

ヒイラギ科 *Leiognathidae* 魚類の発光

羽根田弥太・フレデリック辻一郎

Luminescent System of Pony Fishes

Yata HANEDA* and Frederick I. TSUJI**

(With 8 text-figures and 2 tables)

The anatomical arrangement and mode of light production in 18 species of pony fishes were investigated using fresh and preserved material. The luminescent systems were found to be similarly arranged in all 18 species. Basically, the system in each fish consisted of a light organ located at the distal end of the esophagus and a series of accessory structures positioned in tandem for controlling light intensity and for directing and dispersing the light over the abdominal regions of the body. The light was produced by symbiotic luminous bacteria present in large numbers in the light organ. On the basis of organ size, a simple classification of the luminescent systems is proposed.

The light organs of *Leiognathus rivulatus* and *L. elongatus* showed marked sexual dimorphism. The luminous bacteria present in the light organs of *L. rivulatus* and the other pony fishes were easily culturable, but those from the light organ of *L. elongatus* were non-culturable. Electron micrographs of thin sections of the light organs of *L. elongatus* and *L. rivulatus* showed the presence of numerous rod-shaped bacteria measuring approximately $0.8 \mu\text{m} \times 2.4 \mu\text{m}$ and $0.8 \mu\text{m} \times 7.3 \mu\text{m}$, respectively. It is concluded that the bacteria from the light organ of *L. elongatus* represent another example of a type of non-culturable luminous bacteria that have been found in the light organs of two species of fish. Such bacteria appear to require from the host some special factor for growth and luminescence.

1. 緒 言

ヒイラギ科 *Leiognathidae* の魚はインド洋から熱帯アジア, オーストラリア, ニューギニアに広く分布する浅海性の沿岸魚であり, 紅海から地中海東部沿岸には *Leiognathus klunzingeri* (AHRENS, 1965) が一種類知られている。

我が国の沿岸にはヒイラギ *Leiognathus nuchalis*, オキヒイラギ *L. rivulatus*, ヒメヒイラギ *L. elongatus* の 3 種が知られている。

* 横須賀市博物館 Yokosuka City Museum, Yokosuka 238, Japan

** 南カリフォルニア大学 Department of Biological Sciences, University of Southern California, Los Angeles, California 90007, and Brentwood V. A. Hospital, Los Angeles, Calif. 90073, USA.

原稿受理 1976 年 9 月 1 日, 横須賀市博物館業績第 261 号

Table 1. Place and date of collection of pony fish

Species	Place of Collection	Date
セイトカヒイラギ <i>Leiognathus equulus</i> (FORSKÅL)	Palau, Yap, Ponape, Caroline Islands, Micronesia Sandakan, Sabah, Malaysia Djakarta, Java, Indonesia Moreton Bay, Brisbane, Australia Cebu, Philippine Islands Madang, New Guinea	August, 1937 March, 1938 February, 1960 March, 1965 May, 1967 October, 1969
ウケクチヒイラギ <i>L. ruconius</i> (HAMILTON- BUCHANAN) (Syn. <i>Secutor ruconius</i>)	Sandakan, Sabah, Malaysia Singapore Madras, India Djakarta, Java, Indonesia Cebu, Philippine Islands Near estuary of Ramu River, New Guinea	March, 1938 July, 1944 January, 1960 February, 1960 May, 1967 October, 1969
ウケクチヒイラギの一種 <i>L. insidiator</i> (BLOCH) (Syn. <i>Secutor insidiator</i>)	Sandakan, Sabah, Malaysia Singapore Madras, India Djakarta, Java, Indonesia Cebu, Philippine Islands Near estuary of Ramu River, New Guinea	March, 1938 July, 1944 January, 1960 February, 1960 May, 1967 October, 1969
<i>L. fasciatus</i> (LACÉPÈDE)	Palau, ponape, Caroline Islands, Micronesia Sandakan, Sabah, Malaysia Truk, Ponape, Caroline Islands, Micronesia	August, 1937 March, 1938 August, 1940
イトヒイラギ <i>L. lineolatus</i> (CUVIER and VALENCIENNES)	Palau, Caroline Islands, Micronesia Sandakan, Sabah, Malaysia Truk, Ponape, Caroline Islands, Micronesia	July, 1937 March, 1938 August, 1940
<i>L. splendens</i> (CUVIER)	Sandakan, Sabah, Malaysia Moreton Bay, Brisbane, Australia Near estuary of Ramu River, New Guinea Makasar, Celebes, Indonesia	March, 1940 March, 1965 October, 1969 November, 1969
<i>L. daura</i> (CUVIER and VALENCIENNES)	Sandakan, Sabah, Malaysia Cebu, Philippine Islands Makasar, Celebes, Indonesia	March, 1940 May, 1968 November, 1969
<i>L. bindus</i> (CUVIER and VALENCIENNES)	Sandakan, Sabah, Malaysia Cebu, Philippine Islands Makasar, Celebes, Indonesia	March, 1940 May, 1968 November, 1969
<i>L. moretoniensis</i> (OGILBY)	Moreton Bay, Brisbane, Australia	March, 1965 November, 1969

