

(Manuscrit reçu le 22 avril 1983)

ASPECTS COMPARATIFS DE LA BIOLUMINESCENCE DES POISSONS LUMINEUX DU DÉTROIT DE MESSINE

par

FERNAND BAGUET

Laboratoire de Physiologie animale
Bâtiment Claude Bernard
5, Place de la Croix-du-Sud
1348 Louvain-la-Neuve (Belgique)

RÉSUMÉ

Les photophores ventraux de *Argyropelecus hemigymnus* et les photophores abdominaux de *Maurolicus muelleri*, isolés de l'animal et maintenus en présence d'une solution physiologique, répondent à l'application d'adrénaline $10^{-4}M$ par une émission de lumière dont l'amplitude est proportionnelle au poids des photophores. L'intensité de la luminescence des photophores de *Maurolicus* est quatre fois supérieure à celle des photophores de *Argyropelecus*.

Dans le cadre de l'hypothèse du camouflage, cette différence suggère que ces deux organismes pourraient vivre dans des eaux dont le niveau de luminosité est différent.

Comparative aspects of bioluminescence in luminescent fish of the Strait of Messina

SUMMARY

Isolated ventral photophores of *Argyropelecus hemigymnus* and abdominal photophores of *Maurolicus muelleri*, respond to adrenaline $10^{-4}M$ by a light emission which magnitude is proportional to the weight of photophores. The amplitude of the light response is four times as high in *Maurolicus* with regard to *Argyropelecus* photophores. According to the counter-lighting hypothesis, this difference suggests that those fishes might live in waters of a different ambient light level.

INTRODUCTION

Dans le Déroit de Messine, lors des périodes de grandes marées, se développe un courant qui ramène vers les eaux de surface une quantité d'organismes lumineux vivant dans les profondeurs de la Mer Ionienne et de la Mer Thyréniennne. Les poissons lumineux les plus abondants sont *Argyropelecus hemigymnus* et *Maurolicus muelleri* : on peut trouver le premier soit en mer, soit échoué sur une courte étendue de plage (environ 200 mètres) située à Faro, localité de l'extrême pointe de la Sicile (Pl. I). Toutefois, ce « Spiaggiamento » ne se manifeste que si le Siroco souffle : ce vent du sud dirige dans le goulot du Déroit de Messine l'eau de la Mer Ionienne : les *Argyropelecus* flottants à la surface, seront déposés encore vivants sur la plage. En revanche, les spécimens de *Maurolicus muelleri* se recueillent uniquement sur la plage lorsque le vent d'ouest, nord-ouest (Tramontane) pousse les eaux de la



PLANCHE I

Vue du Déroit de Messine. La ligne et la flèche indiquent la côte de Faro où les poissons lumineux s'échouent lorsque le Siroco souffle (d'après un dessin de MAZZARELLI, 1909).

Mer Thyrénienne dans le Déroit. Lors de plongées effectuées à bord du Mésoscaphe Forel, nous n'avons jamais observé de *Maurolicus* dans la partie Ionienne du Déroit, mais seulement dans la partie de la Mer Thyrénienne située à environ une dizaine de kilomètres de la côte sicilienne; nous avons observé de nombreux spécimens à 400-500 mètres de profondeur (BAGUET et PICCARD, 1981; BAGUET *et al.*, 1983). Il est donc vraisemblable que les *Maurolicus* que nous recueillons soient originaires de la Mer Thyrénienne, alors que les *Argyropelecus* proviendraient de la Mer Ionienne.

Ces poissons mésopélagiques possèdent des organes lumineux (photophores) disposés, en majorité, en rangées bien caractéristiques sur leur face ventrale (Fig. 1, Pl. II). Isolés de l'animal, ces photophores, mis en présence de neuromédiateurs tels que l'adrénaline ou la noradrénaline, répondent par une émission lumineuse dont les paramètres ont été définis (BAGUET et MARÉCHAL, 1978; BAGUET et CHRISTOPHE, 1983). Le but du présent travail est de comparer les performances lumineuses des photophores isolés de *Maurolicus* et de *Argyropelecus* en fonction, d'une part du poids et de la taille des organismes, et d'autre part du poids de leurs organes lumineux.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les spécimens furent récoltés pendant la période comprise entre janvier 1981 et mars 1983 et étudiés à la Station de Ganzirri ou à l'Institut de Thalossographie de Messine. Tous les organismes récoltés furent transférés dans un récipient con-

tenant de l'eau de mer refroidie (7° C) et maintenue au réfrigérateur. Dans ces conditions les photophores restent excitables pendant 4 à 5 heures.

Après avoir déterminé la longueur standard et le poids frais d'un spécimen, on isole sous binoculaire, soit la double rangée des 24 photophores ventraux chez *Argyropelecus*, soit une série de photophores formant la double rangée de photophores abdominaux chez *Maurolicus* (Fig. 1, Pl. II).

— *Argyropelecus hemigymnus*

La partie ventrale de chaque spécimen est recouverte de 24 photophores, disposés en deux rangées de 12 organes de chaque côté (Fig. 1a). Une section longitudinale au travers de ces organes révèle que ceux-ci sont fusionnés et ne forment qu'une grande chambre s'ouvrant par une étroite ouverture dans 24 éléments tubulaires (Fig. 1b). Les cellules photogènes, c'est-à-dire les photocytes, sont rassemblés dans cette chambre qu'il n'est pas possible de découper en fragments sans risquer de détruire une bonne partie des photocytes.

