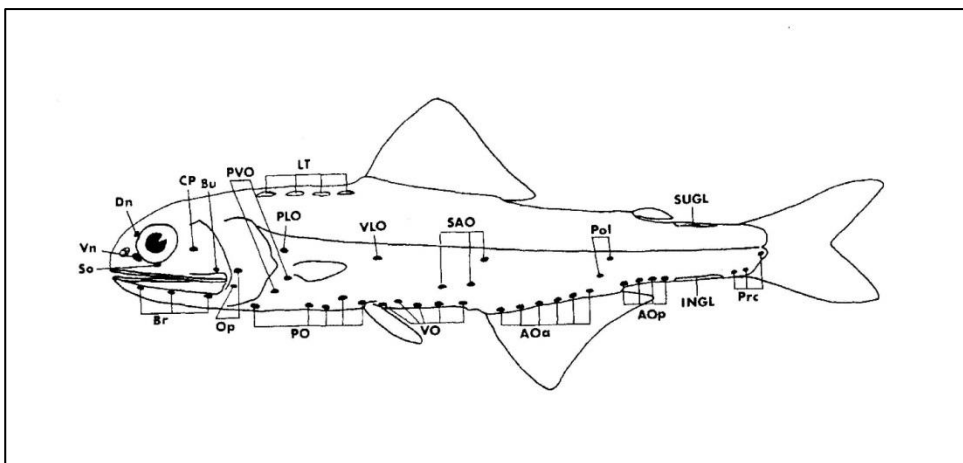


Fig. 9B - Schema topografico dei fotofori nei Myctophiformes secondo Paxton - 1972

3.2 ORDINE STOMIIFORMES, Cuvier 1816

A questo ordine appartengono specie di aspetto abbastanza difforme distribuiti in tutti i mari e gli oceani, compresi quelli polari. Sono quasi tutti di colore scuro e dotati di fotofori. Annoverano nel loro ambito tutta una serie di specie classificabili come meso e bati pelagiche. In linea generale la maggior parte delle famiglie è rappresentata da specie piuttosto allungate e con bocca grande armata di denti lunghi e acuminati. Fanno eccezione alcuni appartenenti alla famiglia *Sternoptychidae* come *Argyropelecus hemigymnus*, Cocco, 1829 che ha invece un aspetto molto diverso da quello qui descritto, con corpo molto alto ed estremamente appiattito lateralmente, con bocca ampia e pressoché verticale priva di denti o armata di denti piccolissimi ed occhi tubolari rivolti verso l'alto. (Tortonese, 1975; Helfman et al., 1997; Harold & Weitzman., 1996)

Nel Mediterraneo sono presenti le quattro famiglie:

Gonostomatidae

Phosichthyidae

Sternoptychidae (Fotofori tipo Alfa – generi e specie non trattate nel presente studio)

Stomiidae

3.2.1 Distribuzione e struttura dei fotofori dei *Gonostomatidae* (tipo β)

Generalità sulla famiglia

Si tratta di pesci generalmente di piccole dimensioni (5-10 cm) anche se eccezionalmente possono superare i 20 cm di lunghezza. Hanno corpo allungato e poco compresso ai lati con bocca piuttosto grande. Vivono a livelli batimetrici piuttosto elevati e vengono pescati accidentalmente nelle reti a strascico di grande profondità (Grey, 1964; Schaefer et al., 1986a; Harold & Weitzman, 1996) Non possiedono alcuna importanza commerciale ma giocano un importante ruolo nella catena alimentare poiché rappresentano una importante risorsa trofica per numerose specie ittiche

(Karakulak et al., 2009; Battaglia et al., 2013). Sono cosmopoliti, euribati e possono trovarsi spiaggiati massicciamente soprattutto in inverno ed inizio primavera (Tortonese, 1975). In Mediterraneo sono presenti solo tre specie: *Cyclothone pygmaea*, *Cyclothone braueri* e *Gonostoma denudatum*. Le ultime due oggetto del presente studio.

Distribuzione e struttura dei fotofori di *Cyclothone braueri*, Jespersen & Tåning, 1926

Il sistema fotogeno di *C. braueri* è costituito da 49 fotofori per ciascun lato distribuiti sul corpo dell'animale come segue:

Testa: 1 fotoforo orbitale ORB; 2 opercolari OP e, solitamente, 9 fotofori branchiostegali BR. Badcock (1984a) ha riferito che la serie BR potrebbe variare da 8 a 10. Sono assenti i fotofori accoppiati vicino alla sinfisi della mascella inferiore SO.

Corpo: possiede due file parallele: una ventrale PV costituita da 13 fotofori e una laterale OA costituita da 7 fotofori. Tra le pinne ventrali e le anali sono presenti 4 fotofori disposti su una singola fila VAV, seguita da un'altra di 13 fotofori AC che si distribuiscono tra la pinna anale e la caudale.

La struttura dei fotofori di *C. braueri* osservata mediante microscopio ottico ha evidenziato due diverse parti funzionali: una ghiandola, costituita da cellule fotogene (fotociti) coinvolte nel processo di produzione del substrato necessario per la reazione luminosa ed una costituita dai cosiddetti "annessi diottrici" (lente, riflettore e strato pigmentato) coinvolti nell'importante funzione di trasferire la luce al di fuori del fotoforo. La lente è localizzata ventralmente alla camera fotogena, separata da uno strato molto sottile di tessuto connettivo evidenziato dalla colorazione tricromica di Masson (colore blu). Un altro strato spesso di tessuto connettivo separa il fotoforo dagli strati di tessuto muscolare sottostanti (Fig. 10).

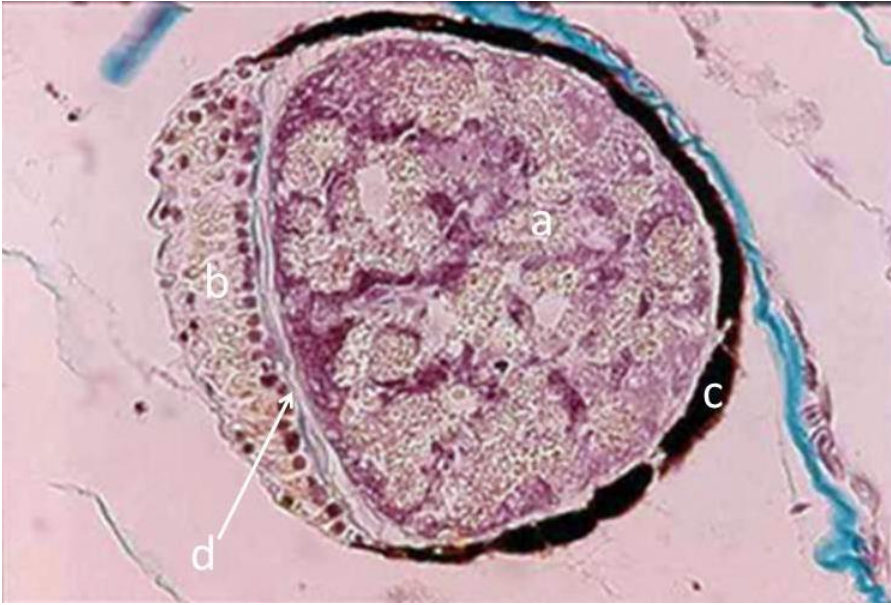


Fig. 10 - Sezione longitudinale di un fotoforo di *C. braueri* che mostra (a) fotociti, (b) lente, (c) riflettore e (d) strato connettivo colorato in blu. (Tricromica di Masson 40 X).

L'osservazione al microscopio elettronico ha messo in evidenza la struttura dei fotociti che possiedono forma poliedrica globulare e sono distribuiti adiacenti l'uno all'altro all'interno della camera fotogena. Il loro citoplasma è interamente occupato da granuli di secrezione sferici ed elettrondensi di dimensioni variabili e da reticolo endoplasmatico rugoso (RER). Nel citoplasma sono osservabili, inoltre, vacuoli, probabilmente deputati a ricevere il substrato secreto (Fig. 11A e B).

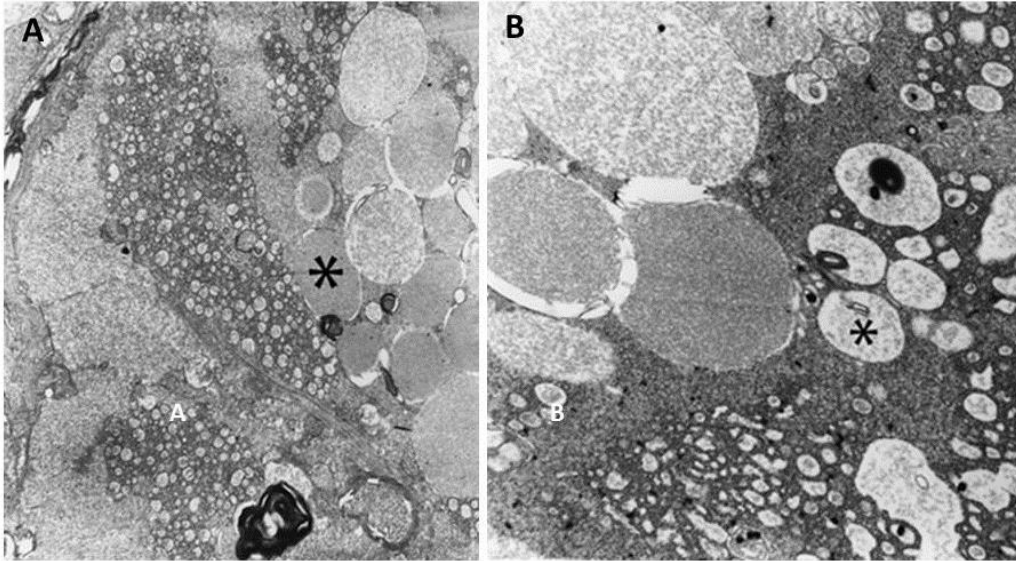


Fig. 11 A - Microfotografia di fotociti di *C. braueri* che mette in evidenza i granuli sferici e elettrondeni (asterisco) di dimensioni variabili (5000 X).

Fig. 11 B - Microfotografia di fotociti di *C. braueri* che mostra la presenza di vacuoli (asterisco), pronti a ricevere il substrato secreto. (10000 X).

La lente è costituita da cellule piuttosto adese senza una forma definita disposte in diversi strati, e mostrandoti nuclei arrotondati (Fig. 12).

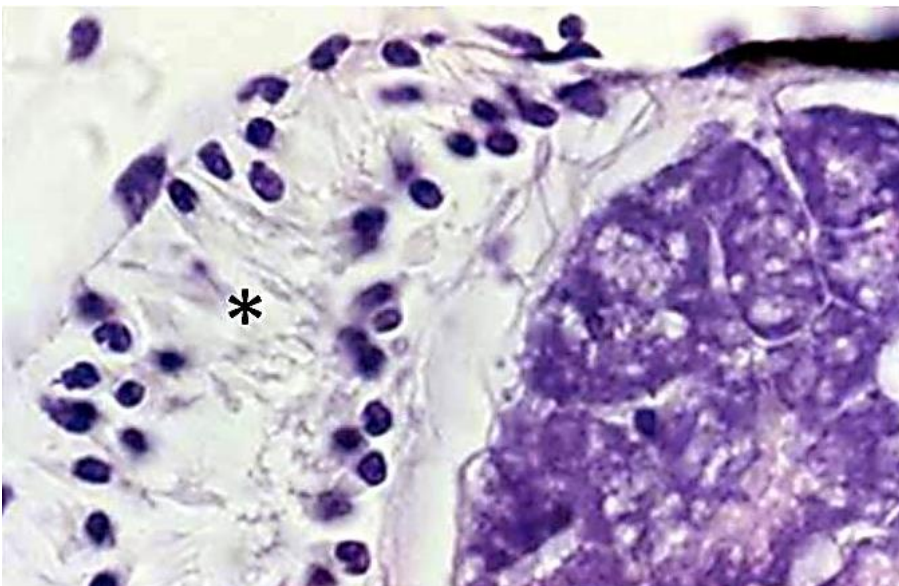


Fig. 12 - sezione longitudinale di fotoforo di *C. braueri* in cui è possibile osservare la lente (asterisco) costituita da una serie di cellule disposte in più strati con nuclei arrotondati. (Ematossilina eosina $\times 100$).

Infine in figura 13 è possibile osservare i particolari della struttura del riflettore e dello strato pigmentato, che lo circonda. Queste strutture appaiono riempite di mucopolisaccaridi e granuli di melanina

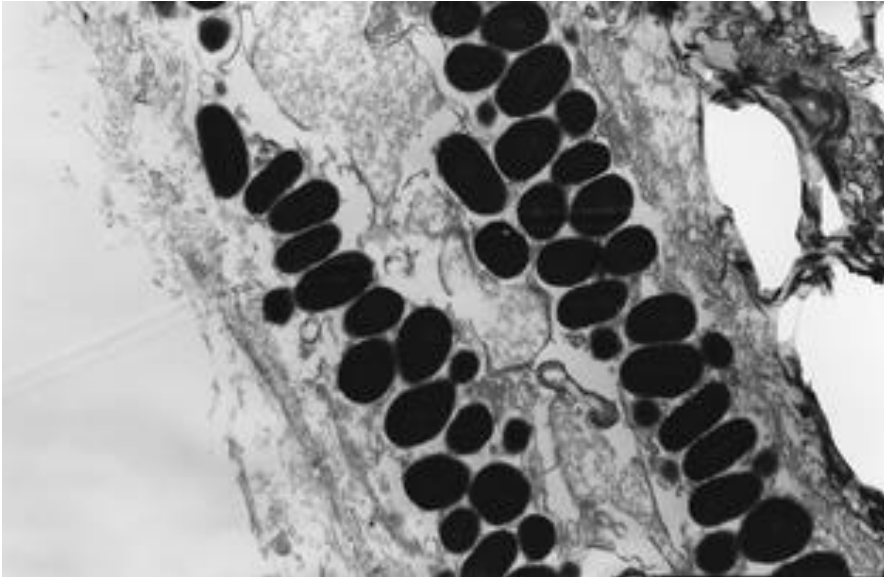


Fig. 13 – Microfotografia che mostra l'ultrastruttura del riflettore e dello strato pigmentato con i tipici granuli di melanina (5000 X)

Distribuzione e struttura dei fotofori di *Gonostoma denudatum*, Rafinesque, 1810

Il sistema fotogeno di *G. denudatum* è costituito, nell'adulto, da 67 fotofori per ciascun lato distribuiti sul corpo dell'animale come segue:

Testa: 1 suborbitale SO, 1 orbitale ORB, 3 opercolari OP, 9 branchiostegali BR, sono presenti anche 16 fotofori della serie IP.

Corpo: possiede due file parallele nella regione ventrale. Nello specifico 13 fotofori ventro-laterali OA, tra l'inserzione delle pinne ventrali e l'origine dell'anale possiede 5 fotofori VAV. Dall'inserzione della pinna anale e per tutto il decorso del peduncolo caudale possiede 19 fotofori della serie AC.

La struttura del fotoforo di *G. denudatum* mostra una organizzazione del tutto peculiare nell'ambito della famiglia di appartenenza con caratteristiche molto simili tra i generi. Infatti,

anche in questa specie, si osservano una camera fotogena piuttosto voluminosa ed i due annessi diottrici: la lente e il riflettore. La camera fotogena e la lente sono collegate da un collettore in cui i fotociti convogliano il loro prodotto di secrezione (Fig. 14).



Fig. 14 - Sezione longitudinale di fotoforo di *G. denudatum* in cui si osservano: fotociti (a); lente (b); collettore camera fotogena-lente (c); riflettore (d). (Ematossilina eosina 10 X)

La camera fotogena, osservata a basso ingrandimento, presenta un aspetto labirintico tracciato da sottili trame connettivali. (Fig. 14). A più forte ingrandimento si evidenzia una struttura ghiandolare di tipo acinoso. Tali acini appaiono di forma pressoché sferica, talora allungata (Fig. 15).

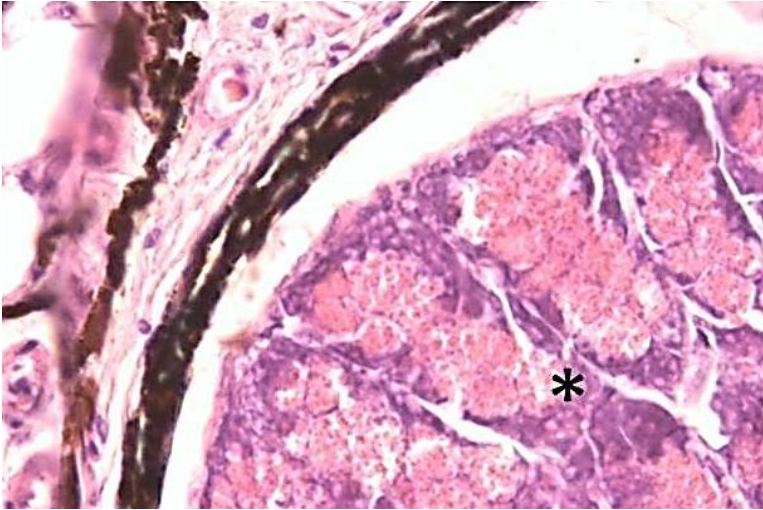


Fig. 15 - Sezione longitudinale di fotoforo di *G. denudatum* in cui si osservano i fotociti (asterisco), ripieni di granuli di secrezione, disposti ordinatamente all'interno della camera fotogena (Ematossilina eosina 40 X)

Le cellule fotogene (fotociti), rappresentanti le unità secernenti dell'acino, si presentano di forma pressoché regolare ed organizzati in cordoni ordinati in senso radiale verso il centro della camera stessa. Presentano una intensa basofilia nella parte basale mentre la porzione apicale presenta una colorazione variabile in relazione ad artefatti tecnici legati all'allestimento del preparato istologico a conferma dell'attività secernente svolta. Il secreto viene convogliato all'interno di un lume centrale della camera fotogena stessa per essere successivamente incanalato verso la lente in accordo con Bassot (1960 a, b). Fig. 16



Fig. 16 – Sezione longitudinale della camera fotogena di un fotoforo di *G. denudatum* in cui è possibile identificare la presenza di un lume centrale per la raccolta del secreto. (Ematossilina-eosina 20 X).

La lente, disposta come uno scudo a ricoprire la parte inferiore del fotoforo, è costituita da cellule, con nuclei rotondeggianti, immerse in abbondante matrice extracellulare di natura gelatinosa. (Fig. 17).

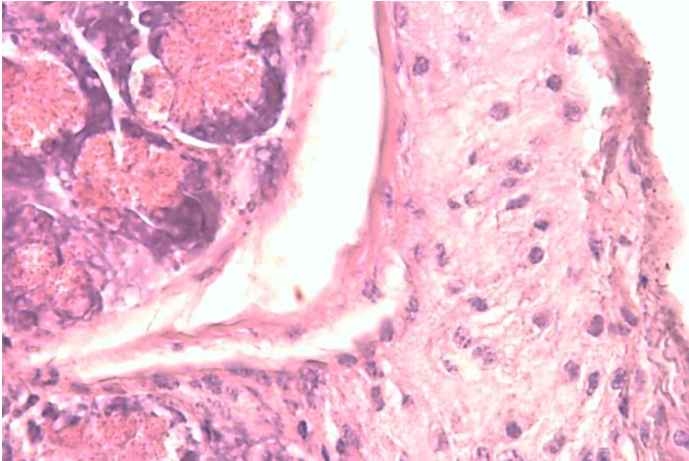


Fig. 17 - Sezione longitudinale della lente del fotoforo di *G. denudatum* (Ematossilina eosina 40 X)

Il riflettore si presenta come uno strato contiguo che avvolge l'intero organo. È costituito da uno strato organizzato in piastre diottriche pigmentate, impilate in maniera compatta le une alle altre al fine di evitare la dispersione dell'onda luminosa. Tale struttura è anche osservabile in *Gonostoma elongatum*, Gunter, 1878 (Copeland, 1991) specie affine ma non oggetto del presente studio. (Fig. 18).