Table 1. (Continued)

Species	Place of Collection	Date
<i>L. novaehollandiae</i> (STEINDACHNER)	Madang, New Guinea	October, 1969
<i>L. rapsoni</i> MUNRO	Madang, New Guinea	October, 1969
ヒイラギ <i>L. nuchalis</i> (TEMMINCK and SCHLEGEL)	Kochi, Japan Yokosuka, Japan	August, 1939 October, 1974
オキヒイラギ <i>L. rivulatus</i> (TEMMINCK and SCHLEGEL)	Kochi, Japan Misaki, Japan Manazuru, Japan	August, 1938 July, 1970 August, 1974
ヒメヒイラギ <i>L. elongatus</i> SMITH and POPE	Manazuru, Japan	July, 1970 July, 1972 August, 1974
<i>L. hataii</i> ABE and HANEDA	Ambon, Indonesia	November, 1969
<i>L. aureus</i> ABE and HANEDA	Ambon, Indonesia	November, 1969
コバンヒイラギ <i>Gazza minuta</i> (BLOCH)	Palau, Caroline Islands, Micronesia Sandakan, Sabah, Malaysia Truk, Ponape, Caroline Islands, Micronesia Bombay, India Djakarta, Java, Indonesia Cebu, Philippine Islands Madang, New Guinea Near estuary of Ramu River, New Guinea	July, 1937 March, 1938 August, 1940 January, 1960 February, 1960 May, 1967 October, 1969 October, 1969
コバンヒイラギの一種 <i>G. achlamys</i> JORDAN and STARKS	Near estuary of Ramu River, New Guinea	October, 1969

本科の魚が発光器を持っていることは、すでに古くから知られていた (HARMS, 1928) が、発光本態は発光細菌の共生によるもので、発光体より発光細菌の培養によって細菌学上より証明されていた (HANEDA, 1938, '40)。

しかしこの魚の発光体が体表に現われていない間接照明型 (HANEDA, 1950) の発光魚であるから、我が国でも饒産する普通の沿岸魚であり熱帯アジアの各地の魚市場には年を通じて常に数種類が水揚げされ、干物としてもどこにでも見られるにもかかわらず、発光魚としては一般にはよく知られていないばかりか、科学的にも本科の発光についての報告は近年に至るまで、ほとんど無い状態であった。1969年のカリフォルニア大学の Alpha Helix 号によるニューギニア探検の際、この科の魚の発光が再認識され最近、二、三の報告 (BOISVERT *et al.* 1967, LAVELLE 1970, HASTINGS 1971, HASTINGS and MITCHELL 1971, BASSOT 1975) がなされた。

本報告は 18 種の本科魚類の発光器の比較解剖と、発光体よりの発光細菌の培養結果についてのべたものであるが、とくに次の二点について詳述したものである。

a. 本科の魚は基本的には同一構造の発光器を持っているが、オキヒイラギ *L. rivulatus* とヒメヒイラギ *L. elongatus* のみは雌雄によって、発光体の形態、大きさに大差がある。即ち、**sexual dimorphism** が認められる発光器である。

b. 18 種の魚の発光体より共生発光細菌の培養結果によれば、ヒメヒイラギを除く 17 種からは 3% NaCl 加普通寒天培基に容易に培養できて、培養した共生発光細菌はよく発光したが、ヒメヒイラギのみは培養ができなかった。ヒメヒイラギの発光体内容の細菌学的、生化学的検査の結果、内容は細菌であることを確認したが、何故、培養ができないかを知るために 8 種類の異った培基によって培養試験を行った。

2. 実験材料と方法

発光器の比較解剖と発光体の組織の研究には、ほとんど新鮮な材料を用いたが、一部ホルマリン液浸標本を用いた。発光細菌の培養にはすべて新鮮な材料によったが、採集地、採集年月は Table 1 の通りである。

ミクロネシア、マレーシアの材料からの細菌培養試験は羽根田が 1938-1945 年の間に行い、インド洋の材料については羽根田が 1959-1960 年にかけてのナショナルサイエンスファウンデーションの援助によって、Frank H. JOHNSON 教授との協同研究として行い、オーストラリア、ニューギニア、フィリピン、インドネシアの材料については、著者らが 1967-1970 年にかけての日米科学協力研究として、1969 年の Alpha Helix ニューギニア探検の際に行ったものである。使用した培基は 3% NaCl 加イカ汁培基 Nutrient agar を使用した。

ヒメヒイラギ共生菌の培養試験に用いた培基

ヒメヒイラギの共生菌培養試験には次の A, B, C, D, E, F, G の 7 種を用い、MCELROY and FARGHALY (1948), FARGHALY (1950) の処方の改変によったが、基本培基は、NaCl 30 gm; Na₂HPO₄ 5.3 gm; KH₂PO₄ 2.1 gm; (NH₄) HPO₄ 0.5 gm; MgSO₄ 0.1 gm; Glycerol 30 cc; CaCO₃ 3 gm; Trace element solution 0.5 cc; 水 1000 cc; pH 7.1-7.3.