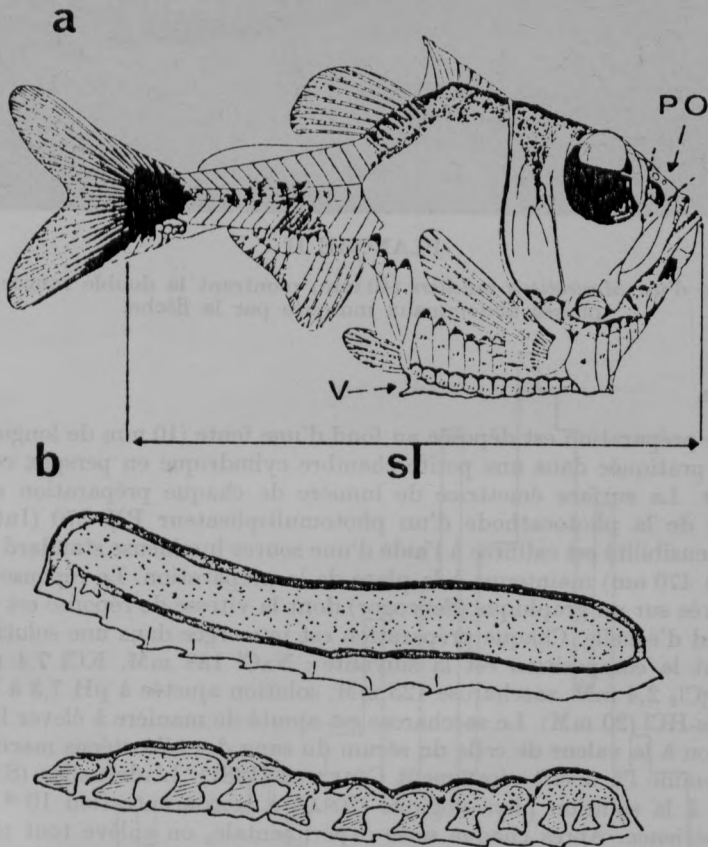


Fig. 1. — a. Vue latérale d'un *Argyropelecus* montrant la localisation des photophores ventraux (V) et préorbitaux (PO). SL, longueur standard du poisson; b. Coupe sagittale au travers de la rangée de photophores ventraux à deux niveaux différents, montrant la grande chambre à photocytes (partie supérieure) communiquant par douze ouvertures étroites pour former les photophores (partie inférieure).

— *Maurolicus muelleri*

Toutes les observations rapportées dans le présent travail, furent effectuées sur la double rangée de photophores abdominaux (Pl. II). Ces organes lumineux étant partiellement fusionnés, forment un tronc central; une telle disposition permet d'isoler un groupe d'organes sans trop abîmer les photocytes. Il fut décidé d'isoler pour chaque expérience une préparation contenant quatre photophores.

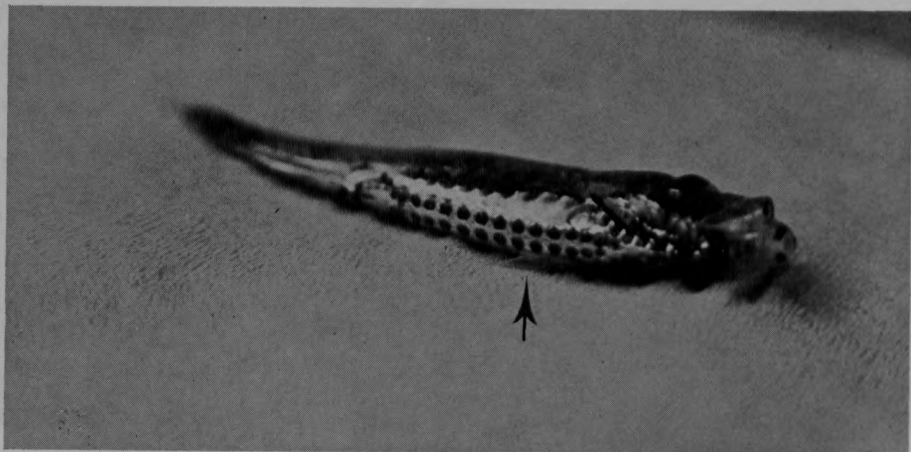


PLANCHE II

Vue ventrale d'un *Maurolicus muelleri* (40 mm) montrant la double rangée de photophores abdominaux indiquée par la flèche.

Techniques

Chaque préparation est déposée au fond d'une fente (10 mm de longueur, 2 mm de largeur) pratiquée dans une petite chambre cylindrique en perspex couverte de velours noir. La surface émettrice de lumière de chaque préparation est à 2 cm de distance de la photocathode d'un photomultiplicateur PM 270 (International Light). La sensibilité est calibrée à l'aide d'une source lumineuse standard (betalight, maximum à 470 nm) maintenue à la place de la préparation. Le réponse lumineuse est enregistrée sur un graphique (Servogor) dont la vitesse de réponse est de 0,30 seconde à fond d'échelle. Chaque préparation est immergée dans une solution physiologique dont la composition est la suivante : NaCl 188 mM, KCl 7,4 mM, CaCl₂ 3,5 mM, MgCl₂ 2,4 mM, saccharose 125 mM, solution ajustée à pH 7,3 à l'aide d'un tampon Tris-HCl (20 mM). Le saccharose est ajouté de manière à élever l'osmolarité de la solution à la valeur de celle du sérum du sang des téléostéens marins mésopélagiques, comme l'a décrit récemment GRIFFITH (1981). L'adrénaline (S.C. Federa) est ajoutée à la solution physiologique (20° C) à la concentration 10⁻⁴ M, lors de chaque expérience. Après chaque série expérimentale, on enlève tout tissu entourant éventuellement les photophores sous binoculaire. On sèche les photophores sur un papier filtre et on détermine le poids frais à l'aide d'une balance Metler H10 dont la précision de mesure est de 10 µg.

