(Aus der physiologischen Abteilung der zoologischen Station in Neapel.)

Über das Leuchten der Tiefseefische.

Von

Ernst Mangold,

Dr. med. et phil., Privatdozent und Assistent am physiol. Institut in Greifswald.

(Mit 4 Textfiguren.)

Das Leuchten toter Fische war schon Aristoteles und Plinius bekannt¹⁾. Es war eine Phosphoreszenz, von welcher wir heute wissen, dass sie auf leuchtende Bakterien zurückzuführen ist. An lebenden Fischen ist eine selbständige Lichtproduktion immer noch recht selten Gegenstand der Beobachtung, viel weniger noch der experimentellen Untersuchung gewesen²⁾, während der Bau der Leuchtorgane, wie sie in ganzen, ausgedehnten Familien besonders von Tiefseefischen fast überall vorkommen, bereits so weit aufgeklärt ist, dass wir uns vom Wesen des Leuchtprozesses auch bei diesen Tieren, unter Zuhilfenahme der in anderen Tierklassen gewonnenen Erfahrungen, eine annehmbare theoretische Vorstellung machen können, welche natürlich im einzelnen noch sehr des Ausbaues bedarf.

In vielen, wenn nicht den meisten Fällen wird die Bezeichnung als Leuchtorgane allein auf Grund der Analogie ihrer Strukturprinzipien mit denjenigen der Leuchtflecken, wie sie bei Fischen der oberflächlichen Fauna tatsächlich als phosphoreszierend beobachtet wurden, angewandt und die Leuchtfunktion ausschliesslich aus der morphologischen Übereinstimmung erschlossen.

Das Hindernis für die vitale Beobachtung leuchtender Tiefseefische liegt darin, dass dieselben, an die Oberfläche gebracht, meist sofort sterben.

1) Mac Intosh, Phosphorescence of marine animals. Nature vol. 32 no. 829 p. 476. 1885.

2) Es liegt nur eine Arbeit vor: Ch. W. Greene, The phosphorescent organs in the Toadfish, *Porichthys notatus*. Journ. of Morphol. vol. 15 no. 3. 1899.

E. Pflüger, Archiv für Physiologie. Bd. 119.

Ich hatte das Glück, während meines Aufenthaltes an der zoologischen Station in Neapel einige Exemplare des silberglänzenden, 5—6 cm langen *Maurolicus Pennantii*, welche mir Cavaliere Dr. Lo Bianco zur Untersuchung übersandte, lebend und munter über eine Stunde lang beobachten zu können, und es sei mir gestattet, die gewonnenen Versuchsergebnisse mitzuteilen, da sie die ersten an leuchtenden Tiefseefischen sind und, wenngleich naturgemäss nicht abgeschlossen, vielleicht dazu beitragen, weiteren Untersuchungen als Grundlage und theoretischer Deutung als Stütze zu dienen.

Es muss die Bemerkung vorausgeschickt werden, dass *Maurolicus Pennantii* in der Literatur auch als *M. amethystinopunctatus*, *M. Mülleri*, *M. borealis*, *Argentina pennantii*, *Scopelus borealis*, *Sc. maurolici*, *Sc. Humboldti* bezeichnet wird¹⁾ und in die Familie der Sternoptychiden aus der Unterordnung der Malacopterygier der Knochenfische gehört. Er wurde zuerst von Risso²⁾ und Valenciennes³⁾ abgebildet⁴⁾, und die Bezeichnung Leuchtorgane für seine augenähnlich gebauten Organe, von welchen noch näher die Rede sein wird, stammt bereits von diesen älteren italienischen und französischen Beobachtern her. Leydig kannte bereits eine Beobachtung von Willemoes Suhm, welcher von einem Scopeliden berichtete, „wie ein leuchtender Stern hing einer im Netz, als er Nachts heraufkam“⁴⁾; doch obgleich Leydig selbst vermutete, „möglicherweise ist der Sitz des Lichtes in den eigentümlichen Seitenorganen, und es möge diese Phosphoreszenz die einzige Lichtquelle in grossen Tiefen des Meeres sein“⁴⁾, konnte er sich nicht von der Anschauung freimachen, dass es sich um elektrische Organe handle. „Sollten auch künftige Beobachter eine wirkliche Lichtentwicklung an lebenden Fischen aufzuzeigen vermögen, so hindert das nicht, unsere Organe als pseudoelektrische oder wirklich elektrische Apparate aufzufassen; es sind alsdann Leuchtorgane nur in dem Sinne, wie das leuchtende Ei einer Eidechse oder das leuchtende Hautsekret eines Batrachiers ein Leuchtorgan heissen

1) Jordan u. Evermann, Bulletin United States National-Museum vol. 47. 1896.

2) Risso, Mem. della reale accad. di Torino 1820 Taf. X Fig. 2.

3) In Cuviers Règne animal. Poissons Pl. 103 Fig. 2.

4) Siehe Leydig, Die augenähnlichen Organe der Fische. Bonn 1881.

könnte.“¹⁾ Diese Vorstellung ist wie diejenige, welche die Leuchtorgane als accessorische Augen bezeichnete, heute wieder völlig verlassen und auch die daran noch erinnernde Unterscheidung von Leuchtorganen „nach drüsigem Typus“ und solchen „nach elektrischem Typus“²⁾ hat wohl nur noch rein äusserlichen Wert, seitdem die in letzteren gefundenen polynukleären Lamellen von Brauer als aus Drüsenzellen bestehend nachgewiesen wurden³⁾.

Das Leuchten von Scopeliden wird weiter nur von Guppy, Günther und vom Challenger-Bericht erwähnt. Guppy⁴⁾ konnte an tot im Netz gefundenen durch Reize kein Leuchten mehr hervorrufen, „but the one that had some life remaining displayed a faint though an undoubted luminosity in the pearly bodies (Leuchtorganen) of the pectoral region;“ „irritation“ hatte keine Wirkung auf die Phosphoreszenz⁵⁾.

