

UNIVERSITEIT GENT

FACULTEIT DIERGENEESKUNDE

Academiejaar 2015 – 2016

Morfologische adaptaties van diepzeevissen aan hun omgeving

door

Joachim DE BACKERE

Promotoren: MSc. Evelien De Swaef
Prof. dr. Annemie Decostere

Literatuurstudie in het kader
van de Masterproef

© 2016 *Joachim De Backere*

Universiteit Gent, haar werknemers of studenten bieden geen enkele garantie met betrekking tot de juistheid of volledigheid van de gegevens vervat in deze masterproef, noch dat de inhoud van deze masterproef geen inbreuk uitmaakt op of aanleiding kan geven tot inbreuken op de rechten van derden. Universiteit Gent, haar werknemers of studenten aanvaarden geen aansprakelijkheid of verantwoordelijkheid voor enig gebruik dat door iemand anders wordt gemaakt van de inhoud van de masterproef, noch voor enig vertrouwen dat wordt gesteld in een advies of informatie vervat in de masterproef.

UNIVERSITEIT GENT

FACULTEIT DIERGENEESKUNDE

Academiejaar 2015 – 2016

Morfologische adaptaties van diepzeevissen aan hun omgeving

door

Joachim DE BACKERE

Promotoren: MSc. Evelien De Swaef
Prof. dr. Annemie Decostere

Literatuurstudie in het kader
van de Masterproef

© 2016 *Joachim De Backere*

VOORWOORD

Bij deze wil ik graag mijn promotor, MSc. Evelien De Swaef, bedanken. Bij haar kon ik steeds terecht voor vragen; ook verbeteringen van het gedane werk waren uitgebreid en correct en lieten nooit lang op zich wachten.

Ook bedank ik hierbij mijn medepromotor, Prof. dr. Annemie Decostere, voor het doorlezen van dit werk.

Tot slot, en vooral, een woord van dank voor alle familieleden en vrienden die mij mentaal en/of logistiek gesteund hebben. Een bijzondere vermelding is er voor Dorien Coenen en Kobe Buyse, die ik dank voor het nalezen van deze literatuurstudie.

INHOUDSOPGAVE

VOORBLAD

TITELBLAD

VOORWOORD

INHOUDSOPGAVE

SAMENVATTING	1
INLEIDING.....	2
LITERATUURSTUDIE	3
1. DE DIEPZEE	3
1.1. INDELING VAN DE DIEPZEE	3
1.1.1. Oppervlakte en volume.....	3
1.1.2. Zones volgens diepte.....	3
1.2. EIGENSCHAPPEN VAN DE DIEPZEE	4
1.2.1. Licht.....	4
1.2.2. Temperatuur, druk en zuurstof	5
2. MORFOLOGISCHE ADAPTATIES	6
2.1. ZICHT	6
2.1.1. Grootte van de ogen	6
2.1.2. Tubulaire ogen.....	7
2.1.3. Pigmenten	8
2.1.4. De retina	11
2.2. BIOLUMINESCENTIE	13
2.2.1. Productie van bioluminescent licht.....	13
2.2.2. Functies	13
2.3. METABOLISME EN VOORTBEWEGING	16
2.3.1. Algemeen	16
2.3.2. Hypothesen	16
2.3.3. Minimale zuurstoflaag.....	17
2.3.4. Lichaam en beweging.....	18
2.3.5. Zwemblaas	19
2.4. VOORTPLANTING	21
BESPREKING	23
REFERENTIELIJST	24

SAMENVATTING

Vanaf 200 m diepte spreekt men van de diepzee, en zullen de lichtintensiteit, temperatuur en zuurstofspanning steeds verder afnemen. De hydrostatische druk neemt daarentegen sterk toe. Dit hostiel milieu maakt leven hier erg moeilijk. Toch zijn veel organismen er in geslaagd om zich aan deze extreme omstandigheden aan te passen, vaak met uitzonderlijke adaptaties die enkel in de diepzee te vinden zijn.

De beperkte hoeveelheid zonlicht zorgt er echter niet voor dat ogen op grote diepten redundant zijn. Afhankelijk van de diepte zullen de ogen zelfs relatief groter zijn dan die van oppervlakkig levende vissen; dit uit zich onder meer in de tubulaire ogen van sommige mesopelagische vissen. Ook de kleuren van de verschillende pigmenten zijn aangepast met hetzelfde doel: maximaal benutten van het weinige licht.

Een andere oplossing voor de verminderde zichtbaarheid is de productie van eigen, bioluminescent licht. Met behulp van dit licht kunnen bijvoorbeeld prooien in de nabije omgeving gemakkelijker gelokaliseerd worden.