Méthodes statistiques

Les valeurs moyennes de « n » expériences sont accompagnées de l'écart type de la moyenne (erreur type). Lorsque les expériences révèlent une corrélation linéaire en deux facteurs selon la relation $Y = a + bx$, une analyse de covariance (DAGNÉLIE, 1970) permet d'estimer le coefficient de régression (b) ainsi que les ordonnées à l'origine (a).

RÉSULTATS

I. *Argyrolepecus hemigymnus*

a. Longueur et poids des organismes

La longueur standard des 162 spécimens récoltés au cours d'une période de huit mois entre janvier 1981 et mars 1983, varie entre une longueur minimale de 10 millimètres et une longueur maximale de 39 millimètres. Nous n'avons pas observé de variation systématique de la longueur en fonction de l'année; la longueur standard moyenne des *Argyrolepecus hemigymnus* est estimée à $27,9 \pm 0,6$ mm. Comme le montre la fréquence de distribution des spécimens de différentes longueurs, les individus les plus abondants sont ceux d'une taille de 32 mm (Fig. 2). Pour des raisons techniques, nous n'avons pu mesurer le poids que de 118 spécimens; la valeur moyenne est estimée à $491,0 \pm 22,5$ mg. La Figure 3 représente le poids des

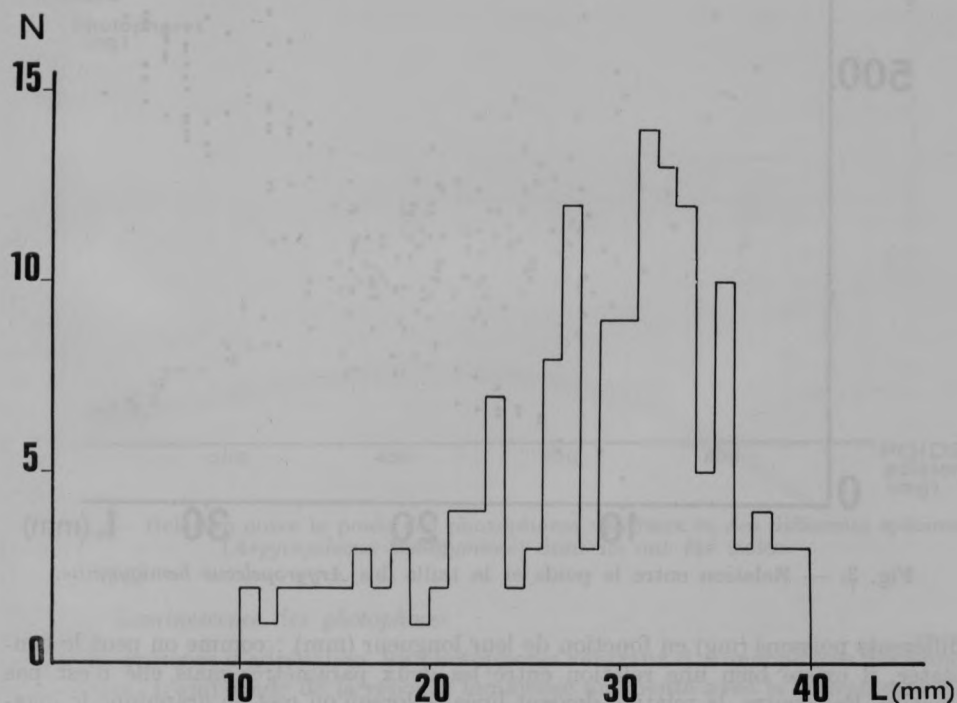


Fig. 2. — Distribution de la fréquence (N) des tailles (L) des spécimens d'*Argyrolepecus hemigymnus*.