Günther⁶⁾ beschreibt das Leuchten eines ans Land geworfenen, sterbenden Scopelus: „The luminosity clearly issued from the organs, it was irregularly intermittent, sometimes well defined like a round spark, sometimes diffuse. It did not extend to the tail (which probably was already paralysed). The luminosity ceased with the life of the fish.“

Im Challenger-Narrative⁷⁾ berichtet Wyville Thomson, dass die Lichtproduktion in den Leuchtorganen bei zwei Arten von Sternoptychiden beobachtet wurde; da von Lendenfeld keine Maurolicusart untersucht wurde⁸⁾,⁹⁾, muss es sich um verwandte Formen gehandelt haben.

1) Leydig, Die augenähnlichen Organe der Fische. Bonn 1881.

2) Siehe M. Gatti, Ricerche sugli organi luminosi dei Pesci. Annali di Agricoltura 1902. Lavori eseguiti nella R. Stazione di Piscicoltura di Roma.

3) Siehe Pütter, Leuchtende Organismen. Verworn's Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 5 S. 28. 1905.

4) Guppy, Note on the pearly organs of Scopelus. Annals and Mag. Nat. Hist. vol. 9 p. 203. 1882.

5) Nicht angegeben, welcher Art die Reizung.

6) Siehe Emery, Intorno alle macchie splendenti della pelle nei pesci del genere Scopelus. Mitt. d. zool. Station Neapel Bd. 5 S. 471. 1884.

7) Challenger-Narrative. Zool. vol. 1 (2) p. 905. 1885.

8) R. v. Lendenfeld, Report on the structure of the Phosphorescence organs of fishes. Appendix B zum Challenger-Report. Zool. Bd. 22. 1887. Günther, Deep-sea fishes p. 276.

9) R. v. Lendenfeld, Die Leuchtorgane der Fische. Biol. Zentralbl. Bd. 7 S. 609. 1887.

Auch Brauer^{1, 2)} erwähnt und beschreibt in seinen Arbeiten über die Knochenfische der Valdivia-Expedition nur verwandte Formen von *Maurolicus Pennantii* und ihre Leuchtorgane.

Noch bei anderen Fischen wurde das Leuchten beobachtet, so von Bennett³⁾ bei *Scymnus fulgens* und *Spinax niger*, bei letzterem auch von Beer⁴⁾, ferner von Grassi⁵⁾ bei *Agyropelecus hemigymnus* und *Chauliodus Sloanii*. Auf die Beobachtungen von Greene am *Porichthys* werden wir noch zurückkommen.

Ich will auf die bei verschiedenen Scopeliden in Anordnung und Struktur wie in Zahl und Grösse sehr wechselnden Leuchtorgane nur so weit eingehen, als es für unseren Zweck zum Verständnis notwendig erscheint. Nähere, wenn auch zum Teil einander widersprechende Angaben hierüber wie über die Herleitung der Organe finden sich ausser in den bereits genannten Arbeiten von Leydig, Emery, Lendenfeld und Brauer noch in den Arbeiten von Ussow⁶⁾, Emery⁷⁾, Chiarini und Gatti⁸⁾, und am ausführlichsten bei Gatti⁹⁾.

Bei *Maurolicus pennantii* sind die 144 auf beiden Seiten der ventralen Hälfte des Tieres symmetrisch verteilten Organe in der Weise angeordnet, wie ich es in Fig. 1, einer mir von Cav. Lo Bianco freundlichst überlassenen Skizze, eingezeichnet habe.

Wie aus dieser Zeichnung ersichtlich, sind die Grösse und Form der Organe in den einzelnen Teilen des Körpers sehr verschieden.

1) A. Brauer, Über die Leuchtorgane der Knochenfische. Verh. d. deutsch. zool. Ges. 1904 S. 16.

2) A. Brauer, Die Tiefseefische. I. (systemat. Teil) Wiss. Erg. d. deutsch. (Valdivia-)Tiefsee-Expedition. G. Fischer, Jena 1906.

3) Siehe Gatti und Mac Intosh.

4) Siehe Gatti.

5) Siehe Gatti und Chiarini e Gatti.

6) M. Ussow, Über den Bau der sogenannten augenähnlichen Flecken einiger Knochenfische. Bulletin Soc. Impériale des Naturalistes de Moscou t. 54 p. 79. 1879.

7) C. Emery, Das Leuchtorgan am Schwanz von *Scopelus Benoiti*. Biolog. Zentralbl. Bd. 8. 1888.

8) Chiarini e Gatti, Ricerche sugli organi biofoto genetici dei pesci. Parte I. Organi di tipo ghiandolare. Rend. Atti della R. Accad. Lincei. Classe Scienze fisiche, math. e nat. vol. 8 1. sem. 1899.

9) M. Gatti, Ricerche sugli organi luminosi dei Pesci. Annali di Agricoltura 1902.

Ebenso ist es auch der anatomische Bau, welcher indessen stets die gleichen Bestandteile, nur in verschiedener Ausprägung, zeigt.

Fig. 1. Maurolicus Pennantii.

Fig. 2. Querschnitt durch ein Leuchtorgan. *p.* Pigment. *i.R.* innerer Reflektor. *a.R.* äusserer Reflektor. *f.* Bindegewebsfasern. *dr.* Drüsenkörper. *l.* Linse. *k.* Drüsenkappe. Schnitt quer zur Längsachse des Tieres.