Samen met de daling van lichtintensiteit, temperatuur en zuurstof zal ook het basaal metabolisme van de vissen vertragen. Deze daling is het sterkst in de eerste 800 m, en zou het meest beïnvloed worden door de beperkte zichtbaarheid. Ook de bewegingscapaciteit vermindert sterk, wat zich uit in waterachtige spieren. Het gebruik van een zwemblaas kan een energie-efficiënt alternatief zijn voor de verticale migratie doorheen de dag.

In de diepzee, tot slot, zijn ook soortgenoten schaars. Een partner vinden is dan niet gemakkelijk. Om zo efficiënt mogelijk voor nakomelingen te zorgen, bestaat er bij de diepzeehengelvissen een extreme vorm van seksueel dimorfisme en parasitisme. Het kleine mannetje hecht zich vast aan het vrouwtje en versmelt ermee; hij hoeft nu enkel nog maar in te staan voor de productie van sperma.

Sleutelwoorden: adaptaties – bioluminescentie – diepzeevis – metabolisme – oog

INLEIDING

De diepzee is, naast de grootste habitat ter wereld, ook erg desolaat. Dit is niet te verwonderen als je kijkt naar de uitdagingen waarmee het leven hier geconfronteerd wordt. Het zijn vooral de gigantische hydrostatische druk, de ijskoude temperaturen en het gebrek aan licht en zuurstof die voor een grote selectieve druk zorgen. Het gevolg is dan ook dat er een grote variatie aan adaptaties bestaat, waarvan er een aantal hier besproken zullen worden.

Het onderzoek naar deze adaptaties is circa 150 jaar bezig (Sebert, 2002), maar het staat vast dat dit verre van volledig is. Het te onderzoeken gebied is niet alleen immens groot, maar ook moeilijk te bereiken. Er worden bij elke expeditie nog steeds nieuwe soorten ontdekt, en bijgevolg zal de kennis over mogelijke adaptaties zeker nog uitbreiden.

Dit werk bespreekt dus maar een kleine greep uit de grote variatie aan adaptaties. Om toch een algemene indruk te kunnen geven, is de literatuurstudie opgedeeld in vier onderwerpen die het best beantwoorden aan de onderzoeksvraag. Minder relevante of minder onderzochte zaken, zoals het reuk- en smaakvermogen, worden wegens plaatsgebrek dan ook niet besproken. Dit wil uiteraard niet zeggen dat ze niet van vitaal belang kunnen zijn om te overleven in deze donkere, diepe wereld.

LITERATUURSTUDIE

1. DE DIEPZEE

Vooraleer de morfologische adaptaties van de diepzeevissen nader bekeken worden, is het belangrijk om eerst de omgeving waar deze vissen in leven te definiëren. Van hieruit is het mogelijk om tot een beter begrip te komen over de evolutionaire noodzaak van deze adaptaties.

1.1. INDELING VAN DE DIEPZEE

De geografische ligging van alle diepzeewateren weergeven zou ons te ver leiden, maar de bespreking van de algemene opbouw van “de diepzee” is hier wel mogelijk.

1.1.1. Oppervlakte en volume

Velen beseffen dit niet, maar de diepzee is veruit de grootste habitat ter wereld. Ongeveer 71% van het aardoppervlak is water, maar slechts 5% hiervan wordt vertegenwoordigd door continentaal plat (Angel, 1997). Dit maakt dat de diepzee twee derde van alle bewoonbare oppervlakte op aarde inneemt. De diepzee is echter geen tweedimensionaal vlak, maar bezit een zeker volume. Met een gemiddelde diepte van 3,8 km wordt dit volume volgens Cohen (1994) geschat op zo'n $1,4 \times 10^9 \text{ km}^3$, wat ongeveer overeenkomt met 168 keer meer bewoonbare ruimte dan op land.

1.1.2. Zones volgens diepte

Uiteraard zijn niet alle zeeën en oceanen even diep. Toch worden ze, indien diep genoeg, ingedeeld in verschillende zones. Algemeen wordt pas van diepzee gesproken bij dieptes vanaf 200 m. Deze indeling wordt door alle bronnen gebruikt, al is de overgang tussen de verschillende zones niet abrupt en zijn de gebruikte grenswaarden niet steeds dezelfde bij de verschillende auteurs. Marshall (1979) was de eerste die deze zones beschreef en zijn werk wordt nog steeds als de referentie beschouwd.