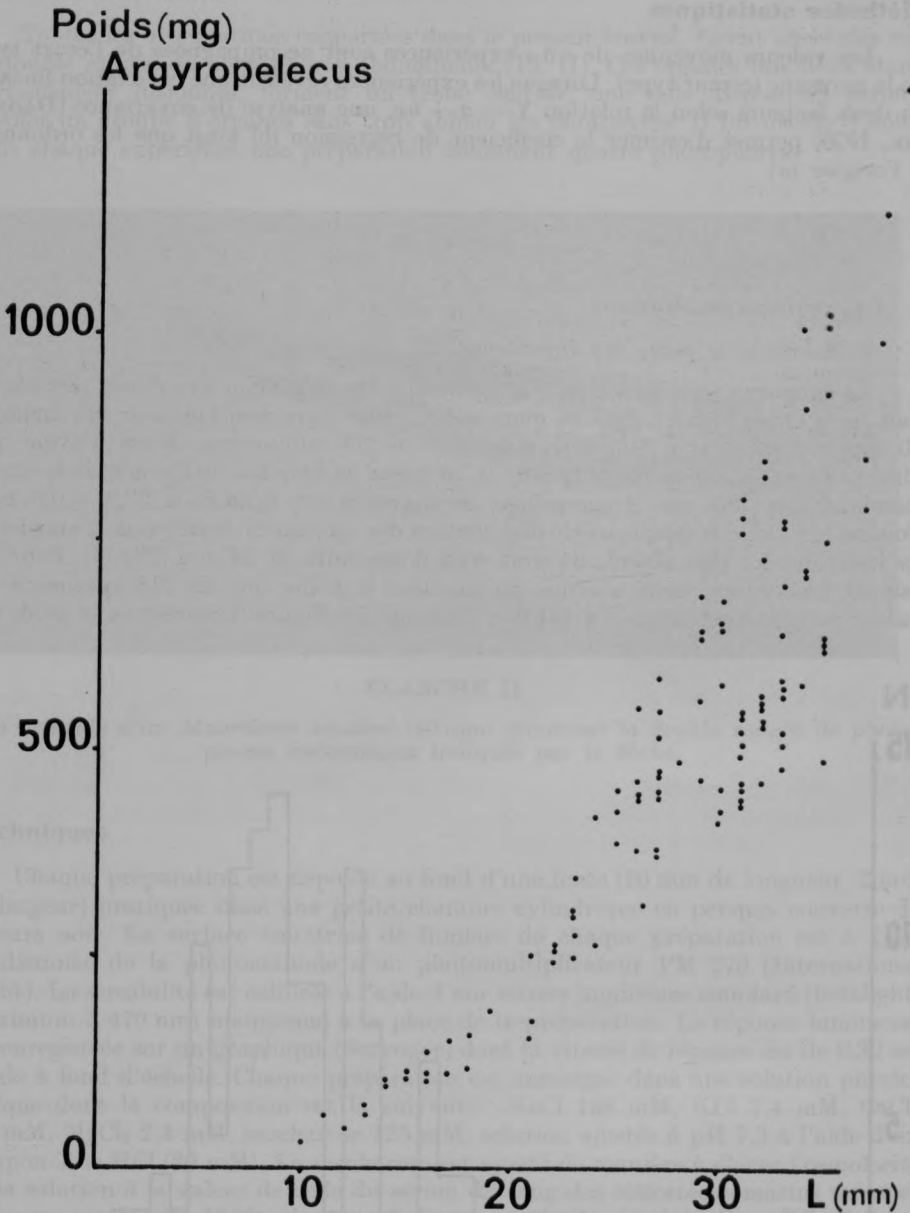


Fig. 3. — Relation entre le poids et la taille des *Argyrolepecus hemigymnus*.

différents poissons (mg) en fonction de leur longueur (mm) : comme on peut le constater, il existe bien une relation entre les deux paramètres mais elle n'est pas linéaire. Par contre, la relation devient linéaire lorsqu'on met en graphique le logarithme du poids (P) en fonction du logarithme de la longueur (L). L'estimation la plus précise de la corrélation nous est fournie par l'analyse de covariance. La relation

linéaire calculée à partir des 118 valeurs se présente sous la forme $Y = a + bx$. Le coefficient de corrélation entre le poids (Y) et la longueur (x) est significatif à un niveau inférieur à 1 ‰ ($r = 0,76$) et la droite obtenue à partir des données se définit comme suit : $\log P = 0,66 + 1,38 \pm 0,29 \log L$. Cela signifie qu'il existe une relation de puissance entre le poids des organismes exprimé en mg et leur longueur exprimée en mm telle que $P = 0,66 \times L^{1,38 \pm 0,29}$.

b. Le poids des photophores

Le poids moyen de la rangée des 24 photophores ventraux, calculé sur 152 spécimens est de $10,5 \pm 0,4$ mg. Le poids le plus faible (2,1 mg) a été mesuré sur un spécimen de 10 mm de longueur, pesant 41 mg. La préparation la plus lourde pesait 26,9 mg et avait été isolée d'un grand spécimen d'une longueur de 39 mm et d'un poids de 1296 mg. Comme le montre la Figure 4, le poids des photophores augmente linéairement avec le poids des poissons; la droite de régression calculée à partir des 112 valeurs rapportées à la figure est significative à plus de 1 ‰ ($r = 0,81$) et se définit par l'équation : $p = 1,34 \pm 3,50 + 0,018 \pm 0,001 P$ où p est le poids des photophores et P le poids des poissons, exprimés en mg. Comme la valeur des ordonnées à l'origine n'est pas significativement différente de zéro ($1,34 \pm 3,50$), la pente de la droite nous révèle que dans nos conditions expérimentales le poids des photophores ventraux d'un spécimen quelconque d'*Argyrolepecus hemigymnus* correspond à 1,8 ‰ de son poids corporel.

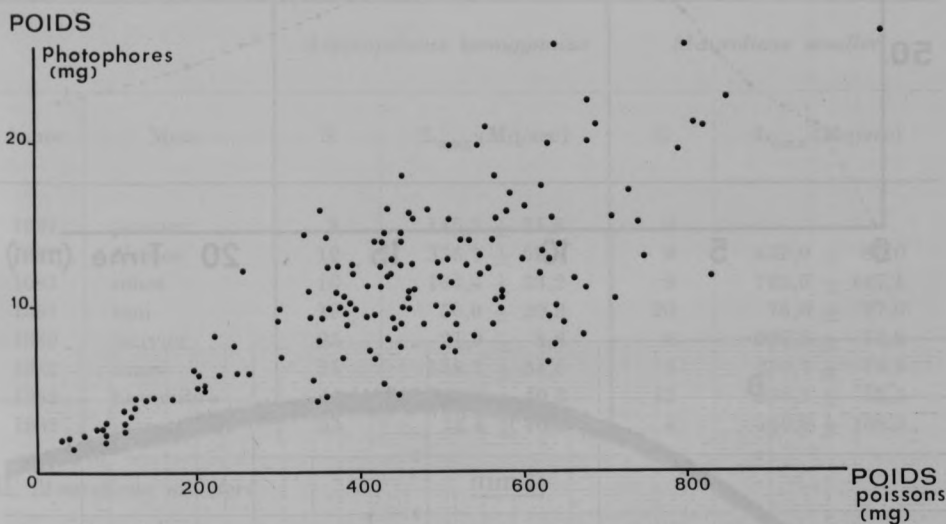


Fig. 4. — Relation entre le poids des photophores ventraux et des différents spécimens (*Argyrolepecus hemigymnus*) dont ils ont été isolés.