Besonders charakteristisch ist die Struktur der am tiefsten ventral im mittleren Teil des Körpers liegenden Organe, wie ich sie in

Fig. 2 nach Schnitten, welche ich der Freundlichkeit von Herrn Charles L. Boulenger B. A. aus Cambridge verdanke, gezeichnet habe, da eine klare Abbildung, auf welche ich hätte verweisen können, fehlte. Das ganze in Form einer Nautiluschale gebaute Organ ist umschlossen von einer schwarzen Pigmentschicht (*p*), an deren Innenwand sich eine bindegewebige Schicht aus glänzenden, zerbrechlichen Fasern von weisser Farbe, welche in Säuren nur schwer löslich sind (Ussow), anschmiegt. Dieses Gewebe, welches als Reflektor dient, kleidet die innere Wand des Organes aus, ist aber im äusseren Teile desselben noch in der Weise differenziert, dass es hier eine besondere, trichterförmig einspringende Lage bildet, so dass man einen äusseren und einen inneren Reflektor unterscheiden kann (*ä. R.* und *i. R.*). Das Reflektorgewebe geht nach aussen auf allen Seiten des Organs kontinuierlich in zartere, wellige Fasern über (*f*). Die letzteren verschliessen auch die Öffnung des ganzen Organs, indem sie dieselbe als völlig durchsichtiges Gewebe bedecken und dadurch die Linse (*l.*) bilden, in welcher am frischen Tiere konzentrische oder exzentrische Ringe zu beobachten sind. Den Hohlraum füllt ein Drüsengewebe (*dr.*) aus, in dessen Tubuli — es scheint sich um eine zusammengesetzte tubulöse Drüse zu handeln — Gianuzzische Halbmonde auftreten. (Vgl. auch die Abbildungen bei Gatti). Zwischen der Linse und diesem Drüsenkörper ist dem letzteren noch eine Schichte grosser Epithelzellen mit grossen Kernen kappenförmig aufgelagert (*k.*). Sie besteht aus einer zwei- bis dreifachen Zellenlage, welche von der Linse völlig abgegrenzt ist und auch in das spezifische Drüsengewebe nur an ihren äusseren Enden, und auch nur in manchen Schnitten, überzugehen schien. Die Bedeutung dieser Schicht ist von allen Teilen des Organs am schwersten zu verstehen. Eine Matrix der Linse ist es offenbar nicht, auch hat sie selbst wohl keine Linsenfunktion, und Gatti sie nur irrtümlich als Linse bezeichnet. Brauer nennt diese Zellen eine Differenzierung der Drüsenzellen und teilt den Drüsenkörper der von ihm untersuchten Leuchtorgane anderer Formen danach in einen medialen, lateralen und zentralen Teil.

Nach der herrschenden Theorie wird nun im Drüsenkörper die leuchtfähige Substanz produziert, und der Leuchtprozess verläuft intraglandulär, wie ich es ausdrücken möchte. Dies scheint auch bei denjenigen Formen unter den Knochenfischen der Fall zu sein, bei welchen, wie Brauer beschreibt, ein nach aussen mündender

Ausführgang sich an einer Stelle befindet, wo die akzessorischen Teile des Leuchtorgans wirkungslos wären, z. B. bei *Neoscopelus*. Indessen scheint mir für die Annahme, dass das Leuchten sich „intrazellulär“ abspielt, auch für die bei manchen Teleostiern geschlossenen Drüsen, also Drüsen mit innerer Sekretion, noch der rechte Beweis zu fehlen. Brauer nimmt für diese Fälle ein intrazelluläres Leuchten an¹⁾, und bei *Maurolicus* im besonderen spricht Gatti, welcher wie Ussow an den Leuchtdrüsen keine sich nach aussen öffnende Mündung, geschweige einen inneren Hohlraum fand und überhaupt keine Drüsenlumina erwähnt oder abbildet, von einem intrazellulären Sekret, welches sich in den Zellen konsumiert, die es produzieren. Ich habe in den mir zur Verfügung stehenden Präparaten des Herrn Boulenger in den Leuchtdrüsen von *Maurolicus Pennantii* Stellen gefunden, in welchen Lumina von hellen Drüsenzellen ringförmig umgeben schienen und in dieser Anordnung etwa an die Sublingualis erinnerten. Sollte sich dieser Befund bei genauer Untersuchung bestätigen, so ist gegenüber der „intrazellulären“ Phosphoreszenz die Annahme wahrscheinlicher, dass das Sekret bei seiner Abscheidung in die Lumina der Tubuli aufleuchtet, weil sie mit den zahlreichen Erfahrungen an Leuchtdrüsen und Leuchtsekreten anderer Tiere besser übereinstimmt. Durch direkte Beobachtung wird es kaum zu entscheiden sein, ob das Sekret in den geschlossenen Leuchtdrüsen innerhalb der Drüsenlumina aufleuchtet und nicht in Zellen, falls es nicht einmal am frischen Gewebe bei Zusatz chemisch reizender Agentien unter dem Mikroskop gelingen sollte. Jedenfalls liegt aber für die intrazelluläre Lumineszenz bei *Maurolicus* kein endgültiger Grund zur Annahme vor. Vielleicht werden sich auch in den übrigen als lumenlos beschriebenen Leuchtdrüsen bei genauerer Untersuchung noch Lumina zeigen.

Bei jenen Organen, deren Ausführgänge sich wie bei *Neoscopelus* verhalten, steht nichts im Wege, einstweilen eine Kombination von intraglandulärer, also innerhalb des eigentlichen Leuchtorgans auftretender Phosphoreszenz mit einer Abscheidung von leuchtendem Sekret nach aussen anzunehmen. Vielleicht kann einmal durch Beobachtung entschieden werden, ob das nach aussen beförderte Sekret noch leuchtet. Sonst käme man bei derartigen Formen zu dem

1) Vgl. auch das Sammelreferat von Pütter S. 29.

Schlusse, dass, während das Sekret in statu nascendi leuchtet, durch den Ausführgang nur eine Exkretion überflüssigen Materials stattfindet, welches letzteres wiederum unwahrscheinlich ist.

Nach dem Gesagten halte ich weitere Untersuchungen über die Frage für notwendig, ob wirklich innerhalb der Klasse der Teleostier bei manchen Arten extrazelluläres, bei anderen intrazelluläres Leuchten vorkommt; wenigstens ist der Beweis dafür nicht erbracht, denn ein intraglanduläres Leuchten ist noch kein intrazelluläres, d. h. ein Leuchten eines Sekretes vor dem Verlassen der Zelle. Sollten sich bei einigen Formen wirklich keine Drüsenlumina finden, so würde man allerdings wohl berechtigt sein, ein intrazelluläres Leuchten zu vermuten.

Nach Lendenfeld sollte die Produktion oder der Verbrauch der Substanz von einem „local ganglion“ aus angeregt werden; doch konnte Emery das Vorhandensein dieser Ganglienzellen nicht bestätigen, und auch Greene¹⁾ bezweifelt nach seinen Erfahrungen an *Porichthys* die Richtigkeit jenes Befundes.