Alles vanaf het wateroppervlak tot 200 m diepte wordt verzameld onder de algemene noemer 'epipelagische zone'. Deze zone wordt sterk verlicht door het zonlicht en bijgevolg is hier nog fotosynthese mogelijk (Marshall, 1979; Douglas et al., 1998a). Vermits deze zone niet tot de diepzee wordt gerekend, is ze geen onderdeel van deze literatuurstudie.

Vanaf 200 m diepte spreekt men over de 'mesopelagische zone'. Zonlicht dringt veel moeilijker door tot hier, wat resulteert in een schemerzone. Hierdoor zijn er heel wat diersoorten die doorheen de dag, als de lichtintensiteit varieert, een verticale migratie doorvoeren. Het is in deze zone dat men de grootste hoeveelheid en diversiteit aan leven vindt (Marshall, 1979).

Nadat de kaap van 1000 m diepte is overschreden, is er geen enkel levend wezen meer dat nog zonlicht kan waarnemen. Dit noemt men de 'bathypelagische zone'. Het enige licht dat hier nog zichtbaar is, zijn de flitsen van bioluminescentie geproduceerd door verscheidene, zo niet de meeste, diersoorten

(Douglas et al., 1998a). De absolute hoeveelheid van dit licht is minder in vergelijking met hoeveel er in de mesopelagische zone wordt geproduceerd, doordat er gewoon veel minder leven mogelijk is in deze donkere, koude wereld (Marshall, 1979).

Als de diepzee reikt tot voorbij 4000 m diepte, kan men nog spreken van een 'abyssopelagische zone', gekenmerkt door een eigen fauna (Marshall, 1979).

Het is echter de 'benthische zone', en de geleidelijke overgang ernaar toe, die meer belang heeft in het kader van deze literatuurstudie. Deze zone behoort toe aan de bodem, met alle dieren die er in en er net boven leven. Afhankelijk van de diepte kan dit habitat sterk of zwak bewoond zijn. Het staat echter vast dat de dieren meestal groter zijn en beter kunnen zwemmen dan de dieren uit de bathypelagische zone, aangezien de bodem bedekt is met neerdwarrelend voedsel uit alle lagen erboven (Marshall, 1979).

1.2. EIGENSCHAPPEN VAN DE DIEPZEE

1.2.1. Licht

Dat er dieper dan 200 m weinig zonlicht kan doordringen lijkt logisch. De diepzee is dan ook een zeer donkere wereld. In werkelijkheid is de situatie echter niet zo zwart-wit. De intensiteit en kleur van het licht variëren namelijk naargelang de diepte, en ook de lichtbronnen zelf zijn niet steeds dezelfde. Dit uit zich in de specifieke adaptaties, besproken in het hoofdstuk 'zicht' (zie verder).

De eerste lichtbron is het licht afkomstig van bovenaf, i.e. van de zon, de maan en de sterren (Warrant en Locket, 2003). Overdag zullen zonnestrallen de epipelagische zone vrijwel volledig verlichten (Warrant, 2000); licht is dus geen beperkende factor voor het leven hier. Vanaf de mesopelagische zone zal het beschikbare licht echter zichtbaar afnemen. Dit werd in 1935 al beschreven door William Beebe. Die zag tijdens zijn afdaling in de mesopelagische zone dat achtereenvolgens het rode, oranje, gele en groene licht verdween. Daarna werd de omgeving blauw en uiteindelijk volledig zwart (Turner et al., 2009). Water treedt namelijk op als een filter, en helder water is het meest doorlaatbaar voor blauw licht, met een golflengte rond 470-480 nm (Jerlov, 1976). De mesopelagische zone is een schemerende blauwe strook van water die men aanduidt met de term 'semi-extended' (Warrant, 2000). In ideale omstandigheden kan elke daling van 75 m al zorgen voor een daling van 90% van de lichtintensiteit, maar de uiteindelijke verandering is wel afhankelijk van de hoeveelheid licht en de helderheid van het water. Finaal zal de maximale diepte waarop een gevoelige vis nog iets van het zonlicht zal kunnen waarnemen zo'n 1000 m bedragen, i.e. de overgang naar de bathypelagische zone (Denton, 1990). UV-licht wordt iets sneller geabsorbeerd, en zal tot zo'n 600 m diepte detecteerbaar blijven (Frank en Widder, 1996).