c. Luminescence des photophores

En présence d'adrénaline, les photophores ventraux d'*Argyrolepecus* deviennent lumineux. L'amplitude de la réponse lumineuse augmente avec la concentration de ce médiateur (BAGUET et MARÉCHAL, 1978); en présence d'adrénaline 10^{-4} M, les photophores isolés s'allument lentement et la lumière émise persiste pendant plu-

sieurs heures. Un exemple type d'une telle réponse est rapporté à la Figure 5. Pour caractériser la réponse lumineuse, nous avons déterminé trois paramètres :

- 1) le temps de latence, c'est-à-dire le temps s'écoulant entre l'application de l'adrénaline et la première manifestation apparente de la photogénèse;
- 2) le temps nécessaire pour atteindre le sommet de la courbe;
- 3) l'amplitude maximale de la réponse lumineuse.

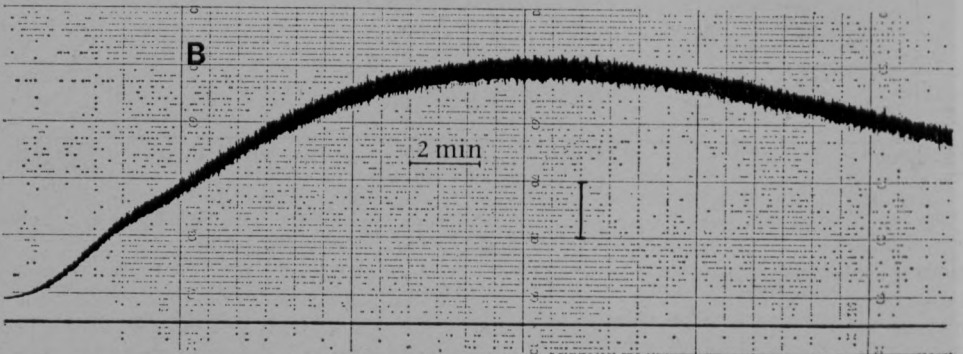
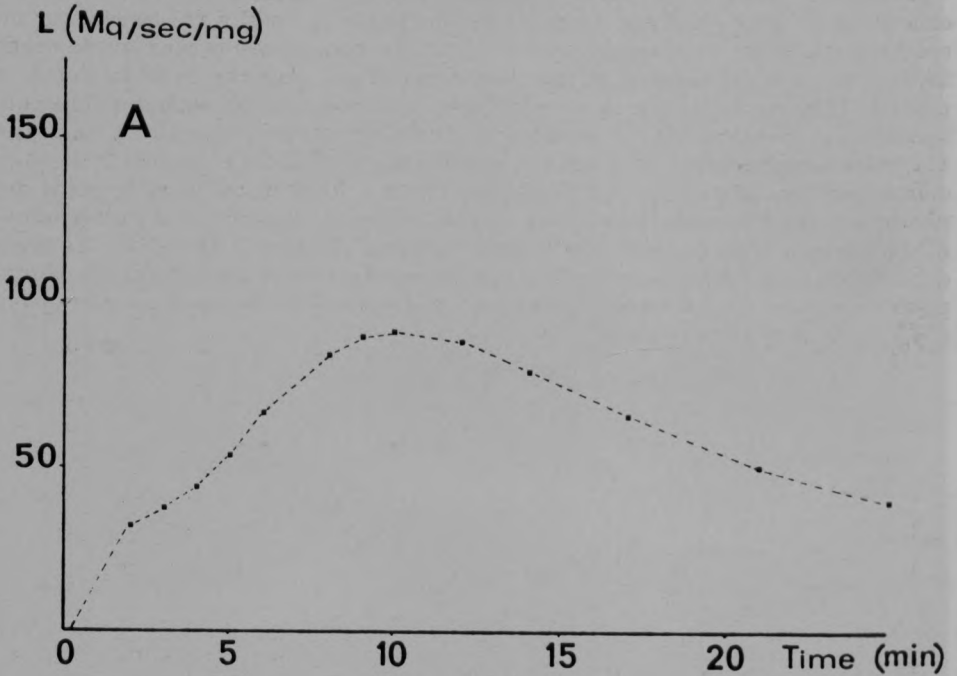


Fig. 5. — Évolution temporelle de la réponse lumineuse des quatre photophores abdominaux de *Maurolicus muelleri* (A) et de vingt-quatre photophores ventraux de *Argyropelecus hemigymnus* (B) à l'application d'adrénaline $10^{-4}M$.
Barre verticale = 10 Mq/sec (B).

Le temps de latence de la réponse lumineuse qui peut varier de 60 à 288 secondes, est en moyenne de $132,7 \pm 28,1$ secondes ($n = 152$). La production de lumière se fait de manière lente : la réponse maximale que l'on observe en moyenne $36,0 \pm 5,6$ minutes ($n = 152$) après le début de la photogénèse, atteint la valeur moyenne de $178,4 \pm 22,7$ Mq/sec (Mq = 10^6 quanta) ($n = 152$). L'enregistrement systématique d'une telle réponse sur les spécimens récoltés entre 1981 et 1983, montre de grandes variations d'amplitude : les valeurs extrêmes enregistrées vont de 21,9 à 376,7 Mq/sec (Tab. 1). En fait, ces grandes différences pourraient s'expliquer en raison des variations, d'une part de la taille des poissons et d'autre part, du poids des photophores. Effectivement, il existe une relation significative au palier de 1 % entre la longueur des spécimens (L en millimètres) et l'amplitude de leur réponse lumineuse (L_{\max} en Mq/sec) à l'adrénaline 10^{-4} M ($L_{\max} = -165,16 + 11,72 L$). De plus, comme le montre la Figure 6a l'amplitude de la réponse lumineuse (L_{\max} en Mq/sec) varie proportionnellement au poids des photophores (p en mg). La droite de régression est définie par l'équation : $L_{\max} = 7,40 + 19,99 \pm 5,76 p$. La pente de la droite nous informe que chaque mg de photophore est capable de produire en moyenne $19,99 \pm 5,76$ Mq/sec, lors d'une stimulation à l'adrénaline 10^{-4} M.