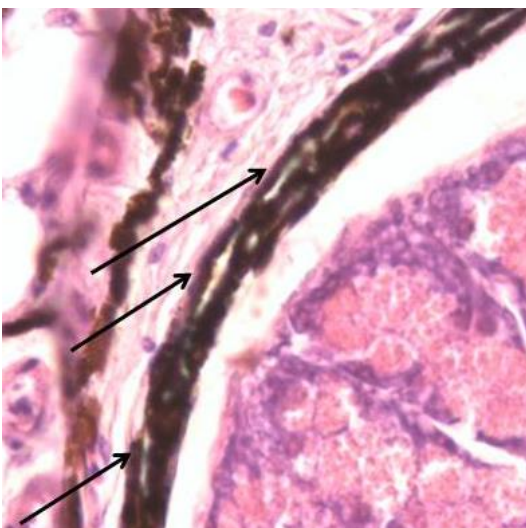


Fig. 18 - Sezione longitudinale del riflettore del fotoforo di *G. denudatum*. Le frecce indicano l'organizzazione delle piastre diottriche contigue (Ematossilina-eosina 40 X)

3.2.2 Distribuzione e struttura dei fotofori dei *Phosichthyidae* (tipo Υ)

Generalità sulla famiglia

Sono pesci simili ai *Gonostomatidae* tanto che in passato le due famiglie erano riunite (Badcock, 1984 b; Grey, 1964; Schaefer et al., 1986 b; Parin & Borodulina, 1990). Hanno dimensioni piuttosto modeste e tra le specie presenti in Mediterraneo che sono: *Ichthyococcus ovatus*, *Vinciguerria attenuata* e *Vinciguerria poweriae* nessuna supera i 10 cm. di lunghezza.

Anche per questi pesci le catture sono totalmente occasionali per cui non hanno valore economico. Spiaggiano regolarmente lungo le coste dello Stretto di Messina (Battaglia et al., 2017; Tortonese, 1975).

Relativamente allo studio della struttura degli organi luminosi dei *Phosichthyidae*, sono state prese in considerazione, per il presente studio, le specie *Ichthyococcus ovatus* e *Vinciguerria attenuata*.

Distribuzione e struttura dei fotofori di *Ichthyococcus ovatus*, Cocco, 1838

Il sistema fotogeno di *I. ovatus*, nell'individuo adulto, è costituito da 85-92 fotofori per ciascun lato distribuiti sul corpo dell'animale come segue:

Testa: 2 orbitali ORB e 3 opercolari OP. Sulla mandibola sono presenti tra 10 e 12 fotofori branchiostegali BR.

Corpo: nella fascia ventrale sono presenti 25 fotofori che si distribuiscono tra il vertice della mascella e l'inserzione della pinna ventrale e vengono classificati come appartenenti alla serie IV anche se sconfinano nella regione del capo. La serie laterale OA è composta da 25 fotofori per lato. Completano il quadro le serie ventro-caudali formate da una fila di 25 fotofori VAV + AC.

I fotofori di *I. ovatus* sono costituiti da una camera fotogena contenente i fotociti, dalla lente, dal riflettore e dallo strato pigmentato. Lente, riflettore e strato pigmentato, come in tutte le altre specie studiate, svolgono funzioni diottriche. (Fig. 19).

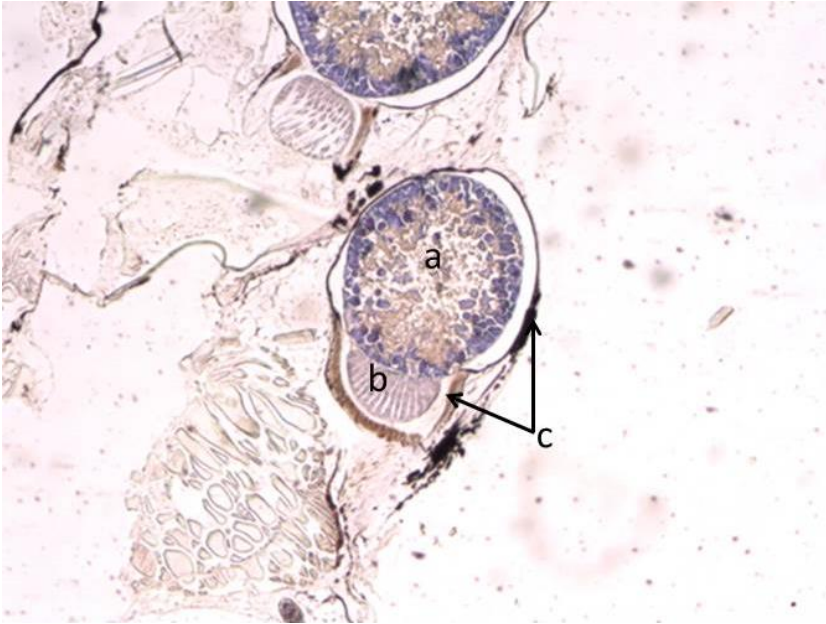


Fig. 19 – Sezione longitudinale di fotofori di *I. ovatus* che mostra (a) camera fotogena, (b) lente, (c) riflettore e strato pigmentato. (Ematossilina – eosina 2,5 X).

La camera fotogena, a bassi ingrandimenti, appare di aspetto circolare ed al suo interno i fotociti si dispongono perifericamente, in maniera regolare, adesi alle pareti della stessa. (Fig. 20).



Fig. 20 - Sezione trasversale della camera fotogena del fotoforo di *I. ovatus*. (a) fotociti, (b) lume della camera pieno di secreto (Ematossilina-eosina 10 X).

A più forti ingrandimenti i fotociti mostrano l'accumulo dei granuli solo nella loro porzione apicale rivolta verso il "lume" della camera fotogena così da poter determinare una sorta di polarizzazione della cellula come avviene nelle ghiandole apo-merocrine. Il prodotto della secrezione viene riversato al centro della camera fotogena. (Fig. 21).

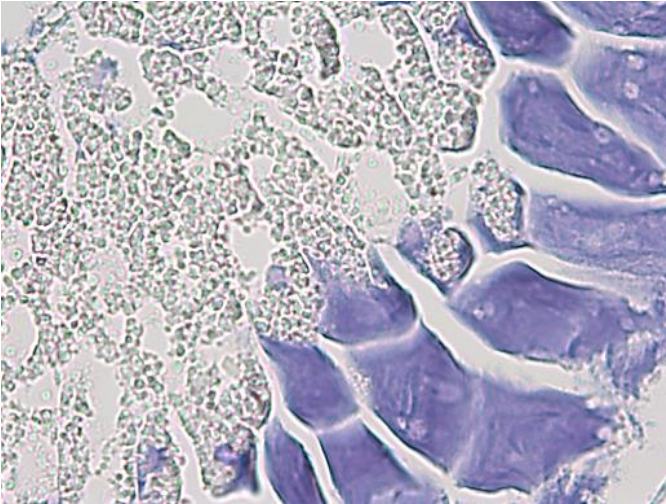


Fig. 21 – Sezione trasversale della camera fotogena del fotoforo di *I. ovatus* con particolare della connotazione apo-merocrina dei fotociti. (Ematossilina-eosina 40X).

La lente si presenta a forma di calotta semilunare disponendosi in corrispondenza dell'apice inferiore della camera fotogena ed è costituita da cellule disposte a formare cordoni a delimitare aree con orientamento radiale contenenti cellule di forma stellata probabilmente di natura mesenchimale, immerse in una matrice extracellulare amorfa. (Fig. 22 A e B).

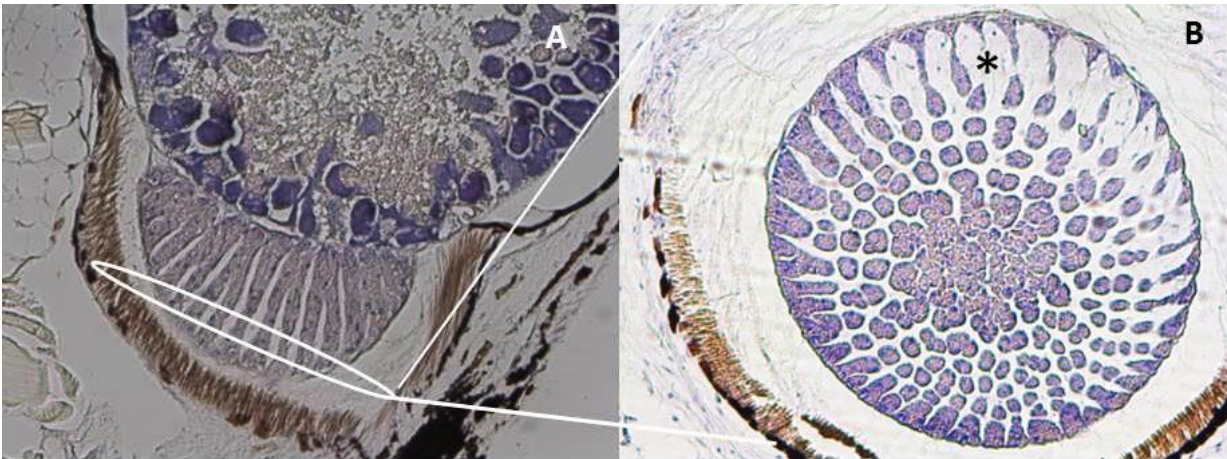


Fig. 22 A - Sezione longitudinale della lente di *I. ovatus* (Ematossilina-eosina 2,5X).

Fig. 22 B - Sezione trasversale della lente di *I. ovatus*. Sono visibili le cellule di probabile natura mesenchimale (asterisco). (Ematossilina-eosina 10 X).

Il riflettore avvolge l'intero organo ma è organizzato in maniera differente a seconda che avvolga la camera fotogena o la lente. In quest'ultimo caso presenta infatti uno spessore più ampio e meno compatto costituito da sub unità filamentose parallele.

All'esterno di esso si sviluppa lo strato pigmentato che avvolge interamente l'organo. (Fig. 23).

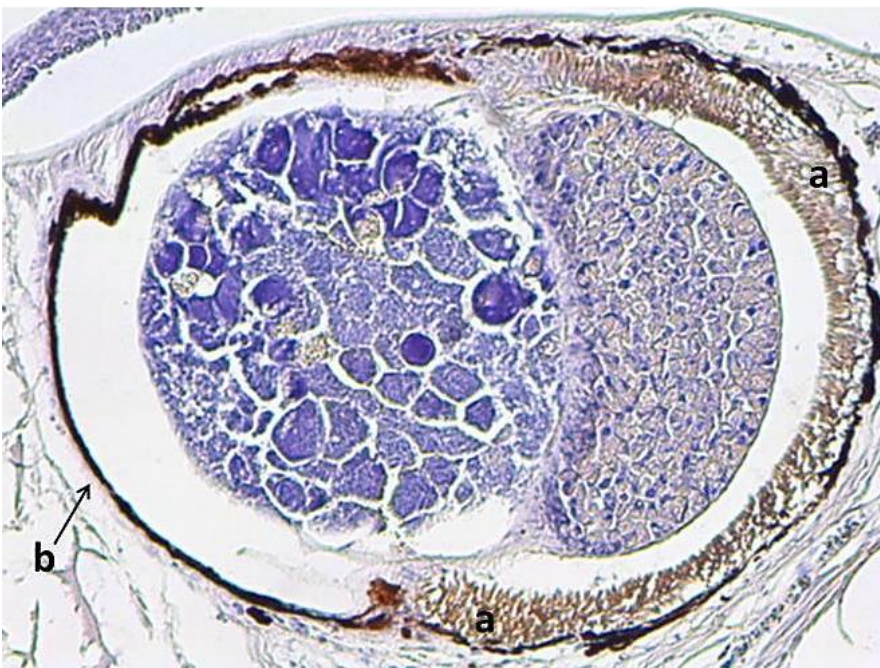


Fig. 23 - Sezione longitudinale di fotoforo di *I. ovatus* in cui si osservano il riflettore (a) e lo strato pigmentato (b). (Ematossilina-eosina 10X).

Distribuzione e struttura dei fotofori di *Vinciguerria attenuata*, Cocco, 1838

Il sistema fotogeno di *V. attenuata* è costituito, nell'animale adulto, da circa 80 fotofori per ciascun lato distribuiti sul corpo dell'animale come segue:

Testa: 2 orbitali ORB, 3 opercolari OP e 8 branchiostegali BR.

Corpo: 23 fotofori appartenenti alla serie ventrale non uniformemente divisi e distinguibili tra IP e PV. Stessa cosa accade per le serie laterali che annoverano 23 fotofori appartenenti ai due raggruppamenti OV e VAL. Ci sono anche 7 fotofori della serie VAV. La serie caudale AC, infine, comprende 14 fotofori.

I fotofori di *V. attenuata* sono costituiti da una camera fotogena contenente i fotociti, dalla lente-filtro, dal riflettore e dallo strato pigmentato. Nella camera fotogena è possibile identificare, in base alle affinità tintoriali ed alla organizzazione cellulare, una porzione più esterna o corticale ed una, più interna, o midollare. La porzione corticale si caratterizza per la presenza di aggregati cellulari intensamente basofili distanziati tra loro intercalati in un sistema labirintico di convogliamento del prodotto della loro secrezione che si canalizza eccentricamente verso la lente-filtro. (Fig. 24).

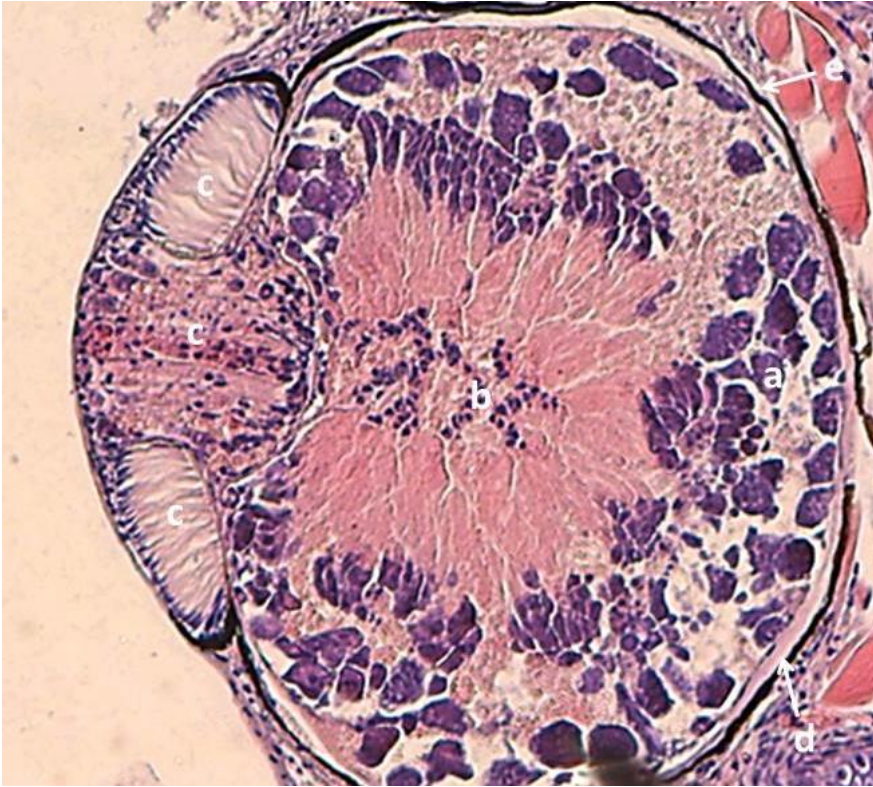


Fig. 24 - Sezione longitudinale del fotoforo di *V. attenuata*: (a) zona corticale della camera fotogena, (b) zona midollare della camera fotogena, (c) lente-filtro, (d) riflettore, (e) strato pigmentato. (Ematossilina-eosina 10X).

Osservati a forte ingrandimento, i fotociti di *V. attenuata* poggiano su una membrana basale e mostrano l'accumulo dei granuli di secrezione solo in posizione apicale a sottolineare una modalità di secrezione di tipo apo-merocrina. (Fig. 25).

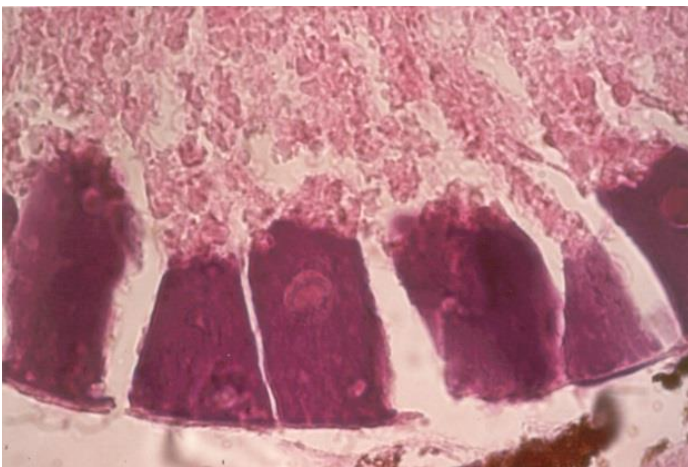


Fig. 25 – sezione longitudinale di fotociti di *V. attenuata* in cui si evidenzia la particolare connotazione apo-merocrina delle cellule (Ematossilina-eosina 40X).

La lente-filtro, si presenta, anche in questa specie, a forma di calotta rotondeggiante, tuttavia di aspetto peculiare. È possibile infatti individuare due porzioni principali: una centrale (la lente vera e propria) con cellule disposte in cordoni paralleli così come riscontrato in *I. ovatus*, l'altra di struttura laminare che si dispone ad avvolgerla completamente "a ciambella". (Fig. 26).

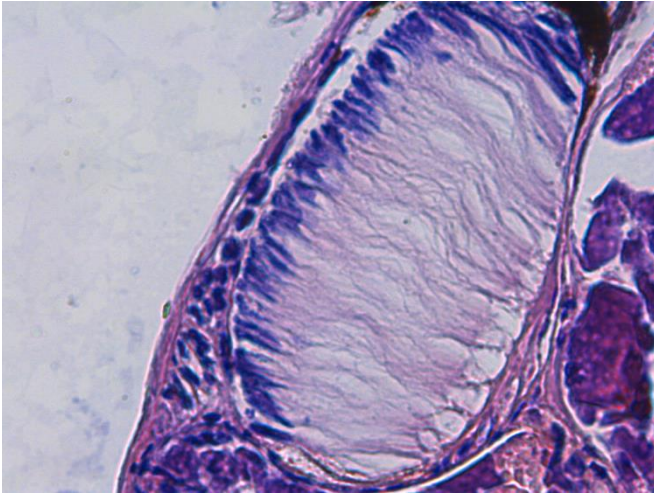


Fig. 26 – particolare della sezione longitudinale della lente di *V. attenuata* in cui è messa in evidenza la struttura laminare che avvolge la lente centrale (Ematossilina-eosina 40X).

Tra la lente e la camera fotogena si interpone un tralcio di tessuto connettivo (Fig. 27).

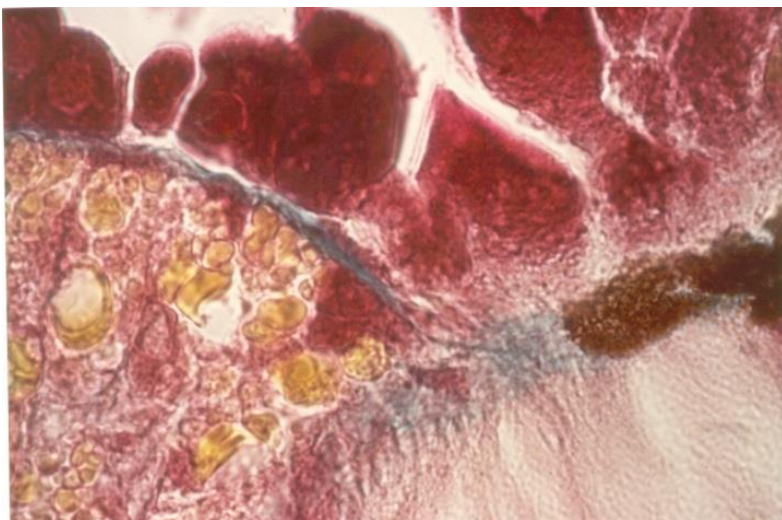


Fig. 27 - Sezione longitudinale del fotoforo di *V. attenuata* in cui è visibile il punto di collegamento tra i due comparti costituenti la camera fotogena costituito da tessuto connettivo colorato in blu. (Tricromica di Masson 40X).

Il riflettore e lo strato pigmentato avvolgono l'intero organo. (Fig. 28).