Trace element solution (CaCl₂ 2.7 gm; FeCl₃·6H₂O 0.96 gm; MnSO₄·4H₂O, 36 mgm; CuSO₄·5H₂O 39 mgm; 水 1000 cc).

Vitamin mixture (Thiamine 100 mgm; Riboflavin 50 mgm; Pyridoxine 50 mgm; Panthothenic acid 200 mgm; Inositol 200 mgm; P-Aminobenzoic acid 50 mgm; Nicotinic acid 200 mgm; Choline 200 mgm; 水 1000 cc).

完全培基 (基本培基 1000 cc; Vitamin mixture 5 cc; L-Methionine 3 mgm; L-Histidine 3 mgm).

培基 A は完全培基 1000 cc, Nutrient agar 23 gm.

培基 B は Vitamin mixture を除いた培基 A に Vitamin B₁₂ 15 mgm; d-Biotin 15 mgm; Folic acid 15 mgm; Thiotic acid 15 mgm; 加水分解した Casein 100 mgm, イースト浸出液 250 mgm.

培基 C は 30 gm NaCl; 23 gm Nutrient agar (Difco) を 1000 cc. pH 6.8 とした。

培基 D は培基 A に非加熱滅菌ヒメヒイラギ発光器浸出液を加えた。

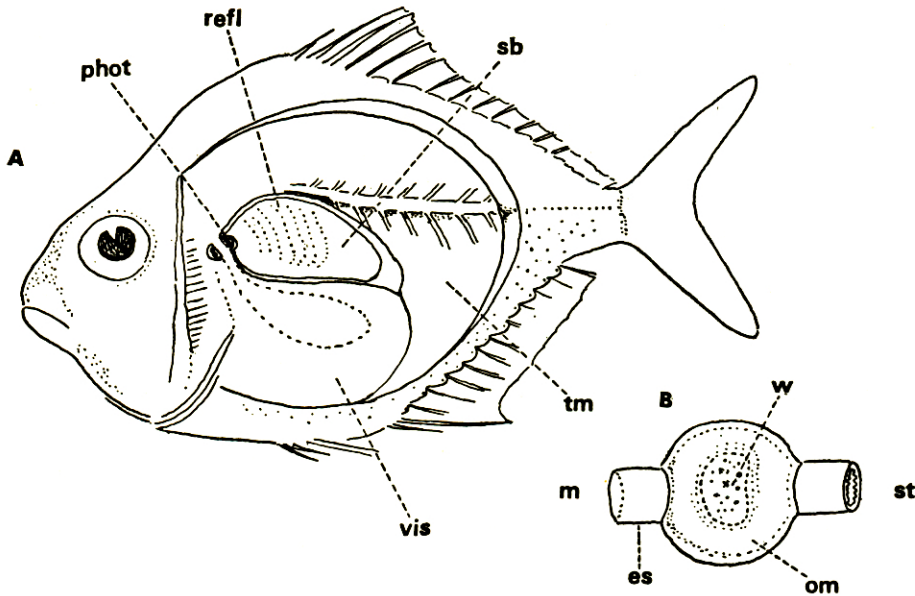


Fig. 1. Diagram of the luminescent system of *Leiognathus equulus*.

A. Left lateral view, with body cavity exposed.

B. Luminous organ, dorsal view. phot, luminous organ; refl, reflector (swimbladder); st, stomach; in, intestinal area; tm, translucent muscles; es, esophagus; m, mouth; w, window; om, opaque membrane; vis, viscera.

培養基 E は培養基 A にヒメヒイラギ発光器浸出液を加えた後に加熱滅菌をした。

培養基 F は培養基 A にヒメヒイラギ非加熱滅菌筋肉浸出液を加えた。

培養基 G はヒメヒイラギ筋肉浸出液を加えた後に加熱滅菌した。

バクテリア・ルシフェラーゼの証明

ヒメヒイラギ発光体内容のバクテリア・ルシフェラーゼの証明のため発光体内容の浸出液を遠心沈澱後 cell free extract に FMN (Flavin mononucleotide) に n-Dodecyl aldehyde を加えて発光の有無を調べた、同様の実験は筋肉浸出液でも行った。

電子顕微鏡像

ヒメヒイラギとオキヒイラギの電子顕微鏡切片製作には新鮮な魚の雄の発光体を魚体より切り取り、2.5% Glutaraldehyde に一時間固定し、水洗後、小片に切って 1% Osmium tetroxide に 1.2~2 時間固定した後、Acetone にて LUFT (1961) の方法に従って脱水し、Epon 812 にて封埋した。切片は JUM Type 7 Ultramicrotome により、電子顕微鏡像は JEM Type T8 電子顕微鏡によって得られた。