TABLEAU 1

Réponse lumineuse moyenne (\pm erreur standard) à l'application d'adrénaline 10^{-4} M, des photophores isolés. N = nombre de spécimens récoltés

Année	Mois	<i>Argyrolepeucus hemigymnus</i>		<i>Maurolicus muelleri</i>	
		N	L_{\max} (Mq/sec)	N	L_{\max} (Mq/sec)
1981	janvier	8	$145,5 \pm 31,6$	0	—
1981	février	12	$376,7 \pm 59,8$	9	$459,0 \pm 86,0$
1981	mars	10	$166,4 \pm 23,2$	9	$785,5 \pm 147,1$
1981	mai	19	$56,9 \pm 20,2$	20	$78,0 \pm 27,0$
1982	janvier	25	$21,9 \pm 5,8$	6	$207,5 \pm 75,2$
1982	mars	21	$318,7 \pm 54,6$	4	$270,7 \pm 74,3$
1982	novembre	16	$158,0 \pm 40,3$	13	$354,1 \pm 63,5$
1983	mars	51	$72,4 \pm 16,3$	6	$449,9 \pm 108,3$

II. *Maurolicus muelleri*

a. Longueur et poids des organismes

Le nombre total de *Maurolicus* recueillis (67 voir Tab. 1) est nettement inférieur à celui des *Argyrolepeucus*. Effectivement, au cours de ces différents mois, à l'exception de mai 1981, il y eut peu de jours dominés par le vent du Nord-Ouest, c'est-à-dire la Tramontane. La longueur standard des spécimens varie de 23 à 54 mm, avec une valeur moyenne de $37,9 \pm 8,1$ mm. Le poids des organismes récoltés varie de 277 à 1226 mg, le poids moyen étant estimé à $872,9 \pm 58,4$ mg. Comme dans le cas des spécimens d'*Argyrolepeucus*, nous avons mis en évidence une relation de puissance entre le poids (P en mg) et la longueur des organismes (L, mm) : l'équation $P = -0,84 \times L^{2,36 \pm 0,18}$ est significative à plus de 1 % ($r = 0,84$).

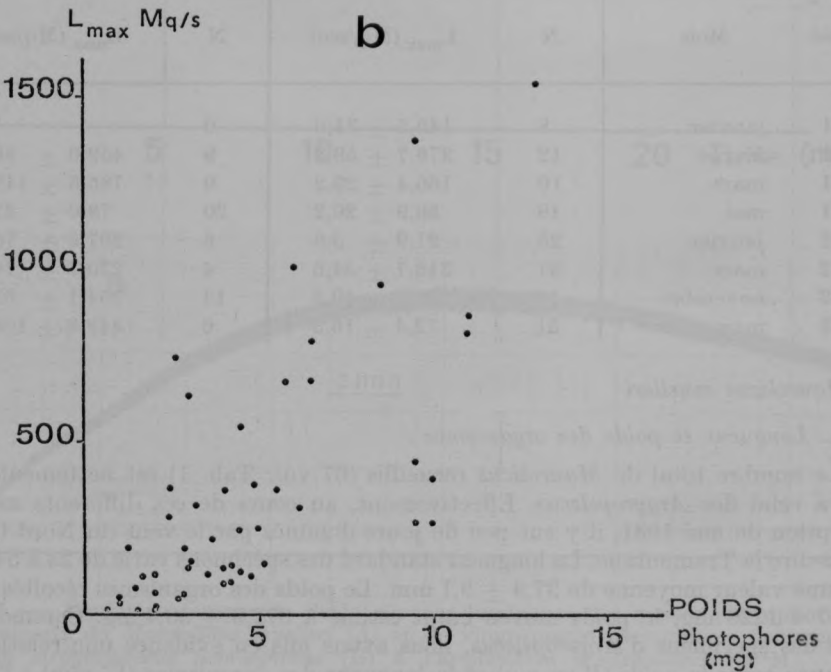
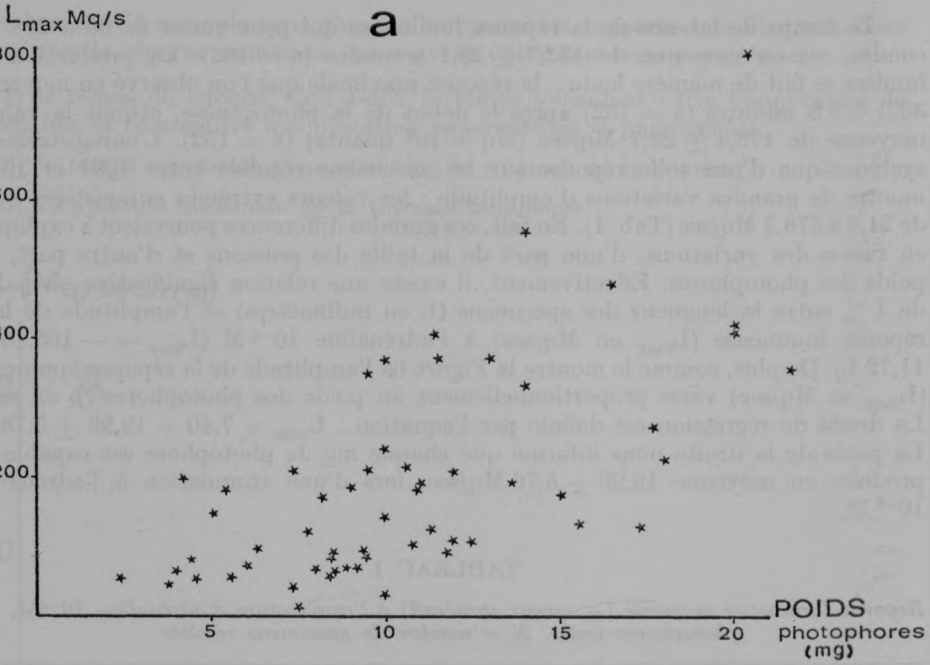