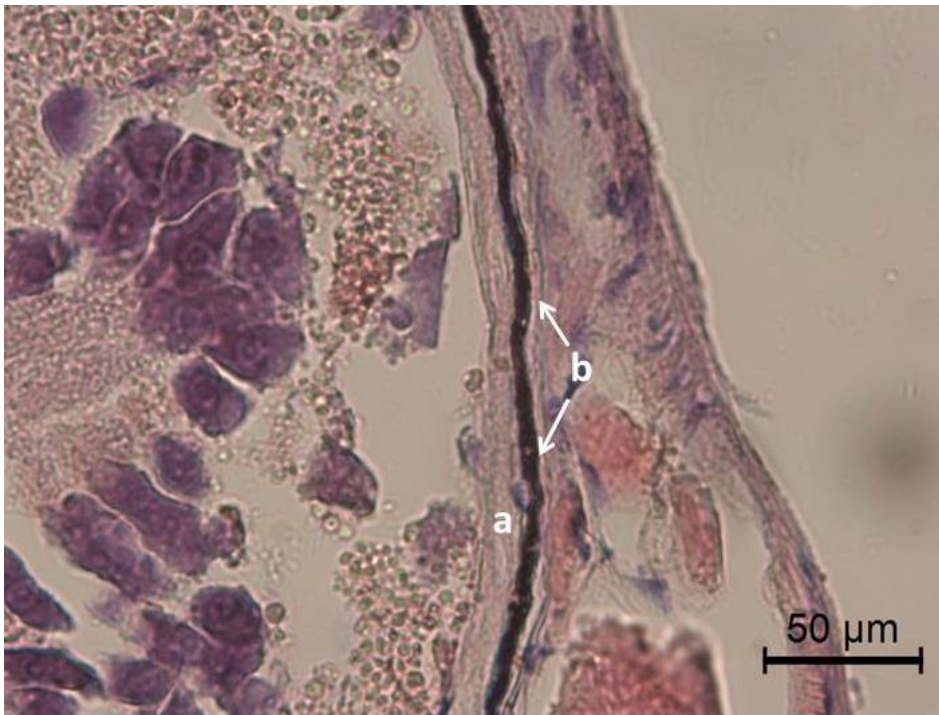


Fig. 28 – Sezione longitudinale di fotoforo di *V. attenuata* in cui sono distinguibili: (a) riflettore, (b) strato pigmentato (Ematossilina – eosina 40X).

3.2.3 Distribuzione e struttura dei fotofori degli *Stomiidae* (tipo Υ)

Generalità sulla famiglia

Sono pesci di forma generalmente allungata e compressa ai lati. Difficilmente superano i 20 cm. di lunghezza e possiedono bocche molto dimensionate ed armate di denti spesso lunghi ed affilati. Conducono vita meso e batipelagica e sono per lo più sprovvisti di squame. Sono muniti di fotofori e di appendici quali barbigli dotati anch'essi di organi luminosi (Costa, 1991; Harold, & Weitzman, 1996; Gibbs, 1969, 1986; Morrow, 1964) Spiaggiano regolarmente lungo le coste dello Stretto di Messina (Battaglia et al., 2017; Tortonese, 1975).

Distribuzione e struttura dei fotofori di *Chauliodus sloanei*, Bloch & Schneider, 1801

Il sistema fotogeno di *C. sloanei* è costituito, nell'adulto, da circa 107 fotofori per ciascun lato distribuiti sul corpo dell'animale come segue:

Testa: è presente 1 fotoforo suborbitale SO e fino a 10 branchiostegali BR.

Corpo: sono presenti 9 fotofori della serie IP, 20 delle serie PV+OV, 26 della serie VAL e 27 della serie VAV. Completano 14 fotofori AC.

I fotofori di *C. sloanei* sono formati da una camera fotogena, all'interno della quale si trovano le cellule luminose (fotociti) e da vari annessi diottrici quali la lente, il filtro, il riflettore, lo strato pigmentato e il corpo gelatinoso. (Fig. 29).



Fig. 29 – Sezione longitudinale di un fotoforo di *C. sloanei* in cui sono messi in evidenza: (a) camera fotogena, (b) lente, (c) filtro, (d) riflettore, (e) strato pigmentato, (f) corpo gelatinoso (Ematossilina – eosina 10X).

La camera fotogena è piuttosto ampia, di forma circolare con organizzazione cellulare di tipo radiale. (Fig. 30 A e B).

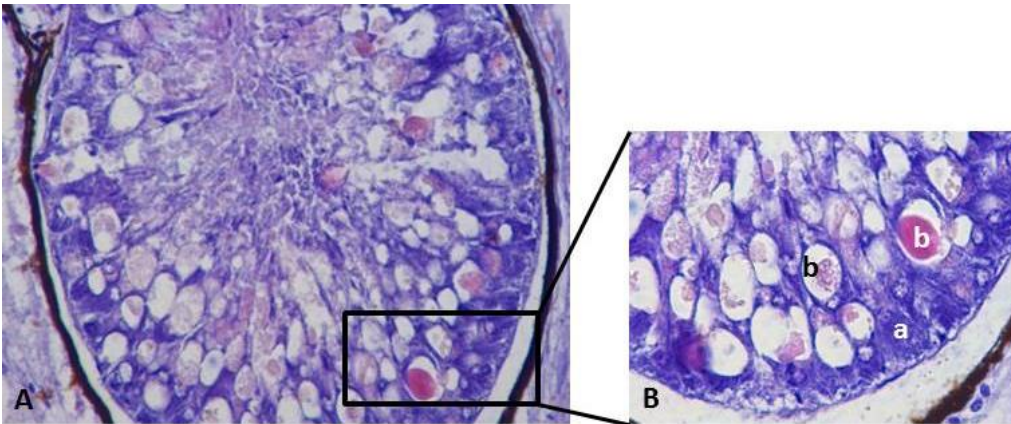


Fig. 30 – Sezione longitudinale della camera fotogena del fotoforo di *C. sloanei* in cui si evidenziano i fotociti (a) ed i loro prodotti della secrezione (b). (Fig. A Ematossilina – eosina 20X; Figura B Ematossilina – eosina 40X).

I fotociti, disposti alla periferia riversano il prodotto della loro secrezione all'interno di vescicole, spesso confluenti tra loro, che convogliano il secreto verso il centro della camera che a sua volta viene diretto verso la lente attraverso un sistema canalicolare. (Fig. 31).

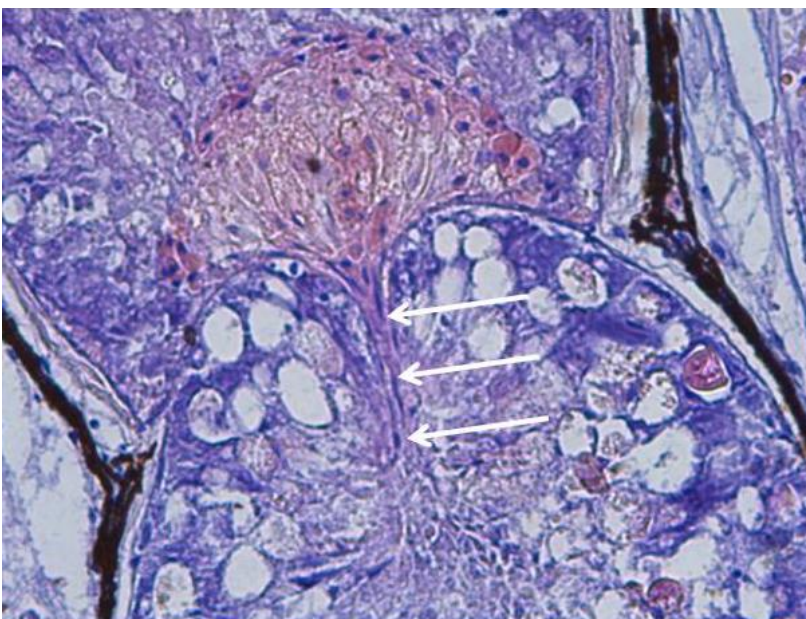


Fig. 31 – Sezione longitudinale del fotoforo di *C. sloanei* in cui è evidente il sistema canalicolare (freccie). (Ematossilina – eosina 20X).

La lente di forma semilunare, in sezione longitudinale, si dispone all'apice inferiore della camera fotogena con la quale entra in rapporto mediante il suddetto canale. Appare costituita da cellule

poliedriche piuttosto compatte con nuclei ben evidenti e citoplasma finemente granulare disposti in periferia e da cellule in via di degenerazione, con nuclei picnotici e membrana cellulare lisata. Il secreto cellulare viene così riversato nella porzione centrale della lente. (Fig. 32).

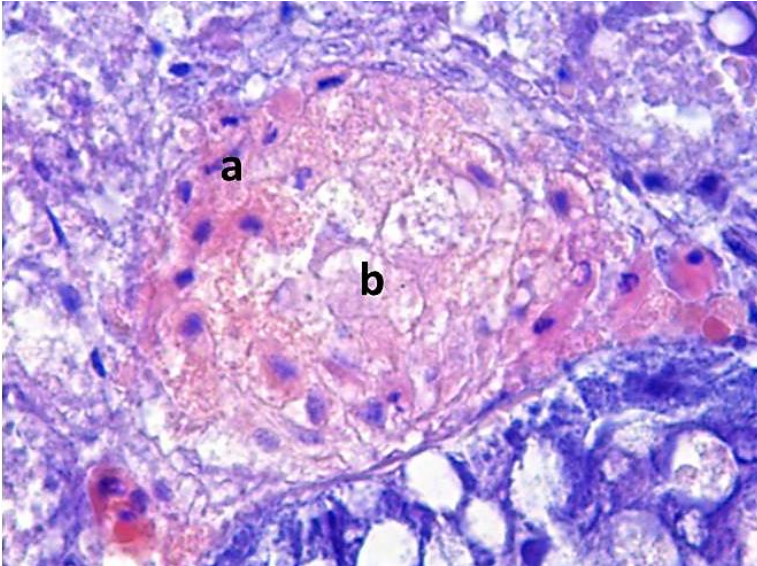


Fig. 32 – Sezione longitudinale della lente del fotoforo di *C. sloanei* in cui si evidenziano i due tipi di cellule che la compongono: (a) cellule poliedriche, (b) cellule in via di degenerazione. (Ematossilina – eosina 40X).

Attorno a questa struttura, avvolgendola per intero, si colloca il filtro, un annesso diottrico non sempre presente nei fotofori di altre specie. È costituito da cellule piuttosto voluminose ordinate in serie parallele che sembrano avere anch'esse una funzione ghiandolare secretoria, oltre che diottrica, poiché al microscopio ottico risultano ripiene di granuli di secrezione. (Fig. 33).

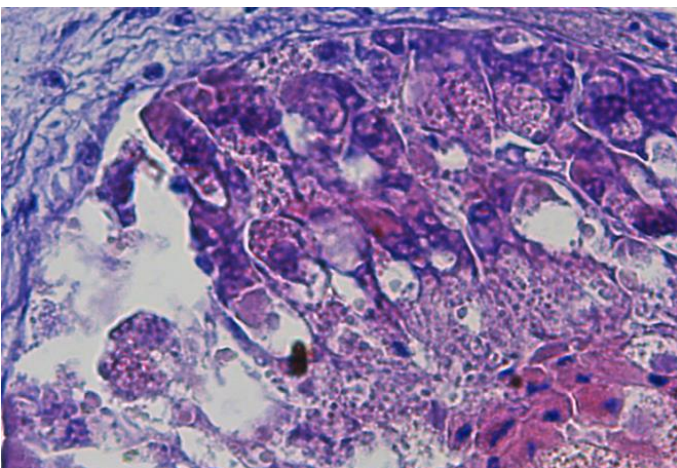


Fig. 33 – Sezione longitudinale del filtro del fotoforo di *C. sloanei*. (Ematossilina – eosina 40X).

Il corpo gelatinoso è l'annesso diottrico posto in posizione più distale nel fotoforo; circonda la lente ed il filtro ed è limitato, esternamente, dalla membrana basale dell'epitelio generale di rivestimento colmando, integralmente, lo spazio esistente tra essi.

Le cellule che lo costituiscono sono piuttosto ammassate e le membrane cellulari sono molto difficili da distinguere a causa dell'accumulo di una sostanza fondamentale mucoide. I nuclei sono di forma discoidale e sono orientati nello stesso senso delle cellule. (Fig. 34).

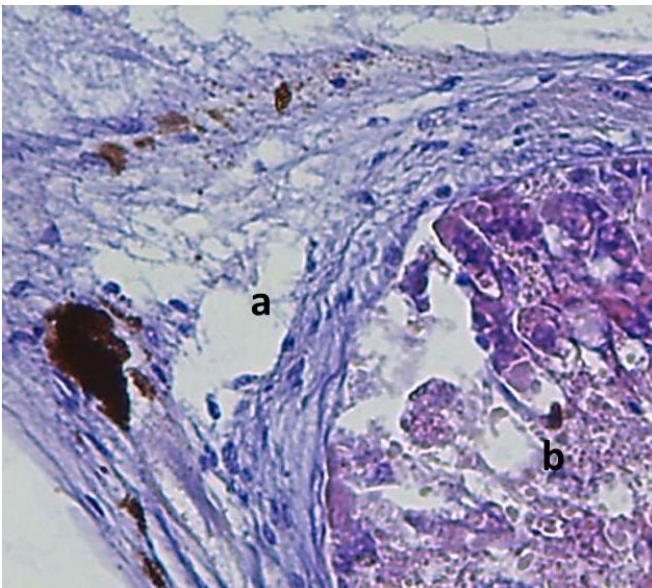


Fig. 34 – Sezione longitudinale del corpo gelatinoso del fotoforo di *C. sloanei*. (a) corpo gelatinoso, (b) filtro (Ematossilina – eosina 40X).

Il riflettore e lo strato pigmentato avvolgono l'intero organo al fine di isolare la camera fotogena e la lente-filtro da stimoli esterni oltre ad evitare la dispersione dei raggi luminosi emessi dal fotoforo stesso nelle varie direzioni. (Fig. 35).

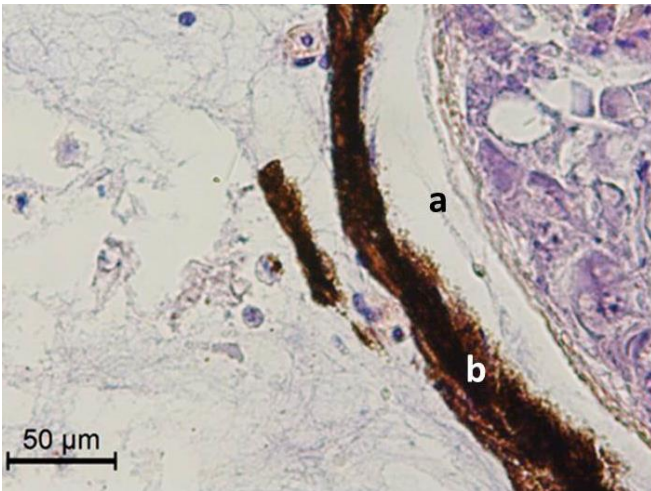


Fig. 35 – Sezione longitudinale del filtro e dello strato pigmentato del fotoforo di *C. sloanei*. (a) riflettore, (b) strato pigmentato (Ematossilina – eosina 40X).

Distribuzione e struttura dei fotofori di *Stomias boa*, Risso, 1810

Il sistema fotogeno di *S. boa* è costituito da circa 118 fotofori per ciascun lato distribuiti sul corpo dell'animale come segue:

Testa: sono presenti: 1 grosso fotoforo suborbitale SO ed un fotoforo sull'apice distale del barbiglio presente sul mascellare inferiore.

Corpo: sono presenti 4 fotofori della serie IP, 39 delle serie PV, 9 della serie VAV e 47 della serie OA. Completano 18 fotofori AC.

I fotofori di *S. boa* hanno struttura simile a quella dei fotofori di *C. sloanei* anche se non si apprezza, dall'esame microscopico, una netta distinzione tra i vari comparti dell'organo. Da un'osservazione al microscopio ottico si evidenzia la presenza di due camere principali riconducibili alla camera fotogena e alla lente – filtro avvolte da riflettore e strato pigmentato.

Non si evince la presenza di un corpo gelatinoso. (Fig. 36).

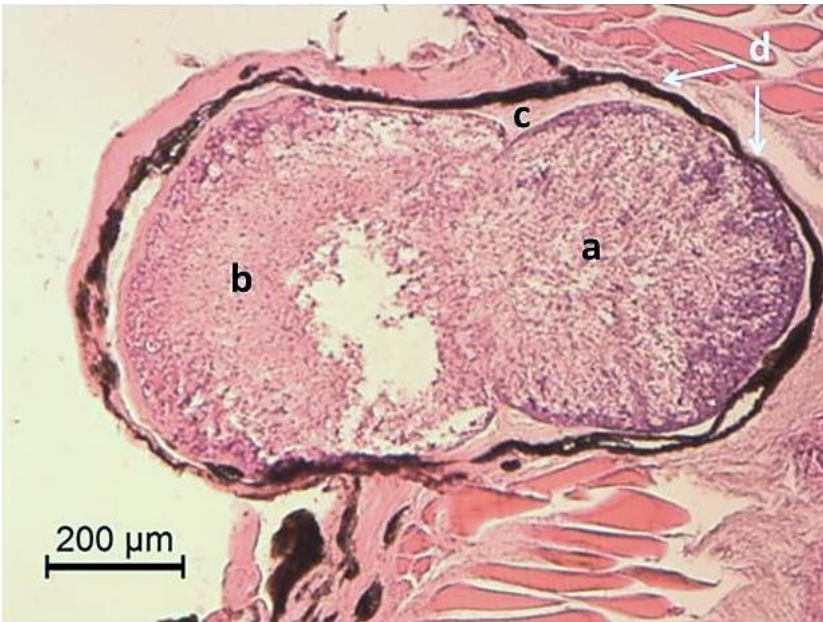


Fig. 36 – Sezione longitudinale di un fotoforo di *S. boa* in cui sono messi in evidenza: (a) camera fotogena, (b) lente-filtro, (c) riflettore, (d) strato pigmentato. (Ematossilina – eosina 10X).

La camera fotogena accoglie al suo interno i fotociti che, disposti in periferia, convogliano il prodotto della loro secrezione al centro della stessa per la successiva canalizzazione verso la lente – filtro. Quest’ultima si caratterizza per le sue cellule con disposizione cordonale ed orientate verso il lume. (Fig. 37).

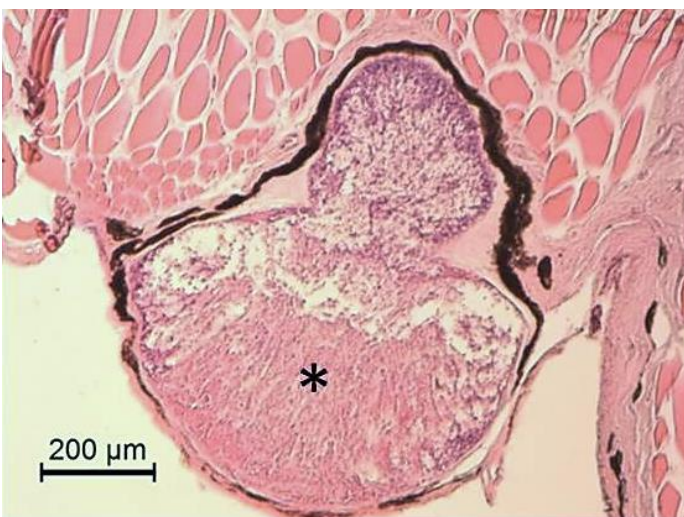


Fig. 37 - Sezione longitudinale di un fotoforo di *S. boa* . Si osserva la caratteristica disposizione cordonale delle cellule orientate verso il lume centrale (asterisco). (Ematossilina – eosina 10X).

Riflettore e strato pigmentato sono ben identificabili e definiti. Si presentano come due strati adesi che avvolgono interamente il corpo del fotoforo con duplice funzione diottrica e di isolamento-protezione dell'organo. Il riflettore si presenta costituito da materiale fibrillare e compatto e si trova a stretto contatto con i fotociti. Lo strato pigmentato avvolge il riflettore presentandosi come uno strato di colore scuro probabilmente per la presenza di melanina. (Fig. 38).

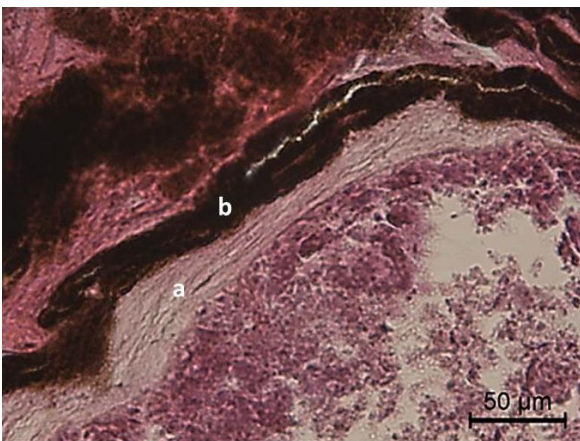


Fig. 38 - Sezione longitudinale del particolare di un fotoforo di *Stomias boa* in cui si osservano chiaramente: (a) riflettore, (b) strato pigmentato. (Ematossilina – eosina 40X).

3.3 ORDINE MYCTOPHIFORMES, Regan 1911

I Myctophiformes sono un ordine di pesci ossei diffusi in tutti i mari del pianeta, soprattutto ad alte batimetrie e quindi lontano dalle coste. Per la grande maggioranza questi pesci sono meso e batipelagici.