なお、発光体と鰾^{うきぶくろ}の関係を知るため、X 線写真撮影用の Softex・E3 型を使用した。

3. 実験結果

18 種の発光器の比較解剖

18 種の発光器の構造は基本的には同一で、食道をとりまく環状の発光体 (Figs. 1, 2,

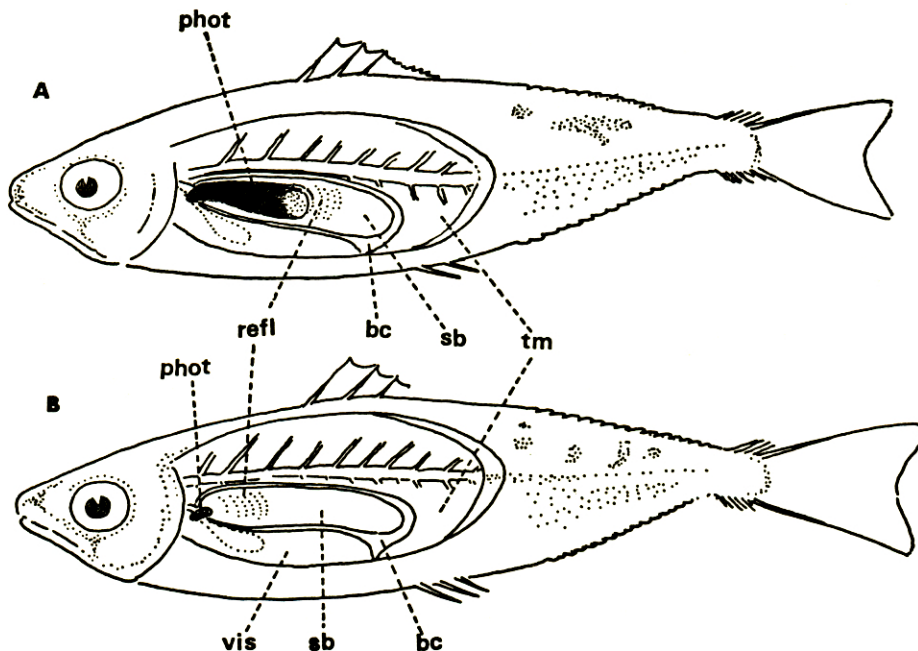


Fig. 2. Diagram of the luminescent system of *Leiognathus elongatus*, left lateral view with body cavity exposed. A. male. B. female. phot, luminous organ; vis, viscera; refl, reflector; bc, body cavity; sb, swimbladder; tm, translucent muscles.

Table 2. Measurements of luminous bodies

Species	Fish			Luminous body			Type of Organ
	Standard length (mm)	Depth (mm)	Weight (gm)	Height (mm)	Width (mm)	Thickness (Length) (mm)	
<i>Leiognathus equulus</i> ♂	170	102	197	11.0	8.5	5.2	Common
<i>Gazza minuta</i> ♂	100	40	26	7.5	6.5	4.1	Common
<i>Leiognathus ruconius</i> ♂	60	33	8.5	3.2	2.8	2.6	Common
<i>L. hataii</i> ♂	46	19	8.0	5.0	4.0	1.8	Enlarged organ
<i>L. aureus</i> ♂	63	23	8.3	6.5	5.0	2.3	Enlarged organ
<i>L. rivulatus</i> ♂	63	24	16.2	4.0	3.8	(6.5)	Sexually dimorphic
<i>L. rivulatus</i> ♀	63	24	16.3	1.2	0.7	(1.4)	Sexually dimorphic
<i>L. elongatus</i> ♂	85	23	15.2	4.0	4.0	(10.0)	Sexually dimorphic
<i>L. elongatus</i> ♀	86	23	15.0	1.0	1.0	(1.5)	Sexually dimorphic

phot) と反射器 (鰾の内壁と体腔の内壁がグアニンよりなる銀白色となっている (Figs. 1, 2. refl)。と脊椎を境とする魚体の下半部、即ち胸部竜骨筋と腹部、臀部の筋肉が乳白色半透明となり光を透過、拡散するレンズ様構造の筋肉 (Figs. 1, 2. tm) とからなっているが発光体は腺状構造で腺細胞の間に共生する発光細菌が純粹に培養されている。発光体

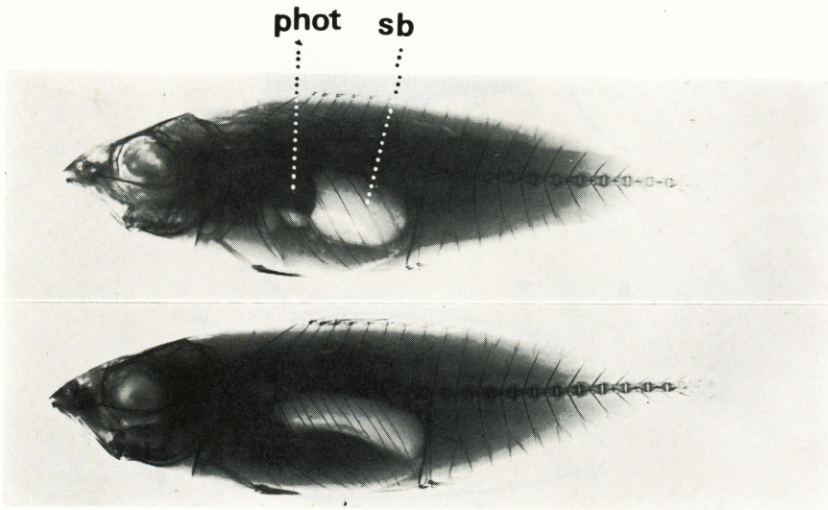


Fig. 3. X-Ray photo of male (above) and female (below) of *Leionathus elongatus*. phot, luminous body; sb, swimbladder.