Auf die nervöse Versorgung der Leuchtorgane werden wir noch zurückkommen.

Die Lichtenergie des Drüsensekretes wird vom Reflektor zurückgeworfen und von der konvexen Linse gesammelt. Nach Greene's Versuchen an *Porichthys* wird direktes Sonnenlicht bei jeder Stellung eines frischen Organs in einen bestimmten Punkt reflektiert, welcher „a distance back of the lens of from $\frac{1}{4}$ to $\frac{1}{2}$ its diameter“ gelegen war, also sehr dicht an der Linse. Dass diese Kondensation durch die Linse selbst und nicht durch den Reflektor geschah, ergab sich daraus, dass sie nach Entfernung der Linse ausblieb. Ich konnte bei *Maurolicus* im Innern des Leuchtorgans die von der Linse gesammelten Strahlen des einfallenden Tageslichtes als Lichtkegel auf dem Reflektor beobachten. Dieses Bild, welches ich von vier benachbarten Organen der Ventralkante eines toten *Maurolicus* bei 16facher Lupenvergrößerung gezeichnet habe (Fig. 3), zeigt deutlich die Wirkung der glänzenden Reflektoren, welche eine Amethystfarbe aufwiesen, doch je nach der Richtung des einfallenden Lichtes zwischen mattgelb, gelbgrün, himmelblau, violett und karmoisinrot wechselten. An den lebenden Tieren sah ich das Leuchten nur

1) Ch. W. Greene, The phosphorescent organs in the Toadfish, *Porichthys notatus*. Journ. of Morphol. vol. 15 no. 3. 1899.

weiss oder in gelber, grüngelber, grünlicher oder blauer Farbe auftreten, wobei gelb und grüngelb bevorzugt waren. Von Stomiatiden erwähnt Brauer ausser grün auch rot und violett als Farben des Reflektorglanzes am lebenden Tier. Offenbar handelt es sich bei diesem Farbenspiele nicht um Pigmentfarben, vielmehr finden sie ihre Ursache in einer besonderen Anordnung der oben erwähnten Reflektorfasern, während die leuchtende Substanz zunächst ein weisses Licht liefert. Es sind also Strukturfarben, welche nach dem Prinzipie dünner Blättchen auftreten, indem die Fasern der Reflektor-

Fig. 3. Vier Leuchtorgane, von der Bauchseite gesehen, bei 16 facher Vergrösserung gezeichnet.

schichten als dünne Blättchen wirken, ganz wie nach Biedermanns¹⁾ schönen und eingehenden Untersuchungen bei den schuppenlosen Käfern dünne Chitinlamellen, bei den Schmetterlingsschuppen dünne Luftschichten zu den prächtigen Schillerfarben Anlass geben. Diese Übereinstimmung geht mit Sicherheit daraus hervor, dass die im reflektierten Lichte vertretenen Farben je nach dem Einfallswinkel des Lichtes wechselnd hervortreten. Es wäre eine anziehende Aufgabe, den Einfluss der Struktur der Reflektoren auf die Farben leuchtender Fische an frischem Material näher zu studieren; auch an konserviertem würde man etlichen Fragen näher-treten können. Die Oberfläche des äusseren Reflektors ist, nach

1) W. Biedermann, Die Schillerfarben bei Insekten und Vögeln. Jenaische Denkschriften Bd. 11. Festschrift Ernst Haeckel.

den Querschnitten zu urteilen, glatt; doch beim inneren Reflektor machte es den Eindruck, als wenn die Fasern mit ihren Enden die innere Oberfläche zusammensetzten. Ich möchte jedoch das letztere nicht mit voller Sicherheit behaupten, da es auch möglich wäre, dass jene Enden nur scheinbar und die Querschnitte schräger oder im Bogen laufender Fasern sind. An Querschnitten durch das Organ bekommt man stets zahlreiche Fasern des inneren Reflektors, besonders an der Grenze zum äusseren, im Querschnitt. Dadurch kommt eine stufenartige Struktur der Schnittfläche an dieser Stelle zustande, wie sie an schrägen Schnitten auch durch die dann vorhandenen Schräg- oder Querschnitte der äusseren Reflektorfasern auftritt. Es kommt nun durch diese Strukturen, wie man sich an fixierten Schnitten durch ein Leuchtorgan leicht überzeugen kann, auch wieder zum Erscheinen von Interferenzfarben, wobei es allerdings fraglich bleibt, ob dieselben auch am nicht zerschnittenen Organe auftreten können. Die mikroskopische Betrachtung ergibt nämlich einen schönen Perlmutterglanz an den Stellen der Organe, wo die Fasern besonders des äusseren Reflektors und in dessen Nachbarschaft auch des inneren Reflektors durchschnitten sind und eben dadurch eine stufenartige Struktur bilden, wie sie als Ursache des Perlmutterglanzes ja bekannt ist. Je nach dem Einfallswinkel des Lichtes ist der in allen Farben des Spektrums auftretende Glanz wieder verschieden. In allen daraufhin mikroskopisch untersuchten Schnitten schillerten und glänzten die Fasern des äusseren Reflektors am stärksten, wenn das Schnittpräparat so orientiert wurde, dass die Mündung des Reflektors dem einfallenden Lichte entgegengerichtet war, beim seitlichen Herumdrehen weniger, und wenn ich den Schnitt um 180° gedreht hatte, war der Glanz völlig ausgelöscht. Die benachbarten Stellen, an welchen Fasern des inneren Reflektors im Schräg- und Querschnitt getroffen waren, verhielten sich meist umgekehrt, indem der hellste Glanz im auffallenden Lichte auftrat bei derjenigen Orientierung des Präparats zum Lichte, bei welcher die Schnitte der äusseren Fasern kein Irisieren zeigten. Auch durch Neigen des Objektisches lässt sich der Glanz verändern. Auch im Längsschnitt zeigen sämtliche Reflektorfasern einen hellen Glanz im auffallenden Lichte, doch ohne oder fast ohne Interferenzfarben. Auch dieses Phänomen tritt an den Fasern des äusseren Reflektors stärker auf als an denen des inneren, so dass man wohl nicht fehl geht mit der Annahme,