Fig. 6. — Relation entre l'amplitude de la réponse lumineuse à l'adrénaline $10^{-4}M$ des photophores ventraux d'*Argyropelecus hemigymnus* (a) et des photophores abdominaux de *Maurolicus muelleri* (b), en fonction du poids des photophores.

b. Luminescence des photophores

En présence d'adrénaline, la préparation contenant quatre photophores répond par une émission lumineuse dont l'amplitude augmente avec la concentration en neuromédiateur (BAGUET et CHRISTOPHE, 1983). La Figure 5A montre l'évolution temporelle d'une réponse typique d'une préparation stimulée par l'adrénaline 10^{-4} M. Comparée à la réponse des photophores ventraux d'*Argyrolepecus*, la réponse est rapide. Le temps de latence moyen de la réponse lumineuse est de $68,4 \pm 20,9$ secondes ($n = 67$); le temps mis pour produire la réponse maximale est en moyenne de $15,1 \pm 4,1$ minutes ($n = 67$). Comme le montre le Tableau 1, l'amplitude moyenne de la réponse lumineuse est en général supérieure à celle des photophores d'*Argyrolepecus*. Cette différence pourrait être due au poids des organes lumineux : comme le montre la Figure 6b, l'amplitude de la réponse lumineuse (L_{\max} Mq/sec) est proportionnelle au poids des photophores (p mg). La droite de régression calculée à partir de ces valeurs est définie par l'équation $L_{\max} = -41,4 + 79,2 \pm 11,7 p$ ($r = 0,69$; $n = 67$). D'après la pente de la droite, il apparaît qu'au cours de la réponse lumineuse évoquée par l'adrénaline 10^{-4} M, l'amplitude maximale est de $79,2 \pm 11,7$ Mq/sec par mg de photophore. Cette valeur est très significativement supérieure à celle calculée pour les photophores ventraux de *Argyrolepecus hemigymnus*.

DISCUSSION

Longueur et poids des organismes

Le nombre de spécimens d'*Argyrolepecus hemigymnus* et de *Maurolicus muelleri* recueillis sur la plage de Faro ou en mer au cours des périodes de pleine lune ou de nouvelle lune, pendant huit mois (1981-1983), s'élève respectivement à 162 et 67. Nous avons trouvé indifféremment des spécimens de grande ou de petite taille au cours de ces différentes périodes. La taille standard moyenne d'un *Argyrolepecus hemigymnus* est de $29,6 \pm 0,6$ mm, tandis que celle d'un *Maurolicus* est de $37,6 \pm 0,1$ mm. Selon GREY (1964) la taille standard maximale atteinte par *Maurolicus muelleri* en Méditerranée est d'environ 65 mm. BINI (1971) signale que les spécimens examinés dans les eaux de la Méditerranée bordant les côtes italiennes, ne mesuraient jamais plus de 50 mm. Ces estimations sont voisines des nôtres puisque les plus grands spécimens que nous ayons eu l'occasion d'observer ne dépassait pas 54 mm.

Tant pour *Maurolicus*, de la famille des Gonostomatidés, que pour *Argyrolepecus*, de la famille des Sternoptychidés, nous avons mis en évidence une relation entre le poids et la taille des individus. La relation de puissance que nous avons décrite, nous permet de prédire avec une bonne approximation, le poids des spécimens si nous avons leur longueur standard. La même relation a été décrite par GJØSAETER (1981) pour des spécimens de *Maurolicus muelleri* capturés dans les eaux des fjords de la Norvège occidentale. La valeur de l'exposant « n » ($2,36 \pm 0,28$) que nous avons calculée est très proche de celle de GJØSAETER (*op. cit.*) qui trouve une valeur de 2.42. En mesurant les anneaux de croissance des otolithes des divers spécimens. GJØSAETER (*op. cit.*) établit leur âge approximatif. Par analogie, on peut estimer en première approximation que le plus petit individu que nous ayons récolté (23 mm) aurait un âge d'environ sept mois et le plus grand (54 mm) aurait approximativement trois ans.

Pour *Argyrolepecus*, nous avons calculé une équation du même type, mais caractérisée par une valeur de « n » beaucoup plus faible ($1,38 \pm 0,29$). Cette différence est probablement liée à des différences morphologiques fondamentales entre *Argyrolepecus* et *Maurolicus*. En effet, pour les Myctophides *Notoscopelus elongatus* et *Benthosema glaciale* qui ont un aspect morphologique assez voisin de celui de *Maurolicus muelleri*, la valeur de « n » de l'équation de puissance est respectivement de 2,95 et 3,10, valeurs assez voisines de *Maurolicus*.