の断面をみると、食道内に二つの開孔を持っているのがわかる。発光体の大きさ (Table 2) から 18 種類の魚を次の 3 型に分類できる。

1 型. 基本的の型ともいべきもので、その代表はコバンヒイラギ *Gazza minuta*, セイタカヒイラギ *Leionathus equulus* にみられ、ヒイラギ科では大多数がこの型であって、*L. fasciatus*, *L. lineolatus*, *L. splendens*, *L. daura*, *L. bindus*, *L. moretonensis*, *L. novaehollandiae*, *L. rapsoni*, *L. nuchalis*, *L. klunzingeri* にみられる。

発光体の表面は白色不透明なカプセル (Fig. 1-B, om) にておおわれ、環状の発光体の上部、及び下部に楕円形の眼の瞳孔のように伸縮する光の窓ともいう個所 (Fig. 1-B, w) がある。発光体の内容は共生する発光細菌であるから、光は連続的であるため、この光の窓の伸縮によって光がコントロールされる。上部の窓は鰾の前方下部に開いているので、窓からの光は鰾の内壁の銀白色の反射層と体腔内壁とによって反射し光は腹部、臀部のレンズ様筋肉内に照射される。環状発光体の下方の窓は直接、胸部のレンズ様筋肉と接している。従ってこの魚は魚体の下半部がぼんやりと光るが、魚をつかむとか、強い刺戟を与えると急激に明滅する。生魚の脊椎を切断すると強く光っていた魚は直ちに消光する。従って、この魚の明滅は神経支配によって、この光の窓の急激な伸縮によるものと考えられる。しかし次に述べる 2 型と 3 型では、発光体にこのような光の窓がなく、発光体のカプセルの上に透明な膜があり、この膜に黒色色素斑が密集し、あたかも黒色膜 (Figs. 4, 7, bm) のように見えるが、Fig. 4-B に示すように、光の進行方向にあたかも光の窓のような円形の黒色色素斑の少ない所があり、これは黒色色素斑の収縮した状態である。これらの魚の光が急激な明滅をする機構については、なお不明な点がある。

2 型. 魚体に比して発光体が極度に大きくなっているもので *L. hataii*, *L. aureus* (HANEDA and TSUJI, 1972) にみられる。ウケクチヒイラギ *L. ruconius*, *L. insidiator* の 2 種も 1 型と 2 型の中間型とも考えられ、魚体に比して発光体の大きい種類である。

3 型. 発光体の形態、大きさが雌雄によって大差のある型で、オキヒイラギ *Leiog-*

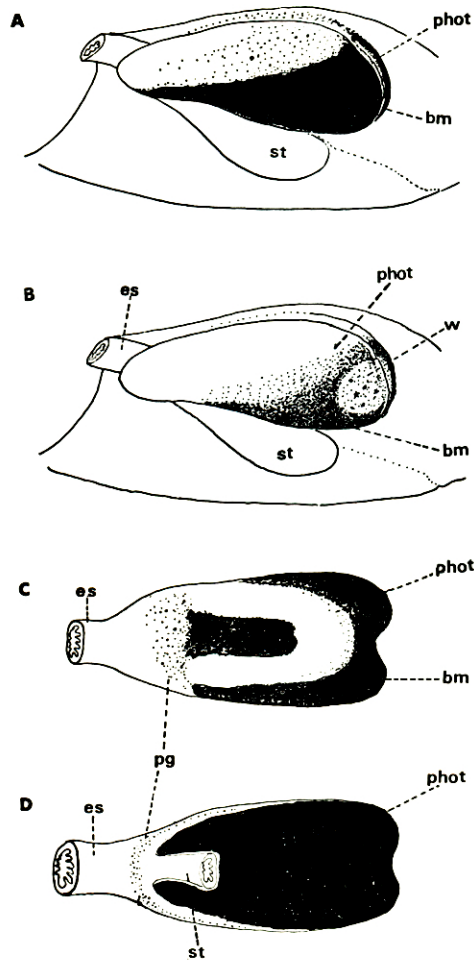


Fig. 4. Diagram of the luminescent system of *Leiognathus elongatus*, male luminous body. A, B. Left lateral view. (A: melanophore expanded, B: melanophore contracted). C. dorsal view. D. ventral view. phot, luminous body; bm, black membrane; st, stomach; w, window; es, esophagus; pg, pigment granules.

nathus rivulatus, ヒメヒイラギ, *L. elongatus* にみられる。Fig. 2 はヒメヒイラギの雌雄による発光体の相違を示したものである。