Des te minder zonlicht er doordringt, des te meer zullen organismen zelf licht produceren. Dit verschijnsel wordt bioluminescentie genoemd en is de tweede belangrijke bron van licht. In de mesopelagische zone is er al veel bioluminescentie te zien, maar het is vooral van belang in de diepere zones. De bathypelagische zone wordt ook 'point-like' genoemd, wat verwijst naar de bioluminescente signalen die als kleine stipjes rondom te zien zijn (Warrant, 2000). Het spectrum van dit licht benadert

deze van het licht van bovenaf, maar is iets uitgebreider richting de langere golflengtes. Het licht zal voornamelijk blauw zijn (Herring, 1983). Er zijn echter uitzonderingen. Dit verschijnsel wordt verder besproken.

In de praktijk zal men dus het volgende zien bij afdalen: een blauwe omgeving die steeds donkerder wordt, maar tegelijk zullen er steeds meer lichtpunten zichtbaar worden t.g.v. bioluminescentie, wat uiteindelijk de enige bron van licht zal zijn vanaf een diepte van 1000 m (Warrant en Locket, 2003).

1.2.2. Temperatuur, druk en zuurstof

Naast de hoeveelheid licht zijn er nog een aantal variabelen die van de diepzee een hostiel milieu kunnen maken.

De temperatuur is in oppervlakkige wateren nog erg afhankelijk van het klimaat, maar vanaf een bepaalde diepte is de temperatuur vrij stabiel (zie Fig. 1). Grafisch vormt deze evolutie een sigmoïde curve. De gemiddelde temperatuur van de oceaan is zo'n 3,5°C (Marshall, 1979); in de diepzee is het zelden warmer dan 4°C (Douglas et al., 1998a).

De hydrostatische druk daarentegen zal lineair toenemen met de diepte. Voor elke daling van 10 m komt er ongeveer een equivalent van 1 atmosfeer bij de heersende druk. Op de allergrootste diepten, zo rond 10000 m, heeft men dan te maken met erg grote drukken rond 100 MPa. Dit kan een verklaring zijn waarom er nog geen vissen gevonden zijn onder 8400 m, ondanks het grote adaptatievermogen van diepzeevissen (Yancey et al., 2014).

De zuurstofconcentratie, ten slotte, is vanzelfsprekend het grootst aan het wateroppervlak, waar lucht met het water vermengd wordt. Deze concentratie zal dalen met de diepte (zie Fig. 1). Tussen 300 en 1000 m diepte zal deze tot een minimum komen, wat men de minimale zuurstoflaag noemt. Deze wordt verder in detail besproken (zie Metabolisme en voortbeweging).

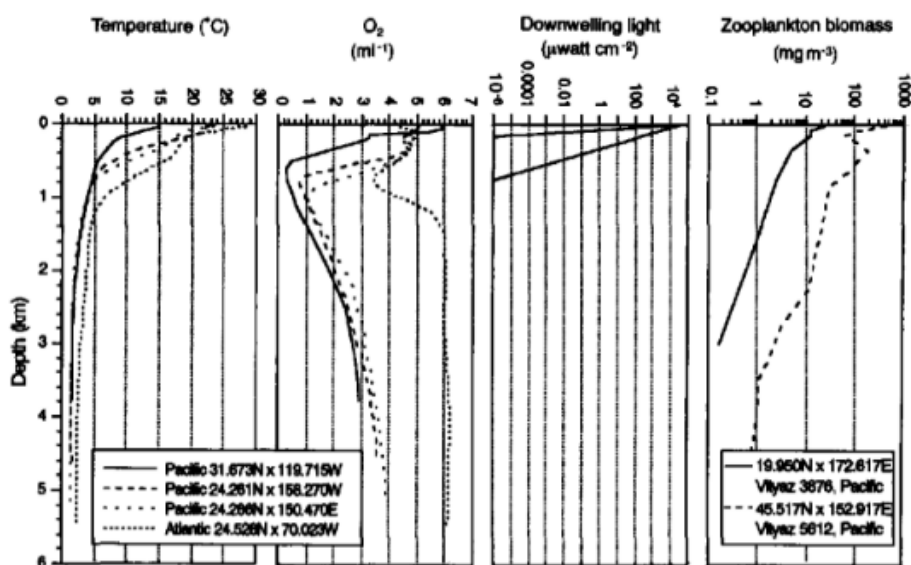


Fig. 1 : De evolutie van temperatuur, zuurstof, licht en biomassa van zoöplankton naargelang diepte, in de Stille en de Atlantische Oceaan (uit Childress, 1995).