Si tratta in genere di specie piuttosto piccole con corpo compresso lateralmente e con occhi e bocca grandi. Di solito sono presenti i fotofori (che per molte specie della famiglia *Myctophidae* costituiscono un importantissimo carattere tassonomico) e una pinna adiposa dorsale. (Backus et al., 1977; Bekker, 1983; Gartner et al., 1987; Hulley, 1981; Nafpaktitis et al., 1977; Paxton, 1967, 1972).

Si tratta di specie planctofaghe nella grande maggioranza dei casi ed in passato venivano accorpati nell'ordine degli Aulopiformes.

L'ordine comprende due sole famiglie: i *Neoscopelidae*, non presenti in Mediterraneo ed i *Myctophidae*.

3.3.1 Distribuzione e struttura dei fotofori dei *Myctophidae*

Generalità sulla famiglia

Presenti in tutti i mari del mondo, i cosiddetti “pesci lanterna”, comunemente vivono tra le batimetriche dei 250 e 600 metri (Cavallaro G., 1987). Sono considerati organismi mesopelagici che in particolari condizioni compiono regolari migrazioni nictimerali soprattutto per ragioni trofiche (Goodyear et al., 1972; Badcock e Merret, 1976; Nafpaktitis et al., 1977; Paxton, 1967, 1972). Alcune specie, però, vivono costantemente ad alte profondità. Svolgono un ruolo chiave nelle catene trofiche marine, essendo prede preferenziali di pesci di importanza commerciale come i tonni e altri predatori marini (Karakulak et al., 2009; Battaglia et al., 2013). Da un punto di vista anatomico, generalmente possiedono testa piuttosto grande, bocca ampia e corpo allungato e compresso ai lati. Una caratteristica peculiare di questi animali è quella di vivere in banchi fornendo un importante contributo alla formazione del cosiddetto Deep Scattering Layer (Backus et al., 1968; Lawry, 1974; Case et al., 1977). Loro caratteristica peculiare è la presenza su tutta la superficie del corpo degli organi luminosi che, per alcune specie rappresentano anche un valido strumento per il riconoscimento tassonomico.

Nel presente studio sono state esaminate la morfologia e l'ultrastruttura dei fotofori di sei specie di mictofidi. Nello specifico *Ceratoscopelus maderensis*, *Electrona rissoi*, *Notoscopelus elongatus*, *Hygophum benoiti*, *Lampanictus pusillus* e *Diaphus holti*.

Lo studio della struttura dei fotofori nell'ambito della famiglia dei *Myctophidae* ha messo in luce particolarità strutturali ed anatomiche peculiari (Iwai & Okamura, 1960; Tsuji & Haneda, 1971). Infatti le specie *C. maderensis*, *E. rissoi*, *N. elongatus* ed *H. benoiti* mostrano una struttura degli

organi luminosi del tutto sovrapponibile, come pure l'organizzazione topografica dell'organo stesso, sia nella sua parte funzionale ghiandola che negli annessi diottrici. Le restanti due specie *Diaphus holti* e *Lampanictus pusillus* possiedono invece una struttura ed una organizzazione peculiari tanto da meritare una descrizione a parte.

Lo schema in figura 39 mostra l'organizzazione generale di un fotoforo riconducibile alle specie *C. maderensis*, *E. rissoi*, *N. elongatus* ed *H. benoiti*. Che, come detto mostrano una organizzazione degli organi luminosi simile e per i quali viene descritta di seguito la struttura.

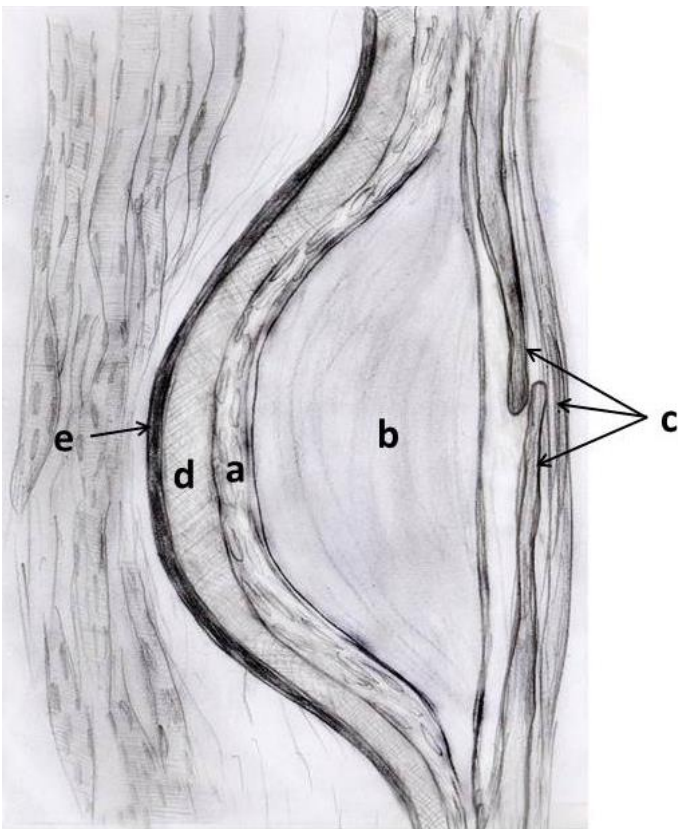


Fig. 39 - Schema dell'organizzazione strutturale di un fotoforo nei *Myctophidae* appartenenti alle specie *C. maderensis*, *E. rissoi*, *N. elongatus* ed *H. benoiti*. (a) fotociti, (b) scaglia-lente, (c) scaglie accessorie, (d) riflettore, (e) strato pigmentato. (Disegno M. C. Guerrero).

Distribuzione e struttura dei fotofori di *Ceratoscopelus maderensis*, Lowe, 1839

Il sistema fotogeno di *C. maderensis* è costituito da circa 36 fotofori per ciascun lato distribuiti sul corpo dell'animale come segue:

Testa: sono presenti solo 2 fotofori opercolari Op.

Corpo: 2 fotofori della serie PVO, 1 PLO, 5 fotofori PO e 5 fotofori VO. Completano la parte anteriore 1 VLO e 3 SAO. Posteriormente abbiamo 6 fotofori AOa anteriori e 6 AOp posteriori. Due fotofori Pol ed i 4 caudali della serie Prc.

Distribuzione e struttura dei fotofori di *Electrona rissoi*, Cocco, 1829

Il sistema fotogeno di *E. rissoi* è costituito da circa 33 fotofori per ciascun lato distribuiti sul corpo dell'animale come segue:

Testa: 2 fotofori opercolari Op, 1 sottorbitale So e 3 branchiostegali Br.

Corpo: 3 fotofori in prossimità delle pinne pettorali di cui un PLO e due PVO. La serie ventrale anteriore è costituita da 9 PO e si continua nella fascia laterale con 3 SAO. Nella zona ventro-caudale si trovano 12 fotofori di cui 2 Prc e 10 AOap.

Distribuzione e struttura dei fotofori di *Notoscopelus elongatus*, Costa, 1844

Il sistema fotogeno di *N. elongatus* è costituito da circa 41 fotofori per ciascun lato distribuiti sul corpo dell'animale come segue:

Testa: 3 branchiostegali BR e 1 opercolare Op

Corpo: 3 fotofori in prossimità delle pinne pettorali di cui un PLO e due PVO. La serie ventrale anteriore è costituita da 5 PO e da 5 VO. 1 fotoforo VLO e 3 SAO sulla superficie antero-laterale del corpo dell'animale e 2 Pol su quella postero-laterale. La serie ventro-caudale è articolata in 9 fotofori AOa anteriori e 6 AOp posteriori. Completano il quadro i 2 fotofori Pol e 1 Prc.

Distribuzione e struttura dei fotofori di *Hygophum benoiti*, Cocco, 1838

Il sistema fotogeno di *H. benoiti* è costituito da circa 36 fotofori per ciascun lato distribuiti sul corpo dell'animale come segue:

Testa: 3 branchiostegali Br e 1 opercolari Op.

Corpo: 3 fotofori in prossimità delle pinne pettorali di cui un PLO e due PVO. La serie ventrale anteriore è costituita da 5 PO e da 4 VO. 1 fotoforo VLO e 3 SAO sulla superficie antero-laterale del corpo dell'animale e 2 Pol su quella postero-laterale. La serie ventro-caudale è articolata in 6 fotofori AOa anteriori e 6 AOp posteriori. Completano il quadro i 2 fotofori Prc.

In figura 40 sono riportate le sezioni longitudinali dei fotofori delle specie *C. maderensis*, *E. rissoi*, *N. elongatus* e *H. benoiti* che mettono in evidenza chiaramente la similitudine strutturale di tali organi.

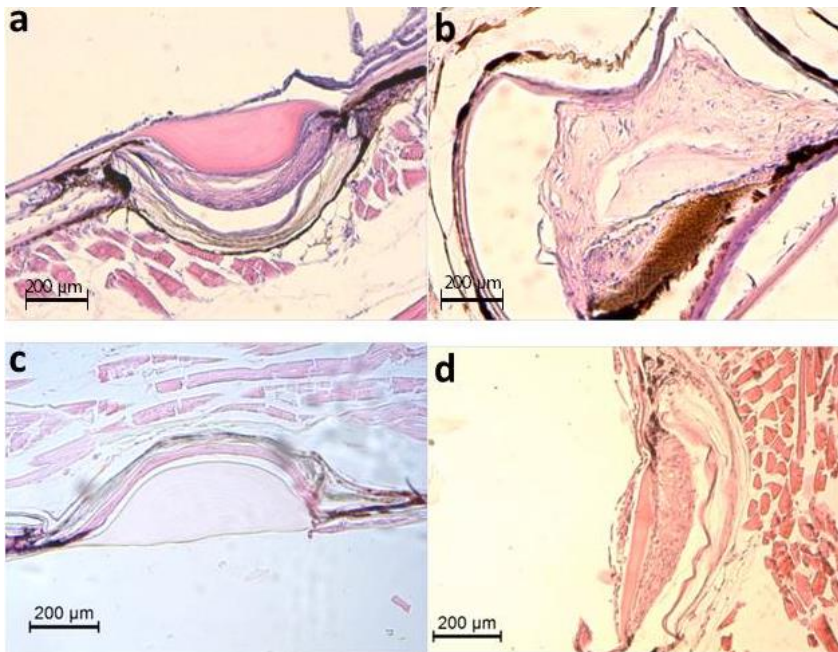


Fig. 40 – Sezioni longitudinali dei fotofori delle specie: (a) *Hygophum benoiti*, (b) *Electrona rissoi*, (c) *Ceratoscopelus maderensis*, (d) *Notoscopelus elongatus* (Ematossilina-eosina 10X).

Per descrivere nel dettaglio la struttura e l'ultrastruttura di questo primo gruppo di specie appartenenti alla famiglia dei *Mictophidae* prenderemo in considerazione la specie *Ceratoscopelus*

maderensis quale specie guida poiché che si presta come ottimo modello di studio sugli argomenti trattati.

La studio della struttura del fotoforo consente di identificare diverse parti funzionali: le cellule fotogene, coinvolte nel processo di produzione dell'emissione luminosa, e una serie di annessi diottrici costituiti dalle scaglie accessorie, dalla lente-scaglia, dal riflettore e dallo strato pigmentato. (Fig. 41).

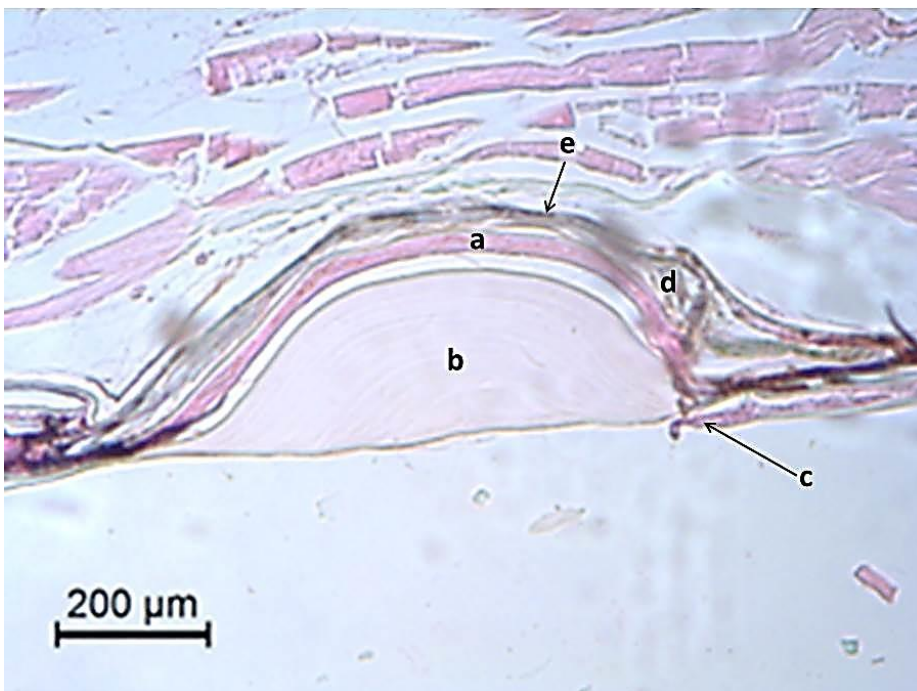


Fig. 41 - Sezione longitudinale del fotoforo di *Ceratoscopelus maderensis* in cui si identificano le varie strutture: (a) fotociti, (b) scaglia-lente, (c) scaglie accessorie, (d) riflettore, (e) strato pigmentato. (Ematossilina – eosina 10X).

Le cellule fotogene si trovano all'interno di una struttura a forma di coppa ed hanno forma allungata, sottile, appiattita e possiedono grossi nuclei allungati. Si trovano organizzati in fibre compatte in cui è difficile distinguerle facilmente. (Fig. 42).

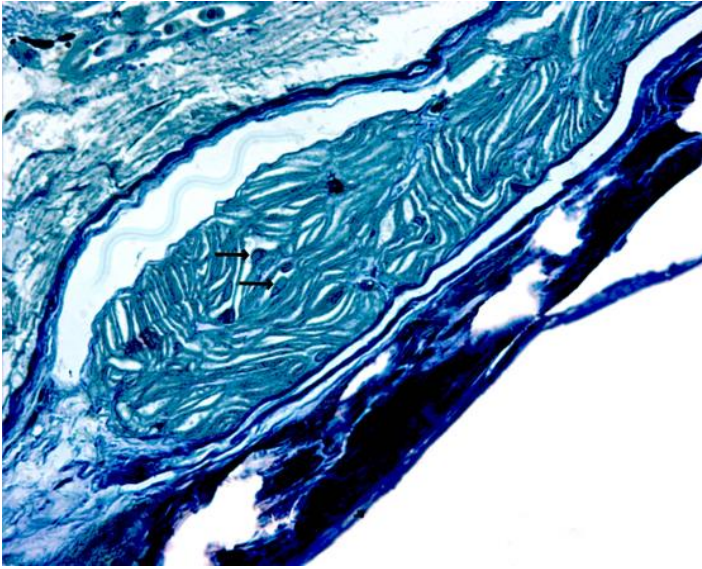


Fig. 42 – Sezione semifine di una porzione della camera fotogena in si evidenzia la tipica conformazione cordonale dei fotociti. Le frecce indicano i nuclei (Bleu di Toluidina 20X).

La superficie distale della camera dove si trovano i fotociti è ricoperta dalla lente che origina da una scaglia specializzata (lente-scaglia). Questa struttura, che copre il fotoforo, ha una funzione di protezione e un ruolo diottrico, dirigendo la luce in direzione dorso – ventrale lungo l'asse longitudinale del fotoforo. (Fig. 43).

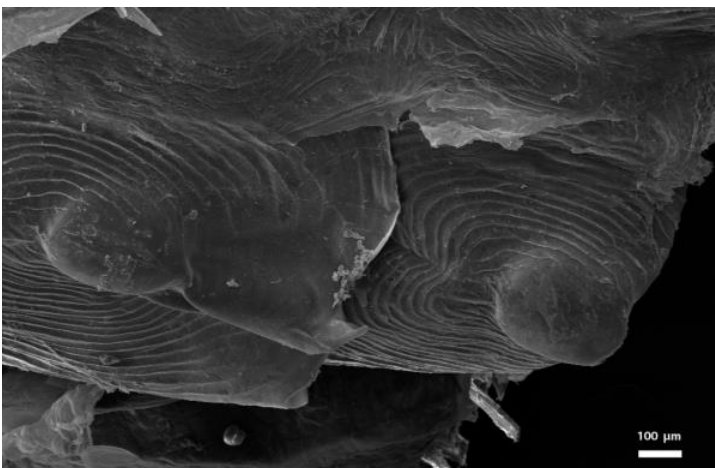


Fig. 43 – Microfotografia al microscopio elettronico a scansione (SEM) delle lenti - scaglia che ricoprono ventralmente i fotofori.

La lente-scaglia mostra una struttura particolare poiché è caratterizzata da una modifica della sua conformazione nella sua parte centrale, consistente in una cavità di forma lenticolare.

L'osservazione al microscopio elettronico a scansione (SEM) ha consentito di evidenziare, oltre a questo particolare aspetto, anche la presenza di ramificazioni, adiacenti alla superficie della cavità, descrivibili come terminazioni nervose (Fig.44).

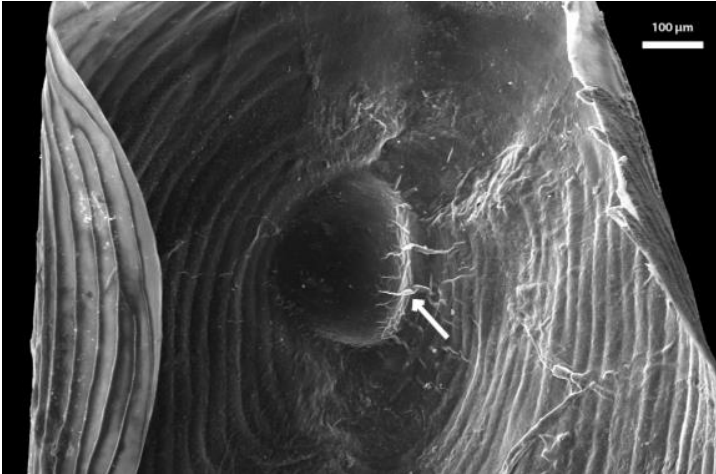


Fig. 44 - Microfotografia al microscopio elettronico a scansione (SEM) della faccia interna della lente - scaglia in cui sono visibili le terminazioni nervose.

La lente-scaglia è a sua volta associata ad un complesso di altre diverse scaglie (da due a quattro) denominate scaglie accessorie con ruolo più protettivo che diottrico per il fotoforo. (Fig. 45).

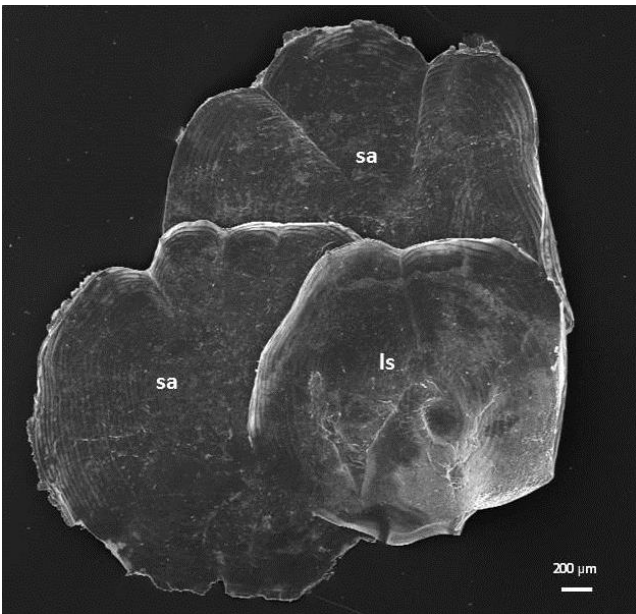


Fig. 45 - Microfotografia al microscopio elettronico a scansione (SEM) delle scaglie accessorie che ricoprono la superficie della lente-scaglia e quindi dell'intero fotoforo. (ls) lente – scaglia, (sa) scaglie accessorie.

L'osservazione al microscopio elettronico a trasmissione (TEM) del tessuto luminoso rivela, come detto, una struttura lamellare. Le lamelle, di spessore uniforme appaiono disposte come una serie di barre parallele orientate longitudinalmente. (Fig. 46).