オキヒイラギとヒメヒイラギの雄の発光体の環状の上部は特に膨大し、下部は消失し、環状というよりはむしろ、一対の大きな発光体が食道の上に乗った形となり、鰾の前方、下方よりの鰾内に突出している。このことは X 線写真 (Fig. 3) によっても明らかである。雄の発光体の縦断面と横断面 (Figs. 5, 6) をみると、食道内に 2 つの開孔を持っていることは基本型と同じである。

ヒメヒイラギの雌の発光体 (Fig. 7) は形態の上ではやや雄ににているが、その大きさ

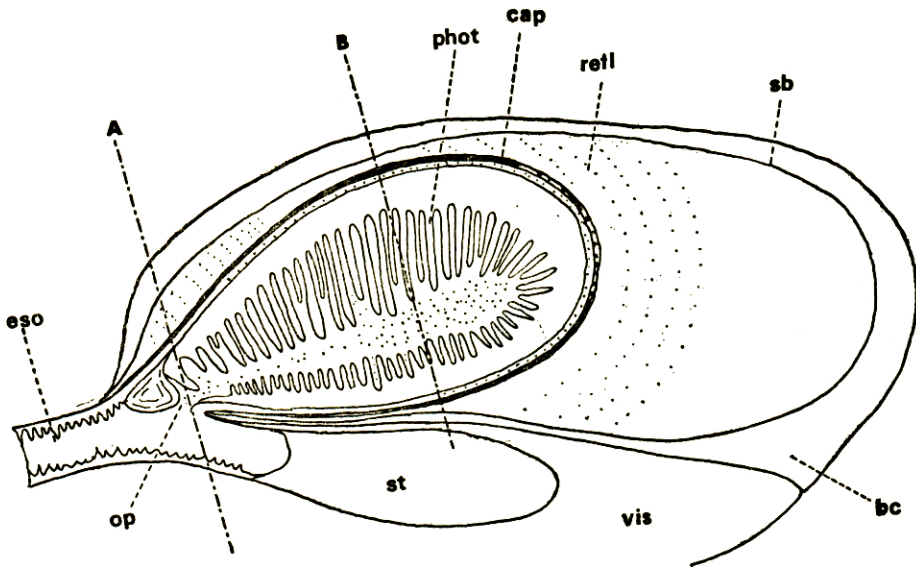


Fig. 5. Diagram of longitudinal section of luminous organ of male *Leiognathus elongatus*. eso, esophagus; cap, capsule of luminous body; phot, luminous body; refl, reflector (inner wall of anterior part of swimbladder); op, opening to esophagus; st, stomach; bc, body cavity. See Figure 6 for explanation of A and B.

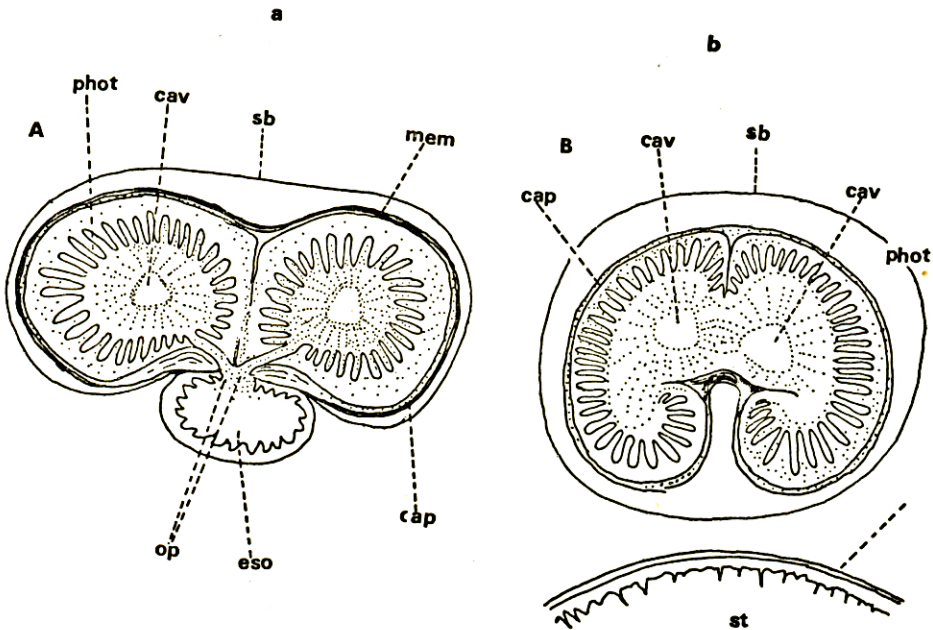


Fig. 6. Diagram of cross-section of male luminous organ of *Leiognathus elongatus*, taken at positions A and B in Figure 5. phot, luminous body; cav, cavity of luminous body; mem, black membrane; cap, capsule of luminous body; eso, esophagus; op, opening to esophagus; st, stomach. sb, swimbladder.