dass beide in ihren physikalischen Eigenschaften verschieden sind. Es würde von Interesse sein, die optische wie auch die chemische Beschaffenheit der Reflektorfasern oder -platten eingehender zu untersuchen; besonders würde auch interessieren, ob sie wie die Schuppen aus Guaninkalk bestehen. Die Frage, ob neben diesen Strukturfarben vielleicht ausserdem noch Pigmentfarben bei dem Leuchten der Fische eine Rolle spielen, kann ich nicht bestimmt beantworten; am getrockneten oder in Formol aufbewahrten *Maurolicus* bleibt ein grünlicher Schimmer im Reflektor bestehen, in Alkohol sind die Leuchtorgane weisslich getrübt.

Wie Fig. 3 zeigt, ist der Inhalt des äusseren Reflektortrichters am toten Tiere wie am lebenden vollkommen glashell durchsichtig, obgleich dazu der äussere Teil des Drüsenkörpers und jene „Drüsenkappe“ gehören (Fig. 2). Das gleiche muss danach auch für den inneren Teil des Drüsenkörpers gelten, welcher mit dem äusseren nur durch die verhältnismässig enge Öffnung des Trichters, welchen der äussere Reflektor bildet (s. Fig. 3 u. 2 o), in Verbindung steht. Da dieser innere Teil nun die grössere Hälfte des ganzen Drüsenkörpers darstellt und sich von dem äusseren histologisch nicht unterscheidet, so muss man annehmen, dass die Wand des inneren Reflektors das im inneren Teile der Drüse produzierte Licht durch die Trichteröffnung zu werfen vermag. Dass tatsächlich auch jenseits derselben Licht nach aussen reflektiert werden kann, zeigt das eine der vier in Fig. 3 gezeichneten Augen.

Übrigens fällt das Querschnittbild durch ein Leuchtorgan sehr verschieden aus, je nachdem der Schnitt durch die Mitte oder mehr seitlich geführt wird. In letzterem Falle bekommt man infolge der Nautilusform des Organs einen ringförmigen Schnitt durch den inneren Reflektor, ausgefüllt mit dem inneren Teile des Drüsenkörpers; weiter nach der Mitte zu zeigen die Schnitte auch den äusseren Reflektor, doch zunächst noch bogenförmig nach innen abgeschlossen gegen den inneren Teil des Organs, und erst in der Mitte des Organs führt der Schnitt durch die innere Öffnung des äusseren Reflektors, dessen eine Seite bedeutend weiter in den Drüsenraum des Organs vorspringt als die andere. Fig. 4 soll zeigen, dass es die ventrale bzw. mediale Hälfte der äusseren Reflektoren der Leuchtorgane ist, welche derart als besonderes Stratum einspringt, während die gegenüberliegende Seite annähernd senkrecht oder im spitzen Winkel zur Körperoberfläche einbiegt.

Diese Anordnung legt den Gedanken nahe, diesem im Querschnitt zapfenartig einspringenden Stratum, also der medialen Hälfte des äusseren Reflektors, einen besonders grossen Anteil an der Lichtreflexion zuzuschreiben, wie es auch mit Fig. 3 in Einklang steht, wo deutlich die hellen Reflexe von der medialen Seite der Organe ausgehen. Es bleibt am lebenden Tiere zu untersuchen, ob der hellste Lichtschein direkt seitlich oder nach unten, in ventraler Richtung, fällt, um Anhaltspunkte für die Hauptrichtung der Lichtwirkung zu gewinnen. Nach Schnitten durch die Organe wie an konserviertem Material wird man dieselbe nur schwer und unvollkommen erschliessen können, wenn auch am getrockneten Tiere die Lichtreflexe noch ähnlich wie in Fig. 3 zu sehen sind.

Fig. 4. Querschnitt durch die ventrale Region des Fisches.

Meine im Dunkelmzimmer vorgenommenen Beobachtungen ergaben nun weiter, dass spontanes Leuchten bei den ungereizten Tieren nicht auftrat. Auch wenn ich sie unter Wasser mit den Elektroden eines Tetanisierapparats berührte, worauf stets Flucht erfolgte, war keine Phosphoreszenz zu sehen. Legte ich dagegen ein Tier auf eine Glasplatte, um die tetanisierenden Induktionsströme besser zuführen zu können, so hatte die Reizung stets ein Leuchten zur Folge, welches zunächst in den der Reizstelle benachbarten Organen auftrat, um gleich darauf auch in anderen zu erscheinen. Mechanische Reizung eines im Wasser stehenden oder schwimmenden Fisches mit Glasstab oder Pinzette gab nur schwaches Aufblitzen, während stärkere Berührung mit der Pinzette, wenn ein Tier auf der Glasplatte lag, zunächst an der Reizstelle helles Aufleuchten verursachte, welches sich auch wieder auf andere Organe verbreitete. Es sei bemerkt,

dass das Herauslegen der Fische auf eine Glasplatte an sich kein Leuchten erregt. Am weitesten ausgebreitet und am andauerndsten trat das Leuchten auf, wenn ich ein Tier in die Hand nahm, in Rückenlage, um die sämtlich in der ventralen Körperhälfte liegenden Organe zu beobachten, und seitlich etwas quetschte, was übrigens leicht zur Zerstörung der Haut führte. Dabei konnte ich feststellen, dass sämtliche in Fig. 1 eingezeichneten Organe, auch die am Kopfe, tatsächlich zu leuchten vermögen. Die Farben, in welchen das Leuchten auftrat, wurden schon erwähnt. Es war bei allen Reizungen stets ein ruhiges, nicht flackerndes Licht, das von den Leuchtorganen ausging.