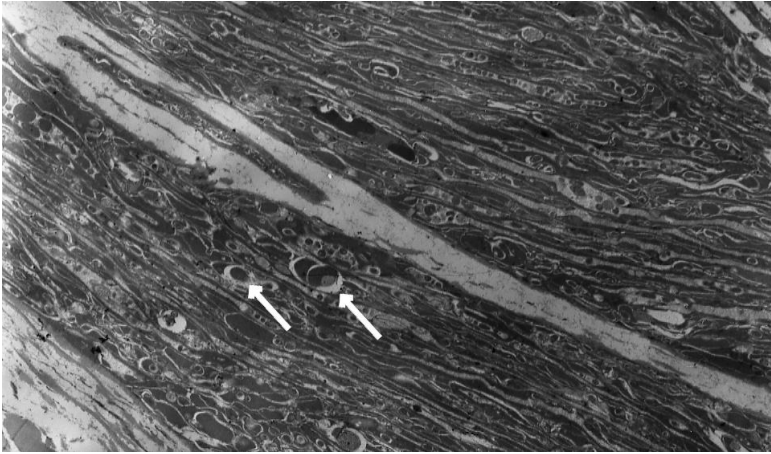


Fig. 46 – Microfotografia al microscopio elettronico a trasmissione (TEM) che mette in evidenza la struttura lamellare del tessuto fotogeno. Le frecce indicano i granuli e le vescicole contenenti il prodotto di secrezione (5000 X).

Nonostante il margine di ogni singola lamella appaia collegato con quello delle lamelle adiacenti, la separazione tra lamelle è garantita da spazi intra-lamellari. Questi spazi sono variabili in dimensione e possono dipendere dalla diversa quantità di materiale inter-lamellare, che consiste in granuli sottili o vescicole contenenti i prodotti di secrezione, probabilmente aventi un ruolo neurotrasmettitore. (Fig. 46)

A più forte ingrandimento si osservano inoltre, inclusi nel sistema lamellare, delle formazioni definite “corpi multivesicolari” con funzione di accumulo del prodotto di secrezione. Sono infine visibili i vasi capillari di grande diametro associati al tessuto connettivo che si ramificano per tutto il tessuto fotogeno. (Fig. 47).

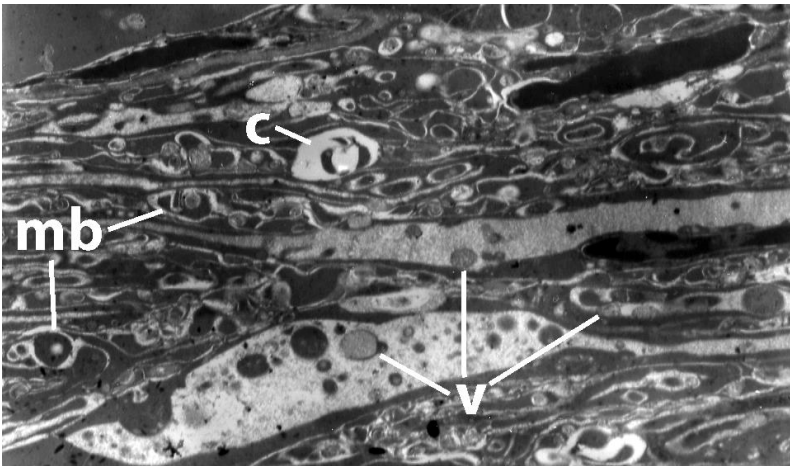


Fig. 47 - Microfotografia al microscopio elettronico a trasmissione del tessuto fotogeno in cui sono visibili le vescicole (v), i corpi multivescicolari (mb) ed i capillari (c). (8000 X).

L'analisi ultrastrutturale del riflettore rivela che è chiaramente composto da due diversi strati: quello esterno, costituito da un fascio di sottili filamenti paralleli, aventi diametro uguale; quello interno costituito invece prevalentemente da materiale elettrondenso in cui si osserva la presenza di vacuoli di diversa dimensione delimitati da membrana. In alcuni vacuoli si osserva una sostanza non bene identificata (presumibilmente guanina). (Fig. 48).

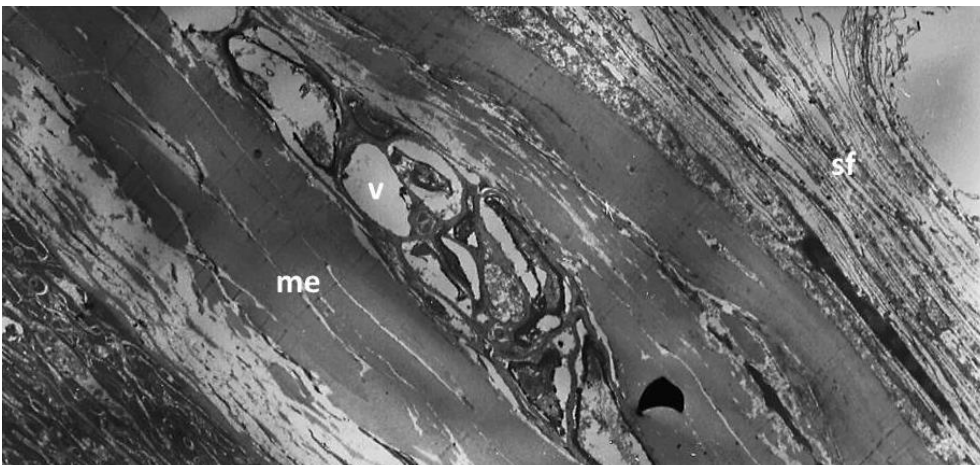


Fig. 48 - Microfotografia al microscopio elettronico a trasmissione del riflettore in cui si evidenziano: il materiale elettrondenso (em), i vacuoli (v) ed il fascio di filamenti paralleli (f) (4000 X).

Il secondo gruppo di pesci mesopelagici, appartenenti alla famiglia dei *Mictophidae*, è costituito, come già accennato, dalle specie *Diaphus holti* e *Lampanictus pusillus*.

I risultati, per queste specie, hanno fatto emergere una organizzazione delle strutture degli organi luminosi peculiare e del tutto differente rispetto a quelle delle prime quattro già trattate.

Distribuzione e struttura dei fotofori di *Diaphus holti*, Tåning, 1918

Il sistema fotogeno di *D. holti* è costituito da circa 31 fotofori per lato distribuiti su entrambi i lati del corpo dell'animale nella seguente maniera:

Testa: 1 fotoforo opercolare Op, un fotoforo falciforme, esteso sotto il margine inferiore dell'orbita ed un grande fotoforo dorso-nasale situato in una sorta di infossatura.

Corpo: nel corpo sono presenti 1 PLO e 2 PVO, la serie ventrale anteriore è costituita da 4 PO e da 5 VO. 1 fotoforo VLO e 3 SAO sulla superficie antero-laterale del corpo dell'animale. La serie ventro-caudale è articolata in 6 fotofori AOa anteriori e 4 AOp posteriori. Completano il quadro 4 fotofori Prc.

Il fotoforo di *D. holti* è costituito da una camera fotogena all'interno della quale si trovano i fotociti e da una serie di annessi diottrici (Cavallaro M. et al., 2015). Questi ultimi sono rappresentati dalla lente-filtro, dal corpo gelatinoso, dal riflettore e dallo strato pigmentato. (Fig. 49).



Fig. 49 – Sezione longitudinale del fotoforo di *D. holti* in cui sono messi in evidenza: (a) camera fotogena, (b) lente - filtro, (c) corpo gelatinoso, (d) riflettore, (e) strato pigmentato (Ematossilina – eosina 10X).

La camera fotogena si presenta piuttosto voluminosa ed i fotociti sono di forma rotondeggiante, disposti irregolarmente al suo interno immersi in un sistema laminare di aspetto radiato, convergente verso il centro della camera fotogena. (Fig. 50).



Fig. 50 – Sezione trasversale della camera fotogena del fotoforo di *D. holti* che evidenzia la disposizione dei fotociti in un sistema laminare di aspetto radiato, convergente verso il centro della camera fotogena (Ematossilina – eosina 20X).

A più forte ingrandimento è possibile evidenziare attorno alle singole cellule numerose granulazioni, probabilmente derivanti da una attività di esocitosi della cellula stessa convogliate attraverso un sistema laminare attivo nel processo di rielaborazione del secreto di cui sopra all'interno di vescicole via via confluenti l'una nell'altra che convogliano verso la lente-filtro. (Fig. 51).

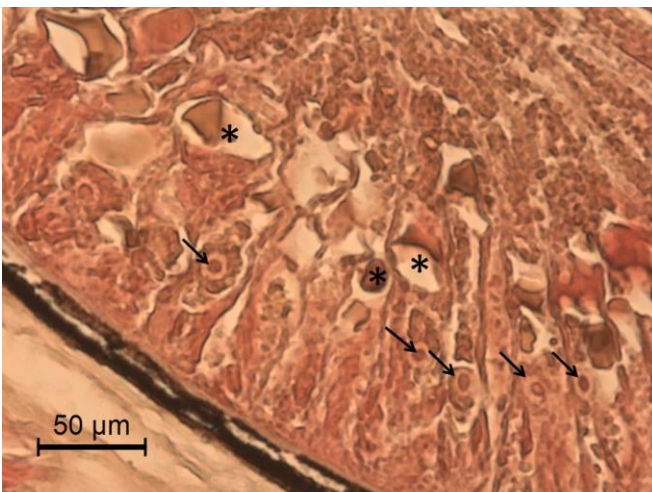


Fig. 51 – sezione trasversale della camera fotogena del fotoforo di *D. holti*. Le frecce indicano i fotociti con le granulazioni, l'asterisco indica le vescicole in cui il prodotto di secrezione si accumula. (Tricromica di Masson 40X oil).

Il sistema laminare appare in sezione semifina, sia longitudinale che trasversale, costituito da strutture tubulari in cui è possibile evidenziare talora il lume ripieno di materiale non ben definito o talora vuoto. (Fig. 52).

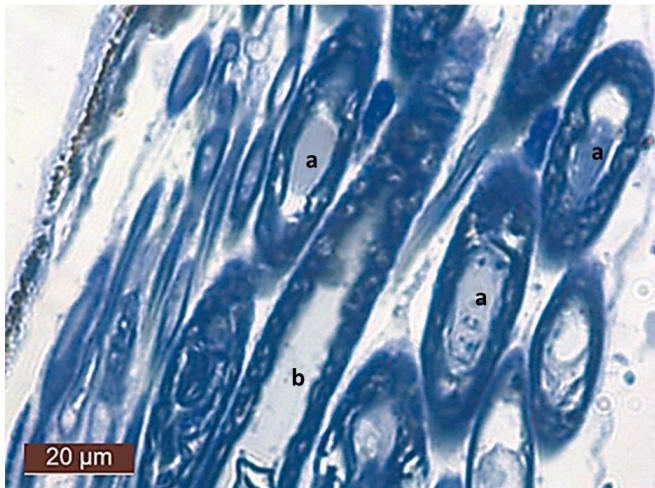


Fig. 52 – Sezione semifina dei fotociti di *D. holti* in cui si mettono in evidenza le strutture tubulari sia contenenti i prodotti di secrezione (a), sia le strutture tubulari vuote (b) (Bleu di Toluidina 100X oil).

La parete di tali tubuli mette in evidenza una componente cellulare che al TEM si caratterizza per la presenza di abbondante RER e numerosi vacuoli elettrondensi proiettati verso il lume. (Fig. 53).

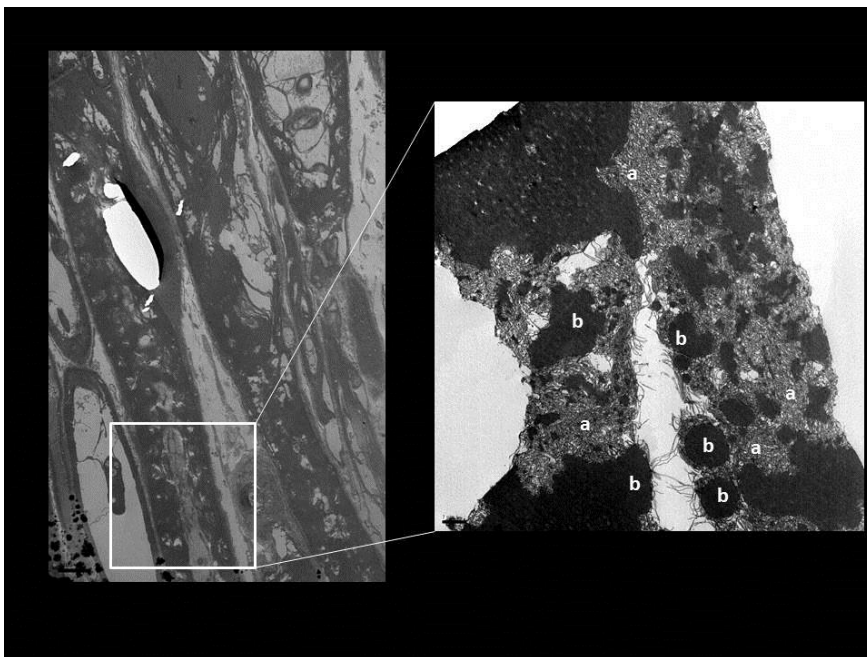


Fig. 53 – Microfotografia al microscopio elettronico a trasmissione (TEM) di una sezione longitudinale del sistema dei tubuli. (a) RER, (b) vacuoli elettrondensi.

La lente-filtro è costituita da un doppio corredo cellulare: il primo, che si trova adeso ventralmente alla camera fotogena, costituisce una formazione lenticolare che accoglie il secreto prodotto dai fotociti. È costituito da cellule di forma bastoncellare ammassate che si presentano compatte ed adese a formare cordoni, comunque più esili rispetto a quelli formati dai fotociti, e con voluminosi nuclei di forma ovalare. (Fig. 54).

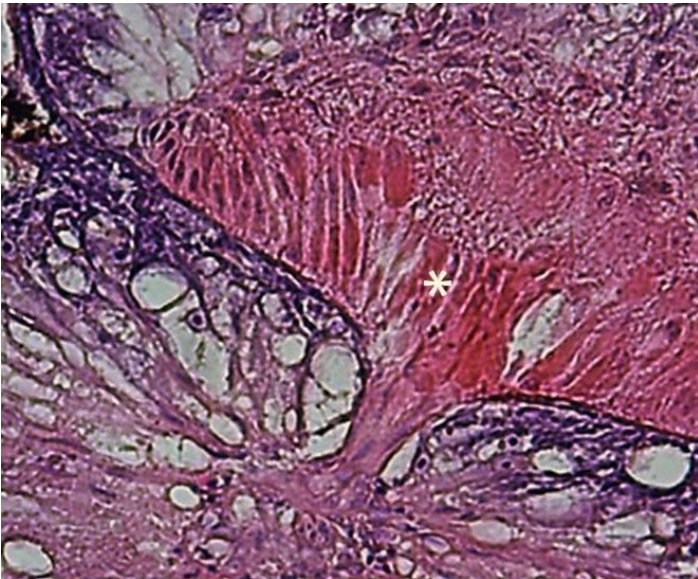


Fig. 54 – Sezione longitudinale del primo corredo cellulare della lente del fotoforo di *D. holti* in cui si evidenziano le cellule compatte ed adese di forma bastoncellare che formano esili cordoni (asterisco) (Ematossilina – eosina 20X).

Il secondo strato si presenta invece voluminoso e formato da cellule anche qui disposte in cordoni, ma meno ordinati rispetto al primo che avvolge completamente essendo più voluminoso. (Fig. 55).

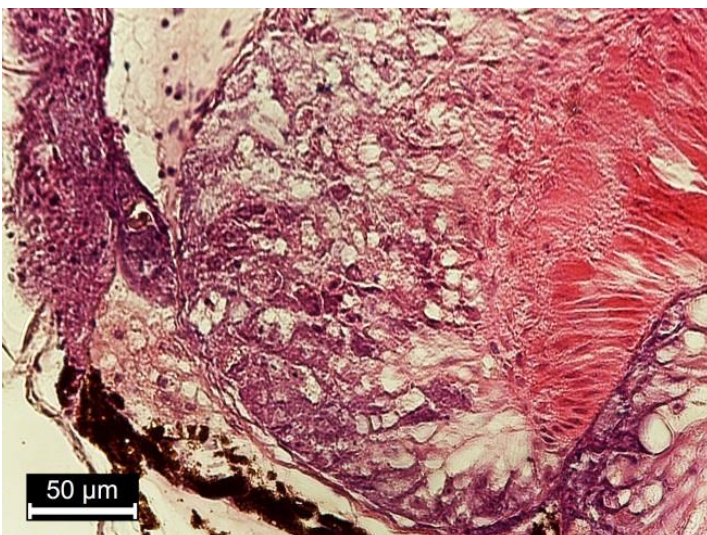


Fig. 55 - Sezione longitudinale del secondo corredo cellulare della lente del fotoforo di *D. holti* (Ematossilina – eosina 20X).

Il corpo gelatinoso, disposto nella parte più distale dell'intero apparato, aderisce alle cellule della lente-filtro ed appare come un tessuto fortemente idratato, trasparente, rifrangente ed omogeneo. È formato da cellule piuttosto affastellate caratterizzate dall'abbondante accumulo di una sostanza fondamentale mucoide. I nuclei sono molto piccoli e di forma discoidale. (Fig. 56).

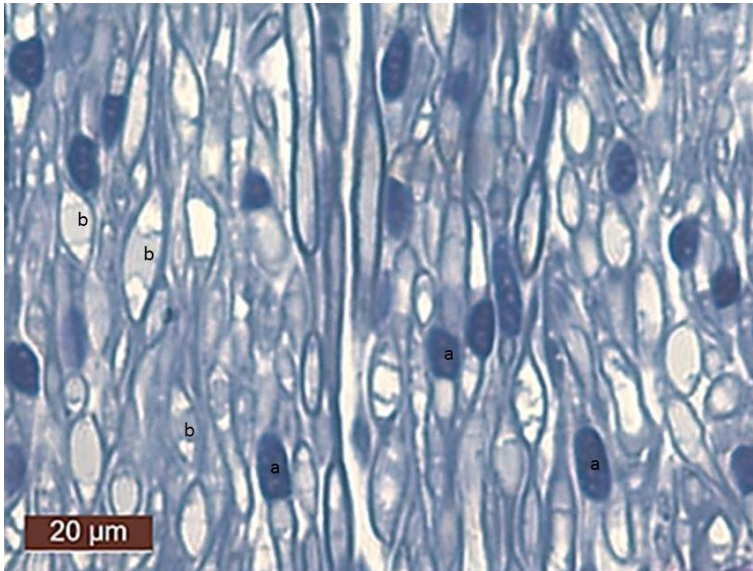


Fig. 56 – Sezione semifine del corpo gelatinoso del fotoforo di *D. holti*. (a) nuclei, (b) materiale mucoide. (Bleu di Toluidina 100X oil).

Il riflettore e lo strato pigmentato, che all'analisi microscopica si presentano come un'unica struttura non ben definita e di colore scuro, ricoprono l'organo per intero fornendo protezione e garantendo la funzione diottrica. (Fig. 49).

L'analisi ultrastrutturale rivela invece la vera configurazione di questi due fondamentali annessi diottrici. Sono distinguibili infatti due diversi strati: quello interno che è costituito da un fascio di sottili filamenti uguali e paralleli a formare una sorta di rete fitta ed intricata e lo strato esterno, che decorre attorno a quello interno, che è costituito invece prevalentemente da granuli di materiale elettrondenso. La natura di tali granuli sembra essere riferibile a melanina (Fig. 57).

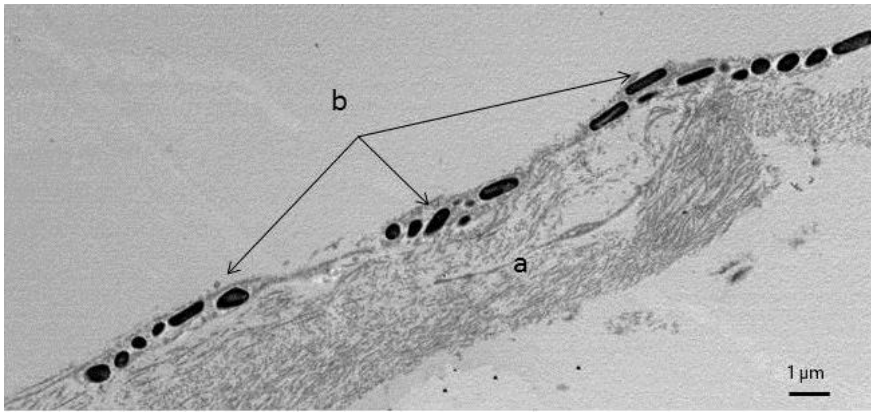


Fig. 57 – Microfotografia al microscopio elettronico a trasmissione (TEM) che rivela la struttura di riflettore (a) e strato pigmentato (b).

Distribuzione e struttura dei fotofori di *Lampanictus pusillus*, Johnson, 1890

Il sistema fotogeno di *L. pusillus* è costituito da circa 33 fotofori per ciascun lato distribuiti sul corpo dell'animale come segue:

Testa: 3 fotofori branchiostegali BR e 2 fotofori sulla superficie opercolare OP.