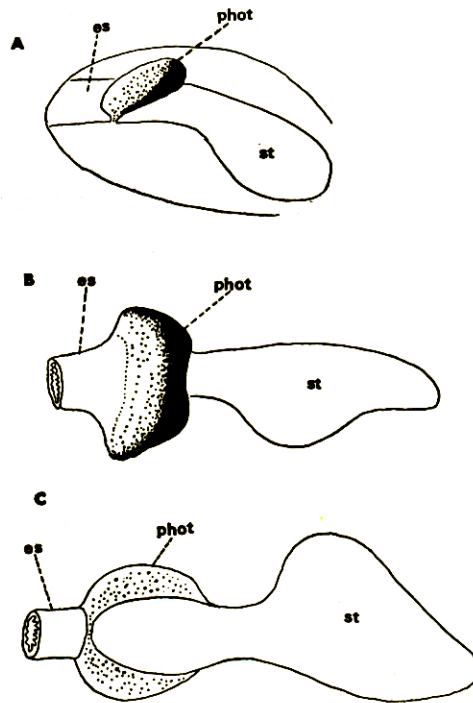


Fig. 7. Diagram of the luminescent system of female *Leignathus elongatus*. A. left lateral view. B. dorsal view. C. ventral view. phot, luminous body; es, esophagus; st, stomach.

に大差があり、ヒメヒイラギの同一体長の雌雄の発光体の重さの比は雄と雌では 25:1 であった。

雌の発光体は下部で細いつながりを持ち、基本型の環状の名残りをとどめている。

オキヒイラギも雌雄による発光体の差はヒメヒイラギと同様であるが、雌雄共にヒメヒイラギよりもやや小さい。

発光体内容の懸濁液

18 種の魚の発光体の滅菌海水、および真水の Emulsion の発光は海水 Emulsion のときのみ発光し、真水では光は直ちに消えた。海水 Emulsion を静置すると空気にふれる表面は発光するが、深部は消光する。これをふると全液が発光する。この Emulsion は温度により光の強さは変化し、23~26°C が最も強く 50°C で消光し、5 分以上 50°C に保つと冷却しても光は快復しない。Emulsion を 0°C にすると消光するが、温度を上げると再びよく光る。発光体を乾燥した後水を加えても発光しないが、還元 FMN にて、発光することは前にも述べた通りである。

発光体海水 Emulsion はヒメヒイラギを含めた 18 種すべて、同様の結果を得た。

ヒメヒイラギの発光細菌培養結果

上記 7 種の培養基を用いて、ヒメヒイラギの共生発光細菌の培養はオキヒイラギをコントロールとして行った。

結果は、オキヒイラギでは、発光体内容を接種後 20~25°C において、10~15 時間で培養基 Aより G までの 7 種にすべて発光細菌のコロニーは発育し、よく発光した。ヒメヒイラギでは培養基 D と F のみに接種後、4~5 時間で発光を認めたが、10 時間後には全く消光した (23°C)。なお 10 時間後に消光した培養基にヒメヒイラギの新しい発光器内容を接種したところ、4~5 時間後に弱い光を認めたが、10 時間後には全く消光した。この実験は 8°C でも繰り返したが、接種後 5~6 時間で、弱い光を認め、10 時間後には全く消光した。

電子顕微鏡像

Fig. 8 に示すようにヒメヒイラギおよびオキヒイラギの発光体の断面を見ると、多数の短桿状の細菌が認められ、ヒメヒイラギでは直径 0.8 μm 、長さ 2.4 μm 、オキヒイラギでは直径 0.8 μm 、長い菌では 7.3 μm であった。

以上の実験の結果からみて、ヒメヒイラギの共生発光細菌はヒメヒイラギの発光体および、筋肉の非加熱浸出液を加えた培養基である D と F にのみ接種後 4~5 時間で発光を認められる。このことは僅かに発育したことと思われる。しかし、10 時間後には全く消光することは共生発光細菌の発育を維持するための必要物質の不足しているためと思われる。この必要物質は、ヒメヒイラギの発光体、筋肉中に含まれている熱に不安定な物質と思われる。その必要物質が何かということは、今回の研究では決定するに至らなかった。

ヒメヒイラギ以外の 17 種のヒイラギ類の発光体より培養した発光細菌の性状はどれも大差なく、*Coccobacillus equule* (HANEDA, 1940) と同一系統の細菌と考えるが、*Photobacterium leiognathi* (LAVELLE, 1970) との関係についても、またヒメヒイラギの共生菌との関係についても今後の研究に待つ次第である。

このような菌種間の大きな相違は、ヒメヒイラギの共生菌が、全く別の菌種であるか、または宿主との密接な関係によって同一菌種間でもこのような大きな性状の変化を来し得るものかはこれまた今後の研究に待つわけである。

一般に共生発光魚、発光イカからの共生発光細菌の培養は極めて容易であったことは常識であったが、*Anomalops katoptron*, *Photobrepharon palpeblatus* (HANEDA and TSUJI, 1971) の 2 種の魚からは共生発光細菌であることは確認されたにもかかわらず、人工培養に成功していないので、このような問題を解決するのには、ヒメヒイラギ *L. elongatus* は興味ある研究材料となり得るものと考ええる。