Brachte ich einen Maurolicus in Süßwasser, so erfolgte lange andauernde Phosphoreszenz. Dagegen hatte Aufträufeln von starker NaCl-Lösung auf ein im Wasser befindliches oder auf der Glasplatte liegendes Tier keine sichtbare Wirkung. Selbst bei verdünnter Schwefelsäure, welche ich einem auf der Glasplatte liegenden Fisch aufträufelte, dessen Leuchtfähigkeit ich durch leise Handberührung vorher sicher festgestellt hatte, blieb eine Leuchtwirkung aus. Die gleiche Indifferenz gegen chemische Reize zeigte sich auch gegenüber Giften, von welchen ich Pilokarpin, Kokain und Atropin anwendete, durch Eintauchen je eines Tieres in eine 1%ige Lösung (in Seewasser) der Stoffe. Ein infolge der Berührung schwach leuchtendes Tier wurde mit der Kopfhälfte in Pilokarpin getaucht, ohne eine Verstärkung des Leuchtens zu zeigen, so wenig wie eine Abnahme in Atropin eintrat oder sich beim Eintauchen in Kokain eine Wirkung zeigte. Es können diese Versuche allerdings wohl kaum über etwaige spezifische Wirkungen der genannten Gifte auf etwaige Drüsennerven eine Entscheidung bringen, da nicht mit voller Sicherheit zu erwarten war, dass von aussenher eine wesentliche Resorption stattfand. Die Giftversuche können also zunächst nur die auffallende Indifferenz bestätigen, die sich gegenüber chemischen Reizen zeigte.

Im Anschluss an diese und die an leuchtenden Schlangensterne ausgeführten Giftversuche¹⁾ möchte ich daran erinnern, dass Dubois an Pyrophorus eine das Leuchten beeinträchtigende Wirkung von Atropin, welches er in die Leibeshöhle einführte, beobachtet hat²⁾.

1) Mangold, Leuchtende Schlangensterne und die Flimmerbewegung bei Ophiopsila. Pflüger's Arch. 1907.

2) Vgl. Dittrich, Über das Leuchten der Tiere. Progr. d. Realgymn. am Zwinger S. 38. Breslau 1888.

Doch war durch Druck auf den Hinterleib die Phosphoreszenz wieder zu erwecken. Krukenberg, welcher an zahlreichen leuchtenden Organismen Giftversuche vornahm, fand bei Pteroides keinen ersichtlichen Einfluss des Atropins. Die Empfindlichkeit für taktile wie für toxische Reize war nach 16 Stunden noch nicht unter das normale Maass herabgesunken¹⁾. Bei Noctiluken wirkte Atropin anfangs lichterregend wie Curare oder destilliertes Wasser, nach wenigen Minuten erlosch das Leuchtvermögen²⁾.

Ich glaube, dass ein systematisches Studium der Giftwirkungen auf leuchtende Organismen nicht nur wertvolle Beiträge zur vergleichenden Toxikologie ergeben, sondern auch wesentlich zur Klärung der Frage beitragen würde, ob der Einfluss nervöser Reizung nur in einer Produktion leuchtfähiger Stoffe oder durch Schaffen der zum Leuchten notwendigen Bedingungen auch im Aufleuchten schon gebildeter Leuchtsubstanz zum Ausdruck kommt.

Die Wirkung der Reize, von welchen ausser mechanischen und elektrischen also nur der des Süsswassers ein positives Ergebnis hatte, wird man sich nun als eine reflektorische vorstellen müssen, wie schon aus der Ausbreitung des Leuchtens über der Reizstelle nicht mehr benachbarte Gebiete hervorgeht. Eine direkte Reizwirkung auf das leuchtfähige Sekret oder Drüsennerven ist bei dem völligen Abschluss der Organe nach aussen kaum denkbar; vielmehr haben die Reize jedenfalls zunächst die Hautnerven erregt. Dabei scheinen die mechanischen Reize adäquat zu sein, während die chemischen unwirksam blieben, obgleich man hätte erwarten sollen, dass verdünnte Schwefelsäure eine Zerstörung, jedenfalls Reizung nervöser Substanz verursachte.

Die meisten der bisherigen Untersucher von Leuchtorganen bei Fischen sind sich darüber einig, dass diese Organe nicht spezifisch innerviert werden, „weil die wenigen Nervenfasern, welche eindringen, Äste vorbeiziehender Hautnerven sind und zu unregelmässig eintreten, um als spezifische Leuchtnerven betrachtet werden zu können“ (Brauer). Nur Leydig fand in den Leuchtorganen von *Chauliodus Sloanii* Nervenfasern, welche sich an dem zelligen Innenkörper verloren³⁾. Bei *Maurolicus* im besonderen hat Gatti jedoch auch nur

1) C. Fr. W. Krukenberg, Vgl. Physiol. Studien S. 100. 1887.

2) Ebenda S. 132. 1887.

3) Dittrich, Über das Leuchten der Tiere. Wiss. Beil. z. Progr. d. Realgymn. am Zwinger S. 14. Breslau 1888.

Hautnervenzweige, die zur Pigmentschicht gehen, doch sonst keine in die Organe eindringenden Nerven finden können. Greene gibt an, dass bei *Porichthys* sich Hautnervenfasern auf der Linsenoberfläche verzweigen. Dieser Forscher vermutete aus dem Mangel einer „spezifischen“ Innervation und seinen Versuchsergebnissen an *Porichthys*, dass die von ihm angewendeten elektrischen Reize direkt auf die Drüsen der Leuchtorgane eingewirkt hätten. Er fand nämlich, dass „galvanic stimulation, rapidly making and breaking the current by hand“ und ebenso Reizung durch Induktionsströme, „one electrode being fixed on the head over the brain or on the exposed spinal cord near the brain, and the other moved around on different parts on the body“, bei einer Reizstärke, welche bereits heftige Kontraktion des Körpermuskelsystems hervorrief, noch zu schwach war, um Phosphoreszenz auszulösen; während bei noch stärkerer Reizung ziemlich alle Leuchtorgane des Körpers in Funktion traten. Es liegt meines Erachtens darin noch kein Grund, auf eine direkte Reizung der Drüsen zu schliessen. Bei meinen leuchtenden Schlangensterne¹⁾ z. B. sah ich oft auf Reize heftige Armbewegungen ohne Phosphoreszenz, von welcher ich jedoch nachweisen konnte, dass sie unter nervösem Einfluss steht und meist, wenn nicht immer, reflektorisch zustande kommt. So könnte auch bei *Porichthys* aus mancherlei Gründen der Erfolg in den Leuchtorganen ausgeblieben sein. Ich brachte oben Gründe für die Annahme einer reflektorischen Entstehung des Leuchtprozesses bei *Mauroliscus* von den Hautnerven aus. Wenn tatsächlich keine weiteren Nerven zu den Organen führen, wird man annehmen müssen, dass in jenen zentrifugale Fasern zu den Leuchtdrüsen ziehen, von welchen es nach unseren heutigen Anschauungen zum mindesten wahrscheinlich ist, dass auch sie von sekretorischen Nerven versorgt werden. Neben der reflektorischen Erregung bliebe dann nur noch die Möglichkeit einer indirekten Reizung von den Hautnerven aus. Es wäre von grossem Interesse, zu erfahren, ob etwa bei Fischen das Leuchten durch Rückenmarksreizung hervorgerufen werden kann.