Luminescence des photophores

La comparaison de la réponse lumineuse à une stimulation standard (adrénaline 10^{-4} M) des photophores ventraux d'*Argyrolepecus* ou abdominaux de *Maurolicus*, révèle que l'amplitude de la réponse est proportionnelle au poids des organes lumineux. À partir de la pente des droites de régression, nous pouvons estimer que 1 mg de photophores d'*Argyrolepecus* émet quatre fois moins de lumière que le même poids de photophores de *Maurolicus*. Comme nous l'a montré l'étude de la cinétique de la luminescence, les photophores d'*Argyrolepecus* sont capables de rester allumés au moins quatre fois plus longtemps que ceux de *Maurolicus* (BAGUET et CHRISTOPHE, 1983). Dès lors, la capacité de production de lumière serait semblable pour les photophores des deux poissons, seul différencierait le mécanisme de contrôle de la photogénèse.

Le rapport de données anatomiques peut nous aider à interpréter les raisons d'une différence dans le contrôle de la puissance de l'émission lumineuse des photophores d'*Argyrolepecus* et de *Maurolicus*. La majorité des photophores des poissons lumineux sont localisés sur la partie ventrale des poissons et s'ils ne le sont pas, ils sont disposés de telle manière que la lumière qu'ils émettent est dirigée vers le bas. La répartition des photophores n'est pas la même sur la face ventrale de *Maurolicus* et de *Argyrolepecus*. Si nous prenons deux individus de même grandeur, 28 mm par exemple, les 24 photophores d'*Argyrolepecus* recouvrent une surface d'environ 10 mm^2 (10 mm de longueur sur 1 mm de largeur), alors que chez *Maurolicus* la même surface (5 mm de longueur, 2 mm de largeur) n'est recouverte que par 16 photophores dont les surfaces émettrices de lumière sont distantes de plus de 1 mm. La densité des photophores est donc plus grande sur la surface ventrale de *Argyrolepecus* que de *Maurolicus*. Pourtant lorsqu'on regarde les deux surfaces avec leurs photophores allumés, elles apparaissent uniformément lumineuses. Selon une hypothèse avancée par CLARKE (1963), cette luminescence ventrale servirait de camouflage. En effet, les poissons qui vivent à des profondeurs où la lumière du jour pénètre encore, apparaîtraient, lorsqu'ils sont observés par en-dessous, comme des silhouettes sombres se détachant sur un fond vaguement lumineux. Une telle silhouette peut être éliminée si le poisson éclaire sa surface ventrale. Dans les eaux océaniques des zones mésopélagiques, le niveau lumineux environnant est suffisamment atténué pour être compensé par la bioluminescence. Les poissons lumineux qui vivent à ces profondeurs sont pourvus de nombreux photophores répartis sur leur face ventrale : *Argyrolepecus* et *Maurolicus* en sont des exemples type. Selon nos résultats, *Maurolicus* qui est capable de produire une lumière de plus forte intensité que celle de *Argyrolepecus* devrait pouvoir se dissimuler dans des eaux dont le niveau de luminosité est supérieur à celui des eaux fréquentées par *Argyrolepecus*.

Des observations effectuées dans le Déroit de Messine, à bord d'un mésoscaphe, ont montré que *Argyrolepecus hemigymnus* fréquente des eaux situées entre 180 m la nuit, et environ 500 m le jour (BAGUET *et al.*, 1983). Nous n'avons malheureusement aucune donnée concernant *Maurolicus muelleri*. Nous savons seulement qu'au

niveau du Déroit de Messine, la transmission de la lumière depuis la surface jusqu'à 300 mètres de profondeur est nettement plus grande dans la Mer Thyréenienne que dans la Mer Ionienne (BAGUET *et al.*, 1983). Ceci suggère que le niveau de luminosité du milieu fréquenté par *Maurolicus muelleri* serait effectivement supérieur à celui rencontré par *Argyroteleus hemigymnus*.

BIBLIOGRAPHIE

- BAGUET, F. et B. CHRISTOPHE (1983) — Luminescence of isolated photocytes from Pterichthys photophores : adrenergic stimulation. *J. exp. Biol.* (in press).
- BAGUET, F. et G. MARÉCHAL (1978) — The stimulation of isolated photophores (*Argyroteleus*) by epinephrine and norepinephrine. *Comp. Biochem. Physiol.*, **60C**, 137-143.
- BAGUET, F. et J. PICCARD (1981) — The counterlighting hypothesis : *in situ* observations on *Argyroteleus hemigymnus*. In : *Bioluminescence and Chemiluminescence*, Academic Press, London, 517-523.
- BAGUET, F., J. PICCARD, B. CHRISTOPHE et G. MARÉCHAL (1983) — Bioluminescence and luminescent fish in the strait of Messina from the mesoscaphe Forel. *Marine Biology* (in press).
- BINI, G. (1971) — *Atlante dei pesci delle coste italiane* — Vol. II. Mondo Sommerso (ed.), Roma, 99-102.
- CLARKE, W. D. (1963) — Function of bioluminescence in mesopelagic organisms. *Nature*, Lond. **198**, 1244-1246.
- DAGNELIE, P. (1970) — *Théorie et méthodes statistiques*. Éd. J. Duculot, S.A. Gembloux, 463 pp.
- GJOSAETER, J. (1981) — Life history and ecology of *Maurolicus muelleri* (Gonostomatidae) in norwegian waters. *Fisk Dir. Skr. Hav Unders.*, **17**, 109-131.
- GREY, M. (1964) — Family Gonostomatidae. In : *Fishes of the Western North Atlantic*. Y. H. Olsen (éd.), *Mem. Sears Fdn mar. Res.*, N° 1, Pt 4, 78-240.
- GRIFFITH, R. W. (1981) — Composition of the blood serum of deep-sea fishes. *Biol. Bull.*, **160**, 250-264.