本研究の一部は昭和 48 年度文部省科学研究費補助金、および日本学術振興会とアメリカのナショナルサイエンスファウンデーションの援助によって行った。なお一部はカリフォルニア大学の 1969 年度アルファ・フェリックスニューギニア探検の際に行った。

終始、御助言をいただいたプリンストン大学のフランク・H・ジョンソン博士、ニューギニア探検隊長であったジョン・B・バック博士らに対し深甚なる謝意を表す。電子顕微鏡写真作製については日本電子株式会社の及川三千雄、向井大毅、Softex による X 線写真撮影には横須賀市博物館学芸員林公義ら諸氏に深謝する次第である。

参 考 文 献

AHRENS, G. 1965. Untersuchungen am Leuchtorgan von *Leiognathus klunzingeri*

- (STEINDACHNER). *Z. Wiss. Zool.*, **173**: 90-113.
- BASSOT, J. M. 1966. On the comparative morphology of some luminous organs. In: Bioluminescence in Progress, F. H. JOHNSON and Y. HANEDA, eds. Princeton Univ. Press, Princeton: 557-610.
- 1975. Less organes lumineux à bactéries symbiotiques de quelques Téléostéens Léiognathides. *Archs Zool. Exp. Gén.*, **116**: 359-373.
- BOISVERT, H., CHATELAIN, R., and BASSOT, J. M. 1967. Etude d'un *Photobacterium* isolé de l'organe lumineux de poissons Leiognathidae. *Annls Inst. Pasteur*, **112**: 520-524.
- CORMIER, M. J. and STREHLER, B. L. 1953. The identification of KCF: requirement of long-chain aldehyde for bacterial extract luminescence. *Jour. Amer. Chem. Soc.*, **75**: 4864.
- FARGHALY, A. H. 1950. Factors influencing the growth and light production of luminous bacteria. *Jour. Cell. Comp. Physiol.*, **36**: 165-183.
- HANEDA, Y. 1938. On a luminous fish of South Sea (in Japanese). *Kagaku Nanyo (Science South Sea)*, **1**(2): 21-27.
- 1940. On the luminescence of the fishes belonging to the family Leiognathidae of the tropical Pacific. *Palau Trop. Biol. Sta. Stud.*, **2**: 29-39.
- 1950. Luminous organs of fish which emit light indirectly. *Pacif. Sci.*, **4**: 214-227.
- and TSUJI, F. I. 1971. Light production in the luminous fishes *Photobrepharon* and *Anomalops* from the Banda Islands. *Science*, **173**: 143-145.
- . ——— 1972. Description of two new species of the ponyfish Genus *Leiognathus* from Indonesia. *Sci. Rep. Yokosuka City Mus.*, (19): 1-6.
- HARMS, J. W. 1928. Bau und Entwicklung eines eigenartigen Leuchtorgans bei *Equula*. *Spec. Z. wiss. Zool.*, **131**: 157-179.
- HASTINGS, J. W. 1971. Light to hide by: ventral luminescence to camouflage the silhouette. *Science*, **173**: 1016-1017.
- and MITCHELL, G. 1971. Endosymbiotic bioluminescent bacteria from the light organ of pony fish. *Biol. Bull.*, **141**: 261-268.
- HENRY, J. P. and MICHELSON, A. M. 1970. Etudes de bioluminescence. Régulation de la bioluminescence bactérienne. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **270**: 1947-1949.
- JERZMANSKA, A. 1960. The structure and the biological significance of light organs in *Teleostei*. *Przeegl. Zool.*, **2**: 112-118.
- LAVELLE, F., HENRY, J. P. and MICHELSON, A. M. 1970. Etude en milieu fluide et à basse température de la réaction d'émission de bioluminescence de *Photobacterium Leiognathi*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **270**: 2126-2129.
- LUFT, J. H. 1961. Improvements in epoxy resin embedding methods. *Jour. Biophys. Biochem. Cytol.*, **9**: 409-414.
- MCALLISTER, D. E. 1967. The significance of ventral bioluminescence in fishes. *Jour. Fish. Res. Bd. Canada*, **24**: 537-554.
- MCELROY, W. D., and FARGHALY, A. H. 1948. Biochemical mutants affecting the growth and light production in luminous bacteria. *Arch Biochem.*, **17**: 379-390.
- . HASTING, J. W., SONNENFELD, V. and COULOMBRE, J. 1953. The requirement of riboflavin phosphate for bacterial luminescence. *Science*, **118**: 385.
- MITCHELL, G. W., and HASTINGS, J. W. 1971. A stable, inexpensive, solid-state photomultiplier photometer. *Analyt. Biochem.*, **39**: 243-250.
- MUNRO, I. S. R. 1967. The Fishes of New Guinea. Department of Agriculture, Stock and Fisheries, Port Moresby, New Guinea: 237-241.

Fig. 8. Electron micrograph sections through the luminous body showing luminous bacteria. A. *Leiognathus elongatus*, $\times 22,600$. B. *Leiognathus rivulatus*, $\times 11,300$.