Brauer führt als Grund dafür, dass die Lichterzeugung wahrscheinlich nicht dem „Willen des Tieres“ unterworfen ist, noch an, dass in den Fällen, in welchen das Licht willkürlich wirkungslos

1) Mangold, Leuchtende Schlangensterne und die Flimmerbewegung bei *Ophiopsila*. Pflüger's Arch. 1907.

gemacht werden kann, dieses durch Drehung des ganzen Organes geschieht, offenbar aber nicht durch Unterbrechung der Lichterzeugung. Für *Maurolicus* möchte ich demgegenüber, abgesehen davon, dass ein Abdrehen der Leuchtorgane bei diesem Tiere nicht möglich erscheint, nach meinen Beobachtungen die Auffassung geltend machen, dass eine Lichterzeugung nicht kontinuierlich stattfindet, dass eine solche vielmehr stets erst auf Reize eintritt, wie es bei allen leuchtenden Tieren der Fall ist, während die Lumineszenz bei Pflanzen kontinuierlich ist¹⁾. Doch will ich die Möglichkeit nicht bestreiten, dass bei ganz anderer Organisation des Leuchtapparates als bei *Maurolicus* auch eine kontinuierliche Lichtproduktion vorkommen könnte, welche auf jene Art zeitweilig unsichtbar oder auch etwa durch Reize gehemmt würde. Allerdings wäre damit ein Ausnahmefall geschaffen. Auch *Greene* hat bei *Porichthys* kein spontanes Leuchten beobachtet, und jene von anderen Autoren erwähnten Fische, welche im Netze leuchtend heraufgezogen wurden, befanden sich gewiss im Reizzustande.

Von den *Greeneschen* Versuchen sei noch erwähnt, dass das „weisse“ Licht bei elektrischer Reizung nicht sofort die maximale Intensität erreichte und auch nicht ganz plötzlich mit dem Reize aufhörte. Bei Druck gegen die Aquariumswand sah *Greene* einmal einen kaum wahrnehmbaren Schimmer auftreten, und auch Reiben mit der Hand über die Organe brachte Leuchten hervor; als besonders wirksames Reizmittel jedoch erwies sich ein Ammoniakzusatz zum Seewasser; fünf Minuten danach begann das Glühen in den Organen, blieb einige Minuten, um im Verlauf von weiteren zwanzig Minuten langsam abzunehmen. Noch 6 Stunden nach dem Tode kamen Fischstücke, welche Leuchtorgane enthielten, durch Ammoniakwasser zum Leuchten. Vielleicht wäre in meinen Versuchen mit chemischen Reizmitteln auch noch nach längerer Latenz das Leuchten aufgetreten. Dann bliebe immer noch zu erklären, warum chemische Reize so auffallend langsam wirken und zu entscheiden, ob sie direkt oder indirekt die Lumineszenz verursachen.

Bei meinen Tieren war beim Absterben im Seewasser ein Phosphoreszieren nicht mehr zu beobachten.

Auf die Theorie der tierischen Lumineszenz will ich hier weiter nicht eingehen, als es durch manches im vorhergehend Gesagten

1) Vgl. Pütter, Leuchtende Organismen.

bereits geschehen ist. Ich möchte nur die Gelegenheit benutzen, darauf hinzuweisen, dass die von Dubois bei *Pholas dactylus* gewonnenen Versuchsergebnisse¹⁾, welche immer wieder in der Literatur auftauchen, und nach welchen es wahrscheinlich wurde, dass der eine der beiden nichtleuchtenden Stoffe aus dem Leuchtorgan, die „Luciferase“, auf den andern, „Luciferin“, eine oxydasenartige Fermentwirkung ausübe, und dass durch diese fermentative Oxydation das Leuchten hervorgerufen würde, von dem Autor selbst in einer späteren Arbeit widerrufen wurden²⁾. Pütter hat bereits diesen Versuchen gegenüber zur Skepsis gemahnt; so verlockend es auch war, in der Theorie der Phosphoreszenz scheinbar einen Schritt weiter gekommen zu sein, dürfte es doch an der Zeit sein, die als irrtümlich erwiesenen Versuche nicht immer wieder als Grundlage neuer Anschauungen zu zitieren.

Ganz neuerdings teilt Dubois³⁾ weitere Versuche mit, welche das enthalten, was an verwertbarem Inhalt von seinen früheren Versuchen übrig bleibt, allerdings über das Wesen des Leuchtprozesses nichts ergeben, sondern nur die Entstehung der Leuchtsubstanz betreffen. Dubois erhielt durch Extraktion des Siphon von *Pholas dactylus* zwei Auszüge, *A* und *B*, welche allein durch Zusatz von Kaliumpermanganat ebensowenig leuchteten wie ein dritter Auszug *Z*. Dagegen gaben *A* + *Z* oder *B* + *Z* mit Kaliumpermanganat ein schönes Licht, nicht aber an der Luft allein. Durch Berührung von *A* oder *B* mit *Z* entsteht also die leuchtfähige Substanz „Luciférine“, welche Dubois den Propigmenten der Purpurschnecken vergleicht, die auch erst durch Einwirkung einer Purpurase auf Purpurine entstehen. Die „Luciférine“ soll demnach durch eine zymasenähnliche Wirkung einer Substanz (*Z*) auf die „Proluciférine“ (*A* oder *B*) gebildet werden. Die „Luciférase“ wird jetzt einfach durch Kaliumpermanganat ersetzt. Die Duboisschen Versuche sind wohl an manchen Stellen noch revisionsbedürftig, doch scheinen sie mir andererseits ganz besonders geeignet,

1) R. Dubois in C. R. Acad. d. Sc. t. 105 p. 690. Paris 1887.