Corpo: 4 fotofori della serie PO, 5 della serie VO ed il caratteristico singolo fotoforo VLO. Sono presenti 2 fotofori SAO. 1 fotoforo Pol e 6 fotofori AO ant. La serie AO è completata da 10 fotofori AO post dai quali è difficile distinguere la presenza dei Prc che sembrano dunque loro contigui.

L'organizzazione morfologica e strutturale dei fotofori di *L. pusillus*, come per *D. holti*, assume connotazioni peculiari ed uniche rispetto alle altre specie della famiglia dei *Mictophidae* in precedenza trattate. Già a livello macroscopico gli organi luminosi di questa specie appaiono come semplici punti neri sparsi sulla superficie del corpo dell'animale e l'indagine istologica, pur chiarendone la struttura, non fornisce una esaustiva spiegazione della funzionalità dell'organo. Tali dubbi verranno sciolti dall'indagine ultrastrutturale al TEM in corso d'opera.

Al microscopio ottico i fotofori si presentano molto piccoli e con struttura del tutto simile ad una placchetta luminosa poiché, a parte il riflettore, non sembra esserci la presenza di ulteriori annessi diottrici. Hanno forma pressoché ovale e sono costituiti da una camera fotogena, che contiene i fotociti, delimitata esternamente dal riflettore e da uno strato pigmentato dai limiti non ben

definiti. I fotociti hanno forma allungata e si dispongono radialmente convogliando il loro secreto verso il centro della camera fotogena stessa dove è ospitata la lente-filtro con cellule di piccole dimensioni e di forma poliedrica (Fig. 58).

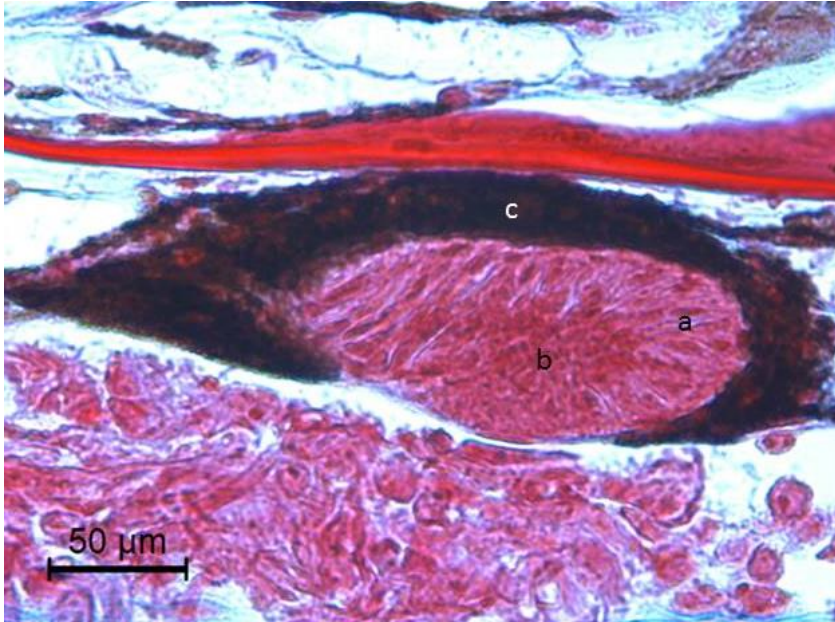


Fig. 58 – Sezione longitudinale del fotoforo di *L. pusillus* in cui sono individuabili i fotociti (a), la lente-filtro (b) e riflettore – strato pigmentato (c). (Tricromica di Masson 40X).

4. DISCUSSIONE

In questo studio è stata descritta la struttura e l'ultrastruttura degli organi luminosi di dodici specie di teleostei mesopelagici presenti nello Stretto di Messina. Nello specifico: *Gonostoma denudatum* e *Cyclothone braueri* della famiglia dei *Gonostomatidae*; *Stomias boa* e *Chauliodus sloanei* della famiglia degli *Stomiidae*; *Vinciguerria attenuata* e *Ichthyococcus ovatus* della famiglia dei *Phosichthyidae* ed infine *Ceratoscopelus maderensis*, *Lampanictus pusillus*, *Notoscopelus elongatus*, *Electrona rissoi*, *Hygophum benoiti* e *Diaphus holti* della famiglia dei *Myctophidae*. Tutte le specie trattate sono state reperite grazie a campagne di spiaggiamento e di pesca nei vortici, tramite utilizzo di guadini, condotte nel corso degli ultimi anni.

In letteratura esistono numerosi dati riguardanti l'emissione di onde luminose da parte di questi pesci, sia sulla natura dello spettro di emissione che sui processi biochimici di interazione tra enzima e substrato per le conseguenti reazioni luminose (Herring, 1972, 1976, 1977, Altun et al., 2008; Cavallaro M. et al., 2004, 2015 a,b; Robinson, 2004).

Sono esigui, invece, i dati riguardanti la morfologia vera e propria degli organi luminosi, solida base di partenza per ogni eventuale altro studio riguardante la biologia ed il comportamento di queste specie. Pertanto, l'analisi strutturale ed ultrastrutturale dei fotofori condotta nel presente studio, ha permesso di comprendere l'articolata organizzazione di tali organi, confermando che la luminescenza da essi emessa è esclusivamente di natura ghiandolare ad opera della continua ed intensa attività di cellule denominate fotociti. La comparazione operata tra le diverse specie ha messo in evidenza sostanziali similitudini strutturali delle cellule ma diverse modalità dei processi di secrezione, una diversa natura chimica dei prodotti di secrezione ma soprattutto una disomogeneità topografica nella struttura e nell'organizzazione degli annessi diottrici. Questi ultimi, in tutte le specie studiate, sono: la lente-filtro, il riflettore e lo strato pigmentato. Un ulteriore annesso diottrico, il corpo gelatinoso, non è invece osservabile in tutte le specie.

4.1 FOTOCITI E CAMERA FOTOGENA

Nell'ottica della comparazione delle diverse strutture componenti gli organi luminosi delle specie oggetto della tesi, il primo dato da prendere in considerazione è quello legato alle cellule secernenti il substrato chimico (fotociti), che gioca un ruolo fondamentale nelle prime fasi del processo di produzione dell'onda luminosa.

Nei *Gonostomatidae* presi in esame (*Cyclothone braueri* e *Gonostoma denudatum*) la struttura dei fotociti ha messo in evidenza una organizzazione ghiandolare di tipo acinoso. Tali acini, rappresentano le unità secernenti, di forma pressoché regolare ed organizzati in cordoni ordinati in senso radiale verso il centro della camera stessa. Essi si caratterizzano per l'intensa basofilia nella parte basale ad indicare la presenza di un diffuso RER a conferma dell'intensa attività di sintesi proteica svolta. Tale attività è stata confermata dalla osservazione condotta al microscopio elettronico a trasmissione che ha messo in evidenza un citoplasma interamente occupato da reticolo endoplasmatico rugoso e da granuli di secrezione sferici ed elettrondensi di dimensioni variabili. Tale attività di secrezione è ulteriormente confermata dalla presenza di vacuoli deputati a raccogliere il prodotto della secrezione. In *G. denudatum*, la camera fotogena e la lente sono collegate da un collettore in cui i fotociti convogliano il prodotto della loro secrezione che sarà successivamente incanalato verso la lente in accordo con Bassot (1960 a, b). Tale struttura rappresenta, presumibilmente, il sito in cui il substrato viene eccitato per la conseguente reazione luminosa.

Nei *Phosichthyidae* studiati, la camera fotogena mostra un aspetto strutturalmente sovrapponibile tra le specie studiate della famiglia. Ha forma rotondeggiante e i fotociti sono organizzati, al suo interno, con disposizione periferica in maniera regolare, adesi alle pareti della camera stessa. La caratteristica di queste cellule è legata alla loro modalità di secrezione. Infatti, mostrando l'accumulo dei granuli solo nella loro porzione apicale rivolta verso il lume della

camera fotogena, autodeterminano una sorta di polarizzazione della cellula stessa come avviene nelle ghiandole apo-merocrine. Tale polarizzazione favorisce lo sversamento del prodotto di secrezione al centro della camera fotogena per la successiva canalizzazione verso la lente filtro per le susseguenti fasi di rielaborazione del substrato in modo da far scaturire il salto energetico da cui eromperà l'emissione luminosa.

Negli *Stomiidae*, la disposizione delle cellule fotogene risulta piuttosto caratteristica poiché, contenute all'interno di camere fotogene piuttosto ampie, di forma circolare, si dispongono in periferia in maniera radiale e riversano i prodotti di secrezione all'interno di vescicole, confluenti tra loro, che convogliano il secreto verso il centro della camera. Tale secreto a sua volta viene diretto verso la lente attraverso un sistema canalicolare. Tale organizzazione appare simile a quella dei *Phosichthyidae* seppur presentando delle peculiarità in termini di sviluppo, di produzione e della canalizzazione dei granuli di secrezione.

Dall'indagine morfo-funzionale dei fotociti, condotta nelle diverse specie analizzate, è emersa una interessante peculiarità nella famiglia dei *Myctophidae*. Infatti, nella maggior parte delle specie prese in esame, appartenenti a questa famiglia, si è messa in evidenza una struttura delle cellule fotogene, e della camera che le contiene, piuttosto particolare. Le cellule sono ubicate all'interno di una struttura a forma di coppa e presentano forma allungata, sottile, appiattita con grossi nuclei allungati, strettamente adese le une alle altre da rendere difficile la distinzione dei limiti cellulari. Solo l'osservazione al microscopio elettronico a trasmissione (TEM) ha permesso di chiarire la loro organizzazione mettendo in luce una sorta di sistema lamellare formato da elementi di spessore uniforme orientati longitudinalmente all'interno della camera fotogena. Sono presenti anche spazi inter-lamellari contenenti granuli o vescicole ripiene di prodotti di secrezione. L'analisi ultrastrutturale ha permesso di ricondurre la loro funzione nella neurotrasmissione per la presenza di strutture molto probabilmente assimilabili a porzioni

presinaptiche. Inoltre, inclusi nel sistema lamellare, si trovano i “corpi multivesicolari” con funzione di accumulo del prodotto di secrezione per la conseguente reazione luminosa.

A questa organizzazione dei fotofori dei *Myctophidae*, che hanno mostrato strutture simili tra specie diverse, si contrappone la struttura e l'organizzazione dei fotociti di *D. holti*, sempre appartenente alla famiglia *Myctophidae*. I fotofori di questa specie presentano, infatti, una camera fotogena piuttosto voluminosa contenente cellule di forma rotondeggiante, immerse in un sistema laminare di aspetto radiato, convergente verso il centro della camera fotogena. Da una analisi dettagliata è emersa la presenza, attorno alle singole cellule, di numerose granulazioni. Ciò a conferma di una importante attività di esocitosi delle cellule stesse con conseguente convogliamento del secreto all'interno di vescicole confluenti l'una nell'altra al fine di convogliarlo verso la lente-filtro per i conseguenti processi di rielaborazione. Le pareti dei tubuli costituenti tale sistema laminare hanno messo in evidenza, all'analisi ultrastrutturale, numerosi vacuoli elettrondensi proiettati verso il lume e la presenza di abbondante RER, sede di una intensa sintesi proteica. Tali strutture hanno il compito di rielaborare la composizione chimica del secreto prodotto dai fotociti. Si ipotizza che i fotociti espletino attività paracrina nei confronti delle cellule della lente rendendo possibile il processo di trasduzione del segnale luminoso.

4.2 ANNESSI DIOTTRICI

La lente – filtro è senza dubbio l'annesso diottrico più importante presente negli organi luminosi delle specie dotate di tali apparati luminosi. Svolge molteplici funzioni, da quella puramente diottrica, come avviene nel caso di alcune specie di *Myctophidae* e nei *Gonostomatidae*, a quella di raccolta ed elaborazione dei prodotti di secrezione prodotti dai fotociti per le conseguenti reazioni luminose, come invece si verifica negli *Stomiidae* ed in alcune specie di *Myctophidae* .

Nei *Gonostomatidae*, la lente è localizzata ventralmente alla camera fotogena ed è costituita da cellule senza una forma definita disposte in diversi strati, con nuclei arrotondati, immerse in abbondante matrice extracellulare di natura gelatinosa. Proprio questa analisi strutturale mette in evidenza che, per le specie esaminate appartenenti a questa famiglia, la lente ricopre un ruolo esclusivamente diottrico, filtrando le onde luminose e facendole convergere verso l'esterno dell'organo.

Nei *Phosichthyidae*, invece, la lente si presenta in varie forme assumendo ora conformazione a calotta semilunare costituita da cellule disposte in cordoni intercalate da aree contenenti cellule di probabile natura mesenchimale (*I. ovatus*), ora assumendo forma di calotta rotondeggiante costituita da una camera centrale (la lente vera e propria) e da una struttura laminare che si dispone ad avvolgerla completamente "a ciambella" (*V. attenuata*). Il ruolo diottrico della lente, nelle specie esaminate di questa famiglia, è affiancato ad un ruolo di contenimento e probabile rielaborazione dei prodotti di secrezione per le conseguenti emissioni luminose.

Negli *Stomiidae* l'esame morfologico della struttura della lente sembra assolutamente non mostrare il ruolo diottrico che gioca questo annesso nella gran parte delle altre specie oggetto della tesi. La sua forma semilunare e la sua disposizione classica, all'apice inferiore della camera fotogena, con la quale entra in rapporto mediante un canale attraverso il quale passa il prodotto di secrezione dei fotociti, sono conferme che il suo ruolo sia unicamente quello di raccogliere il substrato per una sorta di rielaborazione chimica. Per una approfondita dimostrazione di questo processo sarebbe necessario procedere con degli esperimenti che utilizzino saggi di natura istochimica e citochimica. Tale ipotesi comunque sembra ben avallata dal fatto che lo strato cellulare che avvolge la lente, comunemente denominato "filtro", in queste specie, è costituito da cellule piuttosto voluminose che mostrano anch'esse una funzione ghiandolare secretoria poiché al microscopio ottico risultano ripiene di granuli di secrezione e la loro affinità cromatica fa

presupporre la presenza del RER. Tale conformazione si riscontra anche nella lente di *Argyropelecus hemygimnus* (Cavallaro et. al 2004) specie appartenente alla famiglia *Sternoptychidae* nel quale, proprio in questo comparto, avvengono le principali reazioni chimiche che daranno vita alla susseguente emissione di onde luminose.

Quest'ultimo tipo di conformazione della lente è presente anche in *D. holti* con analogie tali da rendere difficile l'identificazione microscopica dei fotofori di questo *Myctofidae* da quelli degli *Stomiidae*.

Il ruolo sostanzialmente diottrico della lente ritorna nei *Myctofidae* e nello specifico nelle specie *Ceratoscopelus maderensis*, *Electrona rissoi*, *Notoscopelus elongatus* ed *Hygophum benoiti*. Nei fotofori di questi pesci la lente definita specificatamente "lente – scaglia", oltre ad assumere, una funzione diottrica ricopre anche un ruolo di protezione per l'intero fotoforo associandosi ad altre scaglie definite "scaglie accessorie". La lente-scaglia, mostra una struttura particolare, caratterizzata da una parte centrale concava di forma lenticolare che avvolge il fotoforo. Al SEM si evidenziano, in prossimità dei margini di tale struttura ramificazioni piuttosto articolate, ascrivibili molto probabilmente a terminazioni nervose. È probabile che gli impulsi nervosi, da cui scaturisce l'emissione luminosa, provengano da tali strutture.

L'indagine morfologica della struttura dei fotofori ha confermato la presenza, per tutte le specie in esame, di due annessi diottrici fondamentali: il riflettore e lo strato pigmentato. Queste strutture hanno un ruolo esclusivo di protezione dell'organo luminoso ed una funzione prettamente diottrica. Il riflettore, nello specifico, risulta all'analisi morfologica, in quasi tutte le specie studiate, di aspetto fibrillare, compatto ed uniforme. Solo in *G. denudatum* mostra, al microscopio ottico, organizzazione articolata in piastre diottriche pigmentate, impilate in maniera compatta le une alle altre. Nonostante tale particolare conformazione il ruolo è sempre quello di evitare la dispersione dell'onda luminosa e di convogliarla verso l'esterno del fotoforo. Nei *Myctofidae*, il

riflettore presenta una composizione articolata in diversi strati costituiti da fasci di filamenti paralleli e da materiale elettrondenso. E' anche descritta la presenza di vacuoli di diversa dimensione. Dal confronto con i risultati ottenuti per altre specie (Cavallaro et al. 2004), emerge che all'interno di questi vacuoli possa accumularsi guanina con funzione riflettente. In *C. braueri* non esiste, invece, una stratificazione ben definita. Si osservano i fasci fibrillari schiacciati sparsi fra gli strati costituenti lo strato pigmentato.

Lo strato pigmentato, in tutte le specie studiate, è costituito da granuli di melanina più o meno voluminosi ordinati in cordoni paralleli. La funzione diottrica è chiarita dalla sua struttura poiché i granuli di melanina, ordinati e contigui, impediscono alle radiazioni luminose di disperdersi in tutte le direzioni e di essere convogliate correttamente all'esterno dell'organo.

Il corpo gelatinoso è un elemento non sempre presente negli organi luminosi dei pesci. In vivo ha caratteristiche di rifrangenza e di trasparenza e spesso assume forma concava. Tali caratteristiche sono sufficienti per attribuirgli un ruolo diottrico. Bassot (1960) determinò in esso la presenza di mucopolisaccaridi e lipidi spiegandone la forte rifrangenza legata ad una importante concentrazione di elementi disciolti. Nelle specie in cui è stato riscontrato e descritto (*C. sloanei* e *D. holti*) si mostra adeso alle cellule della lente-filtro ed appare come un tessuto fortemente idratato, trasparente, rifrangente ed omogeneo, con cellule ripiene di una sostanza mucoide, a ulteriore conferma della sua funzione diottrica ed in accordo appunto con le tesi di Bassot, 1960.

La comparazione anatomo – morfologica, operata nel corso di questa tesi, tra gli organi luminosi delle specie prese in esame, ha evidenziato significative similitudini tra le strutture componenti i fotofori ma anche punti di divergenza piuttosto evidenti.

Lo studio ha anche permesso di descrivere, per la prima volta, la morfologia macroscopica e microscopica dei fotofori appartenenti a specie appartenenti a famiglie molto distanti da un punto di vista tassonomico. Va ricordato infatti che, nonostante le diversità tra strutture ghiandolari ed

annessi diottrici presenti in questi organi luminosi, il fenomeno adattativo di convergenza ha portato queste strutture ad avere una morfologia ed una fisiologia simili.

BIBLIOGRAFIA

- Allen, D. G. and Case, J. F. (1990). Luminescent properties of deep-sea fish. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol* vol 144
- Altun, T., Çeli, F., Danabas, D. (2008). Bioluminescence in aquatic organisms. *Journal of Animal and Veterinarian Advances* 7: 841-846.
- Anadon, E. (1957). Anatomia e histologia de las placas luminosas caudales de *Lampadena nitida* (Taaning) *Boln. R. Soc. esp. Hist. nat.* 55, 129-144
- Ancil, M. and Gruchy, C. G. (1970). Stimulation and photography of bioluminescence in lanternfishes (Myctophidae) *J. Fish. Res. Bd. Can.* 27, 826 – 829
- Ancil, M. (1971). A bibliography on bioluminescence in fishes. *Sci. Rep. Yokosuka Cy Mus.* 18, 1-14
- Ancil, M. (1972). Luminescent organs of Myctophid fishes: Structural and histochemical aspects. *Canad. J. Zool.* 50, 233-237
- Ancil, M. and Case, J. F. (1977). The caudal luminous organs of lanternfish: general innervation and ultrastructure *Am. J. Anat. Vol.* 149, 1-22
- Ancil, M (1977). Development of bioluminescence and photophores in the midshipman fish, *Porichthys notatus*. *J. Morphol.* 151, 363 – 395
- Babin, M, Roesler, C. S, Cullen, J. J. (2008). *Real-Time Coastal Observing Systems for Ecosystem Dynamics and Harmful Algal Blooms*. Paris: UNESCO. 807 pp.
- Backus, R.H., J.E. Craddock, R.L. Haedrich, and B.H. Robison. (1977). Atlantic Mesopelagic Zoogeography. In *Fishes of the western North Atlantic. Edited by R.H. Gibbs, Jr. Mem. Sears Found. Mar. Res.*, 1(7):266-287.
- Backus, R. H., Craddock, J. E., Haedrich, R. L., Shores, D. L., Teal, J. M, Wing, A. S, Mead, G. W., Clarke, W. D. (1968). *Ceratoscopelus maderensis*: peculiar sound-scattering layer identified with this Myctophid fish. *Science.* 1968 May 31;160 (3831):991-3.
- Badcock, J. (1984a). Gonostomatidae. In: Whitehead, P. J. P., Bauchot, M. L., Hureau, J. C., Nielsen, J. and Tortonese, E. (Eds): *Fishes of the North-Eastern Atlantic and the Mediterranean. Vol. I. pp.* 284–301. UNESCO, Paris.

- Badcock, J. (1984b). Photichthyidae. In *Fishes of the North-easter Atlantic and the Mediterranean*, edited by P.J.P. Whitehead, M.-L. Bauchot, J.-C. Hureau, J. Nielsen, and E. Tortonese. UNESCO, 1:510 p.
- Badcock, J., Merret, N. R. (1976) – Midwater fishes in the eastern North Atlantic. I. Vertical distribution and associated biology in 30°N, 23°W, with developmental notes on certain myctophids. *Prog. Oceanogr.*, 7: 3-58.
- Baguet, F. (1974). Proceedings: Bioluminescence of a bathypelagic fish, *Argyroleucus hemigymnus* Cocco. *Arch. Int. Physiol. Biochim.* 82, 754 – 756
- Baguet, F. and Marechal, G. (1974). Bioluminescence of a bathypelagic fish *Argyroleucus hemigymnus*. *Archs. Int. Physiol. Biochim.* 82, 754-756
- Baguet, F. and Marechal, G. (1976). Bioluminescence of bathypelagic fish from the Strait of Messina. *Comp. Biochem. Physiol.* 53, 75-82
- Baguet, F. (1977). Les photophores des poissons lumineux. *Rev Quest Sci.* 148, 21-41
- Baguet, F. and Piccard, J. (1981). The counterlighting hypothesis: in situ observations on *Argyroleucus hemigymnus*. *Bioluminescence and Chemiluminescence*, Academic Press, London, 517-523
- Baguet, F., Piccard, J., Christophe, B., Marechal, G. (1983). Bioluminescence and luminescent fish in the Strait of Messina from the mesoscap "Forel". *Mar. Biol.* 74, 222-229
- Baguet, F. (1985). Aspects comparatifs de la bioluminescence des poissons lumineux du Detroit de Messine. *Ann. Soc. Zool. Belg* 1, 61-73
- Baker, A., Robbins, I., Moline, M. A., Iglesias-Rodriguez, M. D. (2008). Oligonucleotide primers for the detection of bioluminescent dinoflagellates reveal novel luciferase sequences and information on the molecular evolution of this gene. *J. Phycol.* 44:419–28
- Barenboim, G. M., Domaskii, A. K. and Turoverov, K. K. (1969). *Luminescence of biopolymers of cells*. New York and London Plenum Press.
- Barnes, A. T. and Case, J. F. (1974). The luminescence of Lanternfish (Myctofidae): spontaneous activity and responses to mechanical, electrical and chemical stimulation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 15. 203 - 221

- Bassot, J. M., Nicolas, M.T. (1995). Bioluminescence in scale-worm photosomes: the photoprotein polynoidin is specific for the detection of superoxide radicals. *Histochem. Cell Biol.* 104:199–210
- Bassot, J. M. (1960a). Donnée histochimiques et cytologiques sur les photophores due Téléostéen *Maurolicus pennanti*. *Arch. Anat. Morphol. Exp.* 49, 23 - 71
- Bassot, J. M. (1960b). Caractères cytologiques des cellules lumineuses chez quelques Téléostéens. *C. R. hebd. Séanc Acad. Sci. Paris* 250, 3878 – 3880
- Bassot J. M. (1966). On the comparative morphology of some luminous organs. In *“Bioluminescence in Progress”*. 557 – 610. *Princeton, University Press*.
- Battaglia, P., Andaloro, F., Consoli, P., Esposito, V., Malara, D., Musolino, S., Romeo, T. (2013). Feeding habits of the Atlantic bluefin tuna, *Thunnus thynnus* (L. 1758), in the central Mediterranean Sea (Strait of Messina). *Helgoland Marine Research*, 67, 97–107.
- Battaglia, P., Ammendolia, G., Cavallaro, M., Consoli, P., Esposito, V., Malara, D., Rao, I., Romeo, T., Andaloro, F. (2017). Influence of lunar phases, wind and seasonality on the stranding of mesopelagic fish in the Strait of Messina (central Mediterranean Sea). *Marine Ecology*, DOI:101111/maec.12459, in press
- Bekker, V.E. (1983). Myctophid fishes of the world ocean. *Inst. Okean. Shirshova, Akad. Nauk SSSR*, 224p.
- Berdar, A., Cavallaro, G., Giuffrè, G., Potoschi, A. (1977). Contributo alla conoscenza dei pesci spiaggiati lungo il litorale siciliano dello Stretto di Messina. *Mem. Biol. Mar. Oceanogr.* VII
- Berdar, A. e Cavaliere, A. (1979). Stadi larvali e postlarvali di mictofidi: *Hygophum hygomi*. *Mem. Biol. Mar. Oceanogr.* Vol. IX
- Berdar, A., Berdar, N., & Costa, F. (1988). Diminuzione di ittiofauna meso e batipelagica spiaggiata nello Stretto di Messina. *Memorie di Biologia Marina e Oceanografia*, 17, 43–60
- Berdar, A., Cavaliere, A., Cavallaro, G., Giuffrè, G., Potoschi, A. (1983). Lo studio degli organismi marini spiaggiati nello Stretto di Messina negli ultimi due secoli. *Nat. Sic. S. IV VII (1-4)* 3 – 17
- Berdar A. & Riccobono F. – Le meraviglie dello Stretto di Messina. EDAS ed. 1986
- Bossolasco, M. e Dagnino, I. (1957). Sulla turbolenza delle correnti marine nello Stretto di Messina. *Riv. Geof. Pura Appl.* 37.

- Bossolasco, M. e Dagnino, I. (1959). La diffusione delle acque ioniche nel Tirreno, attraverso lo Stretto di Messina. *Riv. Geof. Pura Appl.* 44.
- Bowlby, M. R, Case, J. F. (1991). Ultrastructure and neuronal control of luminous cells in the copepod. *Gaussia princeps*. *Biol. Bull.* 180:440–46
- Buck, J., Case, J. F. (2002). Physiological links in firefly flash code evolution. *J. Insect Behav.* 15:51–68
- Buck, J. (1961). Speculations on the interrelations and evolution of photic organs. In “Light and Life”. *Johns Hopkins University Press, Baltimore*
- Bush, S. L., Robison, B. H., Caldwell, R. L. (2009). Behaving in the dark: locomotor, chromatic, postural, and bioluminescent behaviors of the deep-sea squid *Octopoteuthis deletron* Young 1972. *Biol. Bull.* 216:7–22
- Case, J. F., Warner, J., Barnes, A. T., and Lowenstine, M. (1977). Bioluminescence of lanternfish (Myctophidae) in response to changes in light intensity. *Nature* 265, 179 – 181
- Cavallaro, G. (1987). I pesci mictofidi dello Stretto di Messina. *Doc e Trav IGAL n° 11 Paris*
- Cavallaro, M., Battaglia, P., Laurà, R., Guerrera, M. C., Abbate, F., & Germanà, A. (2015a). The morphology of photophores in the Garrick, *Cyclothone braueri* (Family: Gonostomatidae): an ultrastructure study. *Acta Zoologica*, 96(3), 296-300.
- Cavallaro, M., Montalbano, G., Guerrera, M.C., Madrigrano, M., Ammendolia, G. (2015b). Preliminary data on the structure of the small lantern fish photophores, *Diaphus holti* Tåning, 1918 (family: Myctophidae) *Biol. Mar. Mediterr.* 22 (1): 221-222
- Cavallaro, M., Ammendolia, G., Andaloro, F., & Battaglia, P. (2017). First record of the mesopelagic fish *Diaphus dumerilii* (Bleeker, 1856) in the Mediterranean Sea. *Marine Biodiversity*, doi.org/10.1007/s12526-016-0492-3
- Cavallaro, M., Mammola, C. L., Verdiglione, R. (2004). Structural and ultrastructural comparison of photophores of two species of deep-sea fishes: *Argyrolepecus hemigymnus* and *Maurolicus muelleri*. *J. Fish Biol.* 64:1552–67
- Cavallaro, M., Battaglia, P., Guerrera, M. C., Abbate, F., Levanti, M., Andaloro F., Germanà, A, Laurà, R. (2017). New data on morphology and ultrastructure of skin photophores in the deep-sea squid *Histioteuthis bonnellii* (Férussac, 1834), Cephalopoda: Histioteuthidae - *Acta Zoologica* 98: 271–277

- Claes, J., Mallefet, J. (2008). Early development of bioluminescence suggests camouflage by counter-illumination in the velvet belly lantern shark *Etmopterus spinax* (Squaloidea: Etmopteridae). *J. Fish Biol.* 73:1337–50
- Clarke, W. D. (1963). Function of bioluminescence in mesopelagic organism. *Nature* 198, 1244 – 1246
- Cohen, J. H., Frank, T. M. (2007). Vision in the hyperiid amphipod *Scina crassicornis*. *J. Mar. Biol. Assoc.* 87:1201–1206
- Copeland, D. E. (1991). Fine structure of photophores in *Gonostoma elongatum*: detail of a dual gland complex. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole.* 181, 144 - 157.
- Cormier, M. J. and Trotter, J. R. (1964). Bioluminescence. *A. Rev. Biochem.* 33, 431 – 458.
- Cormier, M. J., Kreiss, P. and Prichard, P. M. (1966). Bioluminescence systems of the peroxidase type. in *“Bioluminescence in Progress” – Princeton University Press.* 381 – 384.
- Cormier, M. J., Wampler, J. E. and Hori, K. (1973a). Bioluminescence: chemical aspects. In *“Progress in the Chemistry of Organic Natural Products” Springer – Verlag N. Y.* 1 – 60
- Cormier, M. J., Hercules, D. M. and Lee, J. (1973b). *“Chemiluminescence and Bioluminescence” Plenum Press., N. Y.*
- Costa F. (1991). Atlante dei pesci dei mari italiani – ed. Mursia
- Davis, M. P., Sparks, J. S., & Smith, W. L. (2016). Repeated and Widespread Evolution of Bioluminescence in Marine Fishes. *PloS one*, 11(6).
- De Cock, R., Matthyssen, E. (1999). Aposematism and bioluminescence: experimental evidence from glow-worm larvae. *Evol. Ecol.* 13:619–39
- De Cock, R., Matthyssen, E. (2003). Glow-worm larvae bioluminescence (Coleoptera: Lampyridae) operates as an aposematic signal upon toads (*Bufo bufo*). *Behav. Ecol.* 14:103–108
- Deheyn, D. D., Mallefet, J., Jangoux, M. (2000). Evidence of seasonal variation in bioluminescence of *Amphipholis squamata* (Ophiuroidea, Echinodermata): Effects of environmental factors. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 245:245– 64
- Denton, E. J., Gilpin - Brown, J. B. and Roberts, B. L. (1969). On the organization and function of the photophores of *Argyrolepecus*. *J. Physiol., London.* 204, 38.

Denton, E. J., Gilpin - Brown, J. B. and Wright, P. G. (1970). On the “filters” in the photophores of mesopelagic fish and a fish emitting the light on specially sensitive to red light. *J. Physiol.* 208, 728 – 738

Denton, E. J. and Herring, P. J. (1978). On the filters in the ventral photophores of mesopelagic animals. *J. Physiol.* 284, 428

Devillers, I., De Wergifosse, B., Bruneau, M. P., Tinant, B., Declercq, J. P. (1999). Synthesis, structural characterization and antioxidative properties of aminopyrazine and imidazolopyrazine derivatives. *J. Chem. Soc. Perkin Trans.* 27:1481–87

Dewael, Y., Mallefet, J. (2002). Luminescence in ophiuroids (Echinodermata) does not share a common nervous control in all species. *J. Exp. Biol. J. Exp. Biol.* 205:799–806

Douglas, R. H., Partridge, J. C., Dulai, K. S., Hunt, D. M., Mullineaux, C. W., Hynninen, P. H. (1999). Enhanced retinal longwave sensitivity using a chlorophyll-derived photosensitizer in *Malacosteus niger*, a deep-sea dragon fish with far red bioluminescence. *Vision Res.* 39:2817–32

Douglas, R. H., Partridge, J. C., Dulai, K., Hunt, D., Mullineaux, C. W., Tauber, A.Y., Hynninen, P. H. (1998). Dragon fish see using chlorophyll. *Nature* 393:423–24

Dubois, R. (1913). Mécanisme intime de la production de la lumière chez les organismes lumineux, communication présentée à la Société Linnéenne de Lyon le 23 juin 1913, Lyon: Rey, 16 p.

Dubois, R. (1914). Les animaux et les végétaux lumineux. Le secret de leur fabrication et la lumière de l’avenir, Paris: Association Française pour l’Avancement des Sciences, Extrait du C. R. du congrès anglo-français de cette association, tenu au Havre le 30 juillet 1914, 12 p.

90

Dunlap, P.V., Kita-Tsukamoto, K. (2006). Luminous bacteria. *Prokaryotes* 2:863–92

Dunstan, S. L., Sala-Newby, G. B., Fajardo, A. B., Taylor, K. M., Campbell, A. K. (2000). Cloning and expression of the bioluminescent photoprotein pholasin from the bivalve mollusc *Pholas dactylus*. *J. Biol. Chem.* 275:9403– 9409

Edwards, A. S. and Herring, P. J. (1977). Observation on the comparative morphology and operation on the photogenic tissues of Myctophid Fishes. *Mar. Biol.* 41, 59-70

Fields, D. M., Shaeffer, D. S., Weissburg, M. J. (2002). Mechanical and neural responses from the mechanosensory hairs on the antennule of *Gaussia princeps*. *Mar. Ecol.-Prog. Series* 227:173–86

- Forst, S., Dowds, B., Boemare, N., Stackebrandt, E. (1997). *Xenorhabdus* and *Photorhabdus* spp.: bugs that kill bugs. *Annu. Rev. Microbiol.* 51:47–72
- Frank, T. M., Widder, E. A., Latz, M. I., Case, J.F. (1984). Dietary maintenance of bioluminescence in a deep-sea mysid. *J. Exp. Biol.* 109:385–89
- Galt, C. P., Flood, P. R. (1998). Bioluminescence in the Appendicularia. In *The Biology of Pelagic Tunicates*, ed. Q Bone, pp. 215–229. Oxford, UK: Oxford Univ. Press
- Gartner, J. V., Hopkins, T. L., Baird, R. C., and Milliken, D. (1987). The lanternfishes (Pisces: Myctophidae) of the eastern Gulf of Mexico. *Fish. Bull.*, 85(1):81-98.
- Genovese, S., Berdar, A., Guglielmo, L. (1971). Spiaggiamenti di fauna abissale nello Stretto di Messina. *Atti. Soc. Pel. Sci FF MM NN vol XVII fasc III IV*
- Gibbs, R. H., Jr. (1986). Family No. 67: Stomiidae. In *Smiths' Sea Fishes*, edited by M.M. Smith and P.C. Heemstra. South Africa, Johannesburg, MacMillan, pp 229-230.
- Gibbs, R.H., Jr. (1969). Taxonomy, sexual dimorphism, vertical distribution, and evolutionary zoogeography of the bathypelagic fish genus *Stomias* (Stomiatidae). *Smithsonian Contrib. Zool.*, 31:1-25.
- Grober, M. S. (1988). Brittle-star bioluminescence functions as an aposematic signal to deter crustacean predators. *Anim. Behav.* 36:493–501
- Goodyear, R. H., Zahuranec, B. J., Pugh, W. L., Gibbs, J. R. (1972). Ecology and vertical distribution of Mediterranean midwater fishes. *Mediterr. Biol. Stud. Final. Rep.*, 1(3): 91-229.
- Grey, M. (1964). Family Gonostomatidae. In *Fishes of the Western North Atlantic*, edited by H.B. Bigelow, D.M. Cohen, M.M. Dick, R.H. Gibbs, Jr., M. Grey, J.E. Morrow, Jr., L.P. Schultz, and V. Walters. Mem. Sears Found. Mar. Res., 4(1):78-240.
- Haddock, S. H. D., Case, J. F. (1995). Not all ctenophores are bioluminescent: *Pleurobrachia*. *Biol. Bull.* 189:356–62
- Haddock, S. H. D., Case, J. F. (1999). Bioluminescence spectra of shallow and deep-sea gelatinous zooplankton: ctenophores, medusae and siphonophores. *Mar. Biol.* 133:571–82
- Haddock, S. H. D., Dunn, C. W., Pugh, P. R., Schnitzler, C. E. (2005). Bioluminescent and red-fluorescent lures in a deep-sea siphonophore. *Science* 309:263

- Haddock, H. D., Moline M. A. & Case J. F. (2010) Bioluminescence in the sea. *Annual Review of Marine Science vol 2, 2010 pp 443-493*
- Hamner, W. M., Robison, B. H. (1992). In-situ observations of giant appendicularians in Monterey Bay. *Deep Sea Res. 39:1299–313*
- Haneda, Y. (1963). Some observations on photophores, especially a transparent cheek area in the toadfish, *Porichthys*. *Sci. Rep. Yokosuka Cy. Mus 8, 17 – 22*
- Harold, A. S. and Weitzman. S. H. (1996). Interrelationships of Stomiiform Fishes. In *The Interrelationships of Fishes, edited by M.L.J. Stiassny, L.R. Parenti and G.D. Johnson. London, Academic Press, pp. 333-353*
- Harold A.S. - Bony fishes FAO Vol. 3 part 1. Pag. 1896 - Roma 2016.
- Harper, R. D., Case, J. F. (1999). Disruptive counterillumination and its anti-predatory value in the plainfish midshipman *Porichthys notatus*. *Mar. Biol. 134:529–40*
- Harvey, E. N. (1916). The mechanism of light production in animals. *Science, N. Y. 44, 208 - 209*
- Harvey, E. N. (1917). Studies on bioluminescence. V. The chemistry of light production by the firefly. *Am. J. Physiol. 42, 342 – 348.*
- Harvey, E. N. (1920). "The Nature of Animal Light" *Philadelphia*
- Harvey, E.N. (1952). "Bioluminescence". *Academic Press, NY.*
- Harvey, E. N. (1957). "A History of Bioluminescence". *Amer. Phil. Soc. Philadelphia.*
- Hastings, J. W. (1968). Bioluminescence. *A. Rev. Biochem. 37, 597 – 630*
- Hastings, J. W. (1971). Light to hide by: ventral luminescence to camouflage the silhouette. *Science, N. Y. 173, 1016 – 1017.*
- Haygood, M. G. and Edwards, A. S., (1994). Bioluminescence of Myctophid fishes is not due to Bacterial luciferase. *J. Exp. Zool. 270*
- Helfman, G., Collette, B. and Facey, D. (1997). The diversity of fishes. *Blackwell Science, Malden, MA. 528 p.*

- Herring, P. J. (1987). Systematic distribution of bioluminescence in living organisms. *J. Biolum. Chemilum.* 1:147–63
- Herring, P. J. (1985). Tenuous evidence for the luminous mouthed shark. *Nature* 318:238
- Herring, P. J. (1979). Some features of the bioluminescence of the radiolarian *Thalassicolla* sp. *Mar. Biol.* 53:213–16
- Herring, P. J. (1977). Luminescence in cephalopods and fish. 38:127–59 *Symp. Zool. Soc. Lond.*
- Herring, P. J. (2000). Species abundance, sexual encounter, and bioluminescent signalling in the deep sea. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 355:1273–76
- Herring, P. J. (2007). Sex with the lights on? A review of bioluminescent sexual dimorphism in the sea. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 87:829–42
- Herring, P. J, Cope, C. (2005). Red bioluminescence in fishes: on the suborbital photophores of *Malacosteus*, *Pachystomias* and *Aristostomias*. *Mar. Biol.* 148:383–94
- Herring, P. J, Dilly, P. N., Cope, C. (2002). The photophores of the squid family Cranchiidae (Cephalopoda: Oegopsida). *J. Zoology* 258:73–90
- Herring, P. J., Watson, M. (1993). Milky Seas: a bioluminescent puzzle. *The Mar. Obs.* 63:22–30
- Herring, P.J., Widder, E. A. (2004). Bioluminescence of deep-sea coronate medusae (Cnidaria: Scyphozoa). *Mar. Biol.* 146:39–51
- Herring, P. J. (1972). Bioluminescence of searsid fishes. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 52, 879 - 887
- Herring, P. J. (1976). Observations of bioluminescence at sea. *Mar. Obsr.* 46, 176 - 183
- Herring, P. J. (1977). Bioluminescence in marine organism. *Nature, Lond.* 267, 788 – 793.
- Herring, P. J. (1978). Bioluminescence in action. *Academic Press London*
- Herring, P. J. (1982). Aspects of the bioluminescence of fishes. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 20, 415 - 470.
- Hopcroft, R. R., Robison, B. H. (1999). A new mesopelagic larvacean, *Mesochordaeus erythrocephalus*, sp. nov., from Monterey Bay, with a description of its filtering house. *J. Plankton Res.* 21:1923–37

Huber, M. E., Arneson, A. C., Widder, E. A. (1989). Extremely blue bioluminescence in the polychaete *Polycirrus perplexus* (Terebellidae). *Bull. Mar. Sci.* 44:1236–39

Hulley, P.A. (1981). Results of the research cruises of FRV "Walter Herwig" to South America LVIII. Family Myctophidae (Osteichthys, Myctophiformes). *Arch. Fisch. Wiss.* , 31:1-300.