2) R. Dubois, Anatomie et Physiologie comparées de la Pholade dactyle. Annales de l'Université de Lyon p. 147. Paris 1892.

3) R. Dubois, Mécanisme intime de la formation de la Luciférine; analogies et homologies des organes de Poli et de la glande hypobranchiale des mollusques purpurigènes. C. R. hebdomadaire Soc. Biol. t. 62 p. 850. Paris, Mai 1907.

E. Pflüger, Archiv für Physiologie. Bd. 119.

um als Ausgangspunkt erneuter und in physiologischer, besonders physiologisch-chemischer Hinsicht erweiterter Versuche zu dienen. Eine Arbeit an dem ausgezeichneten Material, wie es der leuchtende Schleim von *Pholas dactylus* ist, würde wohl mit Sicherheit ihren Lohn in Ergebnissen finden, welche über die Bedingungen und das Wesen des Leuchtphänomens neues erfreuliches Licht verbreiten dürften.

Es erübrigt jetzt noch, auf eine Beobachtung zurückzukommen, welche ich bereits in den „leuchtenden Schlangensterne“ erwähnte, als ich für die Berechtigung der Frage nach der biologischen Bedeutung der Phosphoreszenz das fast durchgehends zu beobachtende Zusammentreffen von Leuchten und Aufenthalt im Dunkeln, beziehungsweise Lichtflucht geltend machte. Auf die biologische Bedeutung hier weiter einzugehen, möchte ich mir indessen versagen. Wir werden erst noch eine Fülle von Kenntnissen über die Lebensvorgänge in der Tiefsee sammeln müssen, bis wir imstande sein werden, die Frage für die einzelnen Fälle zu entscheiden.

Wenn ich das Dunkelzimmer durch teilweises Öffnen des Dunkel Fensters etwas erhellte, so trat jedesmal eine aufgeregte Bewegung der Fische ein, welche an der Wand des breiten Glaszylinders dahinschossen und sich dann in einer bestimmten Stellung zum Lichte orientierten, und zwar so, dass ihre Körperlängsachse in der Richtung des einfallenden Lichtes stand. Sie nahmen damit die gleiche Stellung zum Lichte ein, wie es die stets das Dunkle suchenden Schlangensterne tun, wenn ihnen in ihrem Behälter kein wirkliches Dunkel geboten wird; sie brachten den Körper in diejenige Stellung, in welcher er am wenigsten vom Lichte getroffen wird. Es scheint mir dadurch erstens erwiesen, dass *Maurolicus* lichtempfindlich ist, und zweitens, dass er ein Licht von der Intensität eines matten Tageslichtes bereits zu fliehen sucht. Es ist das eine Bestätigung der Annahme, dass auch im „ewigen Dunkel“ der Tiefsee die Bewegungen der Tiere durch Licht und Beleuchtungs-differenzen bestimmt werden, als deren Erzeuger wir bisher allein die dort lebenden leuchtenden Tiere kennen. Denn nach den Versuchen mit versenkten lichtempfindlichen Platten dringt tiefer als 400 m kein Strahl der Sonne¹⁾.

1) Johannes Walther, Einleitung in die Geologie. Bd. I. Bionomie des Meeres. Jena 1893/94. Dasselbst finden sich auch wertvolle Betrachtungen über das Leuchten der Organismen.

Die Lichtempfindlichkeit vieler Tiefseebewohner ist bereits bekannt von ihren periodischen Wanderungen her, welche sie nach den höheren Meeresschichten unternehmen¹⁾. Es ist bekannt, dass in der Nacht viele Formen weit emporsteigen, bei beginnendem Morgengrauen jedoch vor dem immer tiefer dringenden Tageslichte wieder in die Tiefe fliehen²⁾.

Die Oberflächenwanderung von Tiefseeformen im Winter und Frühling führt Lo Bianco³⁾ zum grössten Teil auf Strömungen zurück; sie ist also eine passive. Dieser Forscher gibt auch eine Erklärung für die Verschlagung von Tiefseefischen auf den Strand⁴⁾: Die skotoplanktonischen Formen nähern sich während der Nacht der Oberfläche, werden dort am Morgen vom Tageslicht überrascht, wenn, wie in Neapel so oft, die Sonne plötzlich durch trübe Wolken bricht, und suchen wieder die Tiefe zu gewinnen. Bei Andauern starken Windes und starker Strömungen gelingt ihnen dies jedoch nicht, während die Fische höherer Schichten die Strömungen zu vermeiden wissen, und sie irren völlig desorientiert auf der Oberfläche umher, um grösstenteils auf den Strand verschlagen zu werden. So bleiben bei Capri Tiefseefische oft in solchen Mengen oben, dass die Fischer sie sammeln und andern Tieren als Futter geben. So war auch Maurolicus Pennantii an einem Dezembertage vorigen Jahres in Scharen am Porto Mergellina ans Land geworfen.

1) Johannes Walther, Einleitung in die Geologie. Bd. 1. Bionomie des Meeres. Jena 1893/94.

2) Ebenda S. 40.

3) Lo Bianco, Le pesche pelagiche abissali eseguite dal Maja nelle vicinanze di Capri. Mitt. der zool. Station Neapel 1901 S. 479.

4) Lo Bianco, Le pesche abissali eseguite da F. A. Krupp col Yacht Puritan nelle adiacenze di Capri ed in altre località del Mediterraneo. Mitt. der zool. Station Neapel Bd. 16 S. 233. 1903.