- Inouye, S., Watanabe, K., Nakamura, H., Shimomura, O. (2000). Secretional luciferase of the luminous shrimp *Oplophorus gracilirostris*: cDNA cloning of a novel imidazopyrazinone luciferase. *FEBS Lett.* 481:19–25
- Isobe, M., Kuse, M., Tani, N., Fujii, T., Matsuda, T. (2008). Cysteine-390 is the binding site of luminous substance with symplectin, a photoprotein from Okinawan squid, *Symplectoteuthis oualaniensis*. *P. Jpn. Acad. B Phys.* 84:386–92
- Johnsen, S., Balsler, E. J., Fisher, E. C., Widder, E. A. (1999). Bioluminescence in the deep-sea cirrate octopod *Stauroteuthis syrtensis verrill* (Mollusca: Cephalopoda). *Biol. Bull.* 197:26–39
- Johnsen, S., Widder, E. A., Mobley, C. (2004). Propagation and perception of bioluminescence: factors affecting counterillumination as a cryptic strategy. *Biol. Bull.* 207:1–16
- Jones, B., Nishiguchi, M. (2004). Counterillumination in the Hawaiian bobtail squid, *Euprymna scolopes* Berry (Mollusca: Cephalopoda). *Mar. Biol.* 144:1151–55
- Kaeding, A. J., Ast, J. C., Pearce, M. M., Urbanczyk, H., Kimura, S., (2007). Phylogenetic diversity and cosymbiosis in the bioluminescent symbioses of “*Photobacterium mandapamensis*.” *Appl. Envir. Microbiol.* 73:3173–82
- Karakulak, F. S., Salman, A., Oray, I. K. (2009). Diet composition of Bluefin tuna (*Thunnus thynnus* L. 1758) in the Eastern Mediterranean Sea, Turkey. *J Appl Ichthyol* 25(6):757–761
- Kenaley, C. P. (2008). Diel vertical migration of the loosejaw dragonfishes (Stomiiformes: Stomiidae: Malacosteinae): a new analysis for rare pelagic taxa. *J. Fish Biol.* 73:888–901
- Kenaley, C. P. (2009). Revision of Indo-Pacific species of the loosejaw dragonfish genus *Photostomias* (Teleostei: Stomiidae: Malacosteinae). *Copeia* (1):175–89
- Kenaley, C. P., Hartel, K. E. (2005). A revision of Atlantic species of *Photostomias* (Teleostei: Stomiidae: Malacosteinae), with a description of a new species. *Ichthyol. Res.* 52:251–63
- Kim, G., Lee, Y-W., Joung, D-J., Kim, K-R., Kim, K. (2006). Real-time monitoring of nutrient concentrations and red-tide outbreaks in the southern sea of Korea. *Geophys. Res. Lett.* 33:L13607
- Krönström, J., Dupont, S., Mallefet, J., Thorndyke, M., Holmgren, S. (2007). Serotonin and nitric oxide interaction in the control of bioluminescence in northern krill, *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars). *J. Exp. Biol.* 210:3179–87

- Kunitomo, Y., Sarashina, I., Iijima, M., Endo, K., Sashida, K. (2006). Molecular phylogeny of acantharian and polycystine radiolarians based on ribosomal DNA sequences, and some comparisons with data from the fossil record. *Eur. J. Protistol.* 42:143–53
- Iwai, T. Okamura, O. (1960) A study of the luminous organs of the lantern fish, *Tarletonbeania taylori* Mead. *Sci. Rep. Yokosuka Cy. Mus.* 5, 1-5
- Lall, A. B., Seliger, H. H., Biggley, W. H., Lloyd, J. E. (1980). Ecology of colors of firefly bioluminescence. *Science* 210:560–62
- Lapota, D., Galt, C., Losee, J., Huddell, H., Orzech, J., Neelson, K. (1988). Observations and measurements of planktonic bioluminescence in and around a milky sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 119:55–81
- Latz, M. I. (1995). Physiological mechanisms in the control of bioluminescent countershading in a midwater shrimp. *Mar. Freshwater Behav. Physiol.* 26:207–18
- Latz, M. I., Bowlby, M. R., Case, J. F. (1991). Bioluminescence of the solitary spumellarian radiolarian, *Thalassicola nucleata* (Huxley). *J. Plankton Res.* 13:1187–201
- Lawry Jr, J. V. (1973). Dioptric modifications of the scales overlying the photophores of the lantern fish, *Tarletonbeania crenularis* (Myctophidae). *Journal of Anatomy*, 114(1), 55-63.
- Lawry, Jr, J. V. (1974) Lanternfish compare downwelling light and bioluminescence. *Nature* 247
- Lloyd, J. E. (1971). Bioluminescent communication in insects. *A. Rev. Ent.* 16, 97 - 122
- Mallefet, J., Hendler, G., Herren, C. M., McDougall, C. M., Case, J. F. (2004). A new bioluminescent ophiuroid species from the coast of California. In *Echinoderms: München*, ed. T Heinzeller, JH Nebelsick, pp. 305–10
- Mallefet, J. and Shimomura, O. (1995) Presence of coelenterazine in mesopelagic fishes from the Strait of Messina. *Mar. Biol.* 124, 381-385
- Magazzù, G. e Cavallaro, G. (1972). Contributo alla conoscenza delle condizioni idrologiche e della produzione primaria delle acque costiere dell'alto Ionio. *Mem. Biol. Mar. Oceanogr.* 2, 99 – 118.
- Markova, S. V., Golz, S., Frank, L. A., Kalthof, B. (2004). Cloning and expression of cDNA for a luciferase from the marine copepod *Metridia longa*: a novel secreted reporter enzyme. *J. Biol. Chem.* 279:3312–17

- Mazzarelli, G. (1909). Gli animali abissali e le correnti sottomarine dello Stretto di Messina. *Riv. Mens. Pesca Pavia*, 11. Pp. 177-218
- McCapra, F. (1973). The chemistry of bioluminescence. *Endeavour* 32, 139 – 145.
- McCapra, F. (1976). Chemical mechanisms in bioluminescence. *Acc. Chem. Res.* 9, 201 – 208.
- Miller, S. D., Haddock, S. H. D. , Elvidge, C. D., Lee, T. H. (2005). Detection of a bioluminescent milky sea from space. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102:14181–84
- Mitchell, G. (1970). Light emission from cell-free preparations of the body photophores of lanternfish. *Research Program of the R/V Alpha Helix*.
- Morin, J. G. (1983). Coastal bioluminescence: patterns and functions. *Bull. Mar. Sci.* 33:787–817
- Morin, J. G. (1986). “Firefleas” of the sea: Luminescence signaling in marine ostracode crustaceans. *Florida Entomol.* 69:105–21
- Morin, J. G., Cohen, A. C. (2010). It’s all about sex: bioluminescent courtship displays, morphological variation and sexual selection in two new genera of Caribbean ostracodes. *J. Crust. Biol.* 30.
- Morrow, J. E., Jr. (1964). Family Stomiidae. In *Fishes of the Western North Atlantic* edited by H.B. Bigelow, D.M. Cohen, M.M. Dick, R.H. Gibbs, Jr., M. Grey, J.E. Morrow, Jr., L.P. Schultz, and V. Walters. *Mem. Sears Found. Mar. Res.*,1(4):290-31
- Munk, O. (1999). The esca photophore of ceratioids (Pisces; Ceratioidei)—a review of structure and function. *Acta Zoologica* 80:265–84
- Mosetti, F. (1988). Some news on the currents in the Strait of Messina *Boll. Ocean Teor. Appl.* 3, 119-179
- Nafpaktitis, B.G., Backus, R.H., Craddock, J.E., Haedrich, R.L., Robison, B.H., Karnella, C. (1977) Family Myctophidae. *Mem. Sears Fdn. Mar. Res.*, 1 (7): 13-265.
- Nakamura, H., Kishi, Y., Shimomura, O., Morse, D., Hastings, J. W. (1989). Structure of dinoflagellate luciferin and its enzymatic and nonenzymatic air-oxidation products. *J. Am. Chem. Soc.* 111:7607–11
- Nealson, K. H., Hastings, J. W. (2006). Quorum sensing on a global scale: massive numbers of bioluminescent bacteria make milky seas. *Appl. Environ. Microbiol.* 72:2295–97

- Nicol, J. A. C. (1969). Bioluminescence. *Fish Physiol.* 3, 355 – 400
- Nyholm, S. V., McFall-Ngai, M. (2004). The winnowing: establishing the squid-vibrio symbiosis. *Nat. Rev. Microbiol.* 2:632
- Nyholm, S. V., Stewart, J. J., Ruby, E. G., McFall-Ngai, M. J. (2009). Recognition between symbiotic *Vibrio fischeri* and the haemocytes of *Euprymna scolopes*. *Environ. Microbiol.* 11:483–93
- O'Day, W. T. (1972). The histology and fine structure of some bioluminescent organs in deep-sea fishes PH. D. THESIS, University of Southern California
- Parin, N. V. and Borodulina, O. D. (1990). Survey of the genus *Polymetme* (Photichthyidae) with a description of two new species. *Vopr. Ikhtiol.* 30:733-743.
- Paxton, R. J. (1967). Biological note on southern California Lanternfishes (Family Mictophidae). *Calif. Fish. Game*, 53: 214-217.
- Paxton, R. J. (1972). Osteology and relationships of the lanternfishes (Family Myctophidae). *Bull. Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co.*, 13:81.
- Peel, M. M., Alfredson, D. A., Gerrard, J. G., Davis, J. M., Robson, J. M., (1999). Isolation, identification, and molecular characterization of strains of *Photobacterium luminescens* from infected humans in Australia. *J. Clin. Microbiol.* 37:3647
- Pietsch, T. W. (2009). Oceanic Anglerfishes: Extraordinary Diversity in the Deep Sea. *Berkeley: Univ. of Calif. Press.* 576 pp.
- Polet, S., Berney, C., Fahrni, J., Pawlowski, J. (2004). Small-subunit ribosomal RNA gene sequences of *Phaeodarea* challenge the monophyly of Haeckel's Radiolaria. *Protist* 155:53–63
- Pugh, P.R., Haddock, S. H. D. (2009). Three new species of Resomiid siphonophores (Siphonophora, Physonectae). *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, doi: 10.1017/S0025315409990543
- Ramsdell, J. S., Anderson, D. M., Glibert, P. M. (2005). Harmful Algal Research and Response: A *National Environmental*
- Rees, J. F., De Wergifosse, B., Noiset, O., Dubuisson, M., Janssens, B., Thompson, E. M. (1998). The origins of marine bioluminescence: Turning oxygen defence mechanisms into deep-sea communication tools. *J. Exp. Biol.* 201:1211–21

- Renaux, R., Youngbluth, M. (1990). A new mesopelagic appendicularian, *Mesochordaeus bahamasi* gen. nov., sp. nov. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 70:755–60
- Renwart, M., Delroisse, J., Claes, J. M., Mallefet, J. (2014). Ultrastructure organization of lantern shark (*Etmopterus spinax* Linnaeus, 1758) photophores. *Zoomorphology – Vol. 133, Issue 4, pp* 405–416
- Rivers, T. J., Morin, J. G. (2008). Complex sexual courtship displays by luminescent male marine ostracods. *J. Exp. Biol.* 211:2252–62
- Robison, B. H. (1992). Bioluminescence in the benthopelagic holothurian *Eynpniastes eximia*. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 72:463–72
- Robison, B. H. (2004). Deep pelagic biology. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 300: 253-272
- Robison, B. H., Raskoff, K. A., Sherlock, R. E. (2005). Ecological substrate in midwater: *Doliolula equus*, a new mesopelagic tunicate. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 85:655–63
- Robison, B. H., Reisenbichler, K. R., Hunt, J. C., Haddock, S. H. D. (2003). Light production by the arm tips of the deep-sea cephalopod *Vampyroteuthis infernalis*. *Biol. Bull.* 205:102–109
- Robison, B. H., Ruby, E. G., Morin, J. G. (1977). Luminous bacteria associated with the gut contents of midwater fishes. *West. Soc. Nat.* 58:55
- Ruby, E. G., McFall-Ngai, M. J. (1992). A squid that glows in the night: development of an animal-bacterial mutualism. *J. Bacteriol.* 174:4865–70
- Schaefer, S., Johnson, R. K., and Badcock, J. (1986a). Gonostomatidae. In *Smiths' Sea Fishes*, edited by M. M. Smith and P. C. Heemstra. Johannesburg, MacMillan, South Africa, pp. 247-253.
- Schaefer, S., Johnson, R. K., and Badcock, J. (1986b). Family No. 73: Photichthyidae. In *Smiths' Sea Fishes*, edited by M.M. Smith, and P.C. Heemstra. Johannesburg, MacMillan, South Africa, pp 243-247.
- Schofield, P. J. and Burges, G. H. (1997). *Etmopterus robinsi*, a new species of deepwater lantern shark from the caribbean sea and western north atlantic, with a redescription of *Etmopterus hillianus*. *Bull. Ma. Sci.* 60, 1060-1073.
- Shagin, D. A., Barsova, E. V., Yanushevich, Y. G., Fradkov, A. F., Lukyanov, K. A., (2004). GFP-like proteins as ubiquitous metazoan superfamily: evolution of functional features and structural complexity. *Mol. Biol. Evol.* 21:841–50

- Shimomura, O. (1995a). A short story of aequorin. *Biol. Bull.* 189:1–5
- Shimomura, O. (1995b). The roles of the two highly unstable components F and P involved in the bioluminescence of euphausiid shrimps. *J. Biolum. Chemilum.* 10:91–101
- Shimomura, O. (2005). The discovery of aequorin and green fluorescent protein. *J. Microsc.* 217:3–15
- Shimomura, O. (2006). Bioluminescence: Chemical Principles And Methods. *Singapore: World Scientific.* 500 pp.
- Shimomura, O., Johnson, F. (1972). Structure of the light-emitting moiety of aequorin. *Biochemistry* 11:1602–1608
- Shimomura, O., Johnson, F. (1975). Chemical nature of bioluminescence systems in coelenterates. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 72:1546–49
- Shimomura, O., Johnson, F. H. (1978). Peroxidized coelenterazine, the active group in the photoprotein aequorin. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 75:2611–15
- Shimomura, O., Johnson, F. H., Saiga, Y. (1962). Extraction, purification and properties of aequorin, a bioluminescent protein from the luminous hydromedusan, *Aequorea*. *J. Cell. Comp. Physiol.* 59:223–39
- Sillman, A. J. (1996). Visual pigments and photoreceptors in two species of shark, *Triakis semifasciata* and *Mustelus henlei*. *The Journal of Exp. Zool.* 276,1 – 10.
- Sinniger, F., Reimer, J. D., Pawlowski, J. (2008). Potential of DNA sequences to identify zoanthids (Cnidaria: Zoantharia). *Zool. Sci.* 25:1253–60
- Strum, J. M. (1966). Fine structure of the dermal luminescent organs, photophores, in the fish, *P. notatus*. *Anat. Rec.* 164, 433-462
- Strum, J. M. (1968). Photophores of *P. notatus*: ultrastructure of innervation on changes following adrenalin stimulation. *Anat. Rec.* 160, 434 - 435
- Strum, J. M. (1969). Photophores of *P. notatus*: ultrastructure of innervation. *Anat. Rec.* 164, 463 – 478

- Suntsov, A. V., Brodeur, R. D. (2008). Trophic ecology of three dominant myctophid species in the northern California Current region. *Mar. Ecol.-Prog. Series* 373:81–96
- Suntsov, A. V., Widder, E. A., Sutton, T. T. (2008). Bioluminescence in larval fishes. In *Fish Larval Physiology*, ed. RN Finn, BG Kapoor, pp. 51–88. Bergen, Norway: Univ. Bergen Press
- Sutton, T. T. (2005). Trophic ecology of the deep-sea fish *Malacosteus niger* (Pisces : Stomiidae): An enigmatic feeding ecology to facilitate a unique visual system? *Deep Sea Res. I* 52:2065–76
- Sutton, T. T., Hartel, K. E. (2004). New species of *Eustomias* (Teleostei: Stomiidae) from the western North Atlantic, with a review of the subgenus *Neostomias*. *Copeia* (1):16–21
- Szent-Gyorgyi, C., Ballou, B. T., Dagnal, E., Bryan, B. (2003). Cloning and characterization of new bioluminescent proteins. *Proc. SPIE* 3600:4–11
- Takahashi, H., Isobe, M. (1994). Photoprotein of luminous squid, *Symplectoteuthis oualaniensis* and reconstruction of the luminous system. *Chem. Lett.* 23:843–46
- Takenaka, Y., Masuda, H., Yamaguchi, A., Nishikawa, S., Shigeri, Y., Yasukazu, Y., Mizuno, H. (2008). Two forms of secreted and thermostable luciferases from the marine copepod crustacean, *Metridia pacifica*. *Gene* 425:28–35
- Tett, P. B., Kelly, M. G. (1973) Marine bioluminescence *Oceanogr. Mar. Biol. Ann.* 1, 89-173
- Tomasin, A. (1980). Nuove conoscenze idrografiche relative allo Stretto di Messina. *C N R – I D G M Venezia*
- Tortonese, E. (1975). *Osteichthyes. Bologna, Calderini.*
- Tsuji, F. I. (2002). Bioluminescence reaction catalyzed by membrane-bound luciferase in the “firefly squid,” *Watasenia scintillans*. *Biochim. Biophys. Acta* 1564:189–97
- Tsuji, F. I. (2005). Role of molecular oxygen in the bioluminescence of the firefly squid, *Watasenia scintillans*. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 338:250–53
- Tsuji, F. I., Barnes, A. T., Case, J. F. (1972). Bioluminescence in the marine teleost, *Porichthys notatus*, and its induction in a non-luminous form by *Cypridina* (Ostracod) luciferin. *Nature* 237:515–16
- Tsuji, F. I. and Haneda, Y. (1971). Luminescent sistem in a myctophid fish, *Diaphus elucens* Brauer *Nature* 233, 623 - 624

Turner, G. K. (1985). Measurements of light from chemical or biochemical reactions in *Bioluminescence and Chemiluminescence vol I Van Dyke ed.*

Voss, G. L. (1967). Squids, jet-powered torpedos of the deep. *Natl. Geogr. Mag.* 131:386–411

Wassink, E. C. (1948). Observations on the luminescence in funghi. *Rec. Trav. Bot. Néerl.* 41, 150 – 212

Waters, C. M., Bassler, B. L. (2005). Quorum sensing: cell-to-cell communication in bacteria. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* 21:319–46

Weatherby, T. M., Davis, A. D., Hartline, D. K., Lenz, P. H. (2000). The need for speed. II. Myelin in calanoid copepods. *J. Comp. Physiol. A* 186:347–57

Widder, E. A. (1998). A predatory use of counterillumination by the squaloid shark, *Isistius brasiliensis*. *Envir. Biol. Fishes* 53:267–73

Widder, E. A., Greene, C. H., Youngbluth, M. J. (1992). Bioluminescence of sound-scattering layers in the Gulf of Maine. *J. Plankton Res.* 14:1607–24

Widder, E. A., Johnsen, S., Bernstein, S. A., Case, J. F., Neilson, D. J. (1999). Thin layers of bioluminescent copepods found at density discontinuities in the water column. *Mar. Biol.* 134:429–37

Woodland, D. J., Cabanban, A. S., Taylor, V. M., Taylor, R. J. (2002). A synchronized rhythmic flashing light display by schooling *Leiognathus splendens* (Leiognathidae: Perciformes). *Mar. Freshwater Res.* 53:159–62

Woods, W. Jr, Hendrickson, H., Mason, J., Lewis, S. (2007). Energy and predation costs of firefly courtship signals. *Am. Nat.* 170:702–708

Whitehead, P., J., P., Bauchot, M-L., Hureau, J-C., Nielsen, J., Tortonese, E. (1984). Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. 1, UNESCO (Eds.) Paris.

Young, R. E. (1983). Oceanic bioluminescence: an overview of general function. *Bull. Mar. Sci.* 33, 829 – 845.