2. MORFOLOGISCHE ADAPTATIES

2.1. ZICHT

Het gebrek aan licht is één van de overheersende factoren die het leven van de diepzeevissen zal beïnvloeden. Hiervoor zijn dan ook veel morfologische aanpassingen ontstaan. Het zou onbegonnen werk zijn om deze allemaal in dit beperkte werk op te nemen, laat staan dat er ongetwijfeld nog veel soorten ontdekt zullen worden in deze grote en moeilijk bereikbare wereld. Daarom beperken we ons hier tot een capita selecta van de voornaamste adaptaties.

2.1.1. Grootte van de ogen

De relatieve grootte van het oog, en van zijn onderdelen, zal aangepast zijn aan de hoeveelheid licht én het soort licht die overheerst in de zone waar de vis zich meestal begeeft.

Zoals hoger vermeld is de mesopelagische zone een schemerende zone die zwak verlicht is door enerzijds zonlicht en anderzijds bioluminescentie. Minder licht zou kunnen betekenen dat er minder nood is aan het gezichtsvermogen en dat de ogen dus kleiner zullen zijn. Het tegendeel blijkt echter waar. Om het brede lichtveld op te kunnen vangen zullen de ogen van deze vissen – relatief t.o.v. hun lichaamslengte – groter zijn. Dit uit zich duidelijk in de grote tubulaire ogen (zie verder) van sommige vissen die in het diepe deel van de mesopelagische zone leven (Warrant en Locket, 2003). Ook de pupillen van deze ogen zijn beduidend groter dan deze van oppervlakkig levende vissen, om toch maar zoveel mogelijk licht op te vangen (Marshall, 1979; Land, 1990; Warrant, 2000; Warrant en Locket, 2003; de Busserolles, 2013). In de hersenen ziet men bij diepzeevissen bijgevolg grotere optische lobben (Wagner, 2001).

In de bathypelagische zone zijn er enkel flitsen van bioluminescentie zichtbaar. Hiervoor heeft een diepzeevis nog steeds wijde pupillen nodig om het licht zo veel als mogelijk op te vangen. Ze zijn zelfs relatief gezien groter dan de pupillen van de mesopelagische vissen. De ogen zelf tonen echter een andere trend; zij zullen namelijk veel kleiner zijn. Dit heeft 2 redenen. Eén daarvan is dat er hier in vergelijking met de mesopelagische zone veel minder voedsel beschikbaar is. Dit zal zich uiten in onder meer kleinere organen, zwakkere botten en spieren, en dus ook in kleinere, doch goed werkende ogen. Ten tweede hoeven deze ogen trouwens niet groot te zijn om het licht goed te registreren. De retina, die het licht opvangt, moet uiteindelijk maar zo groot zijn als de 'point-like' lichtbron om een beeld te kunnen vormen. In een wereld waar elke vorm van energiebesparing welkom is, zal de retina zo klein als mogelijk zijn (Warrant, 2000; Warrant en Locket, 2003).

De grootte van de ogen in de bentische zone is afhankelijk van de diepte van de bodem. Dezelfde trend wordt ook hier ongeveer gevolgd; tot 1000 m diepte zullen de ogen relatief groter worden, waarna de gemiddelde ooggrootte weer progressief afneemt. Op heel grote diepten kunnen de ogen zelfs volledig geresesseerd zijn (Warrant en Locket, 2003).

2.1.2. Tubulaire ogen

Deze bijzondere adaptatie wordt enkel gevonden in een beperkt aantal families van vissen die voorkomen in de lagere regionen van de mesopelagische zone. In 1998 waren er 3 zulke families beschreven, in 2003 waren dit er al 11 (Wagner et al., 1998; Warrant en Locket, 2003). Deze ogen zijn niet alleen erg groot, ze hebben ook een zeer specifieke opbouw.

Tubulaire ogen zijn, zoals de naam al suggereert, cilindrisch van vorm. Ze staan dicht bij elkaar ingeplant en kunnen dorsaal of rostraal gericht zijn, afhankelijk van waarheen het dier meestal moet kijken. *Gigantura chuni* is een roofvis die zijn prooi achterna zwemt, dus moet het beeld frontaal gevormd worden (Warrant en Locket, 2003). *Scopelarchus michaelsarsi* (zie Fig. 2A) valt zijn prooi van onder aan, dus staan de ogen naar boven gericht (Collin et al., 1998). Doordat de ogen dicht bij elkaar staan, is er sprake van veel binoculaire overlapping. Dit heeft als voordeel dat dieptezicht mogelijk is, wat handig is voor dergelijke roofvissen. Daarbij zal de gevoeligheid voor bioluminescent licht verhogen, aangezien hetzelfde, zwakke licht door twee ogen wordt opgevangen (Collin et al., 1998; Wagner et al., 1998; Warrant en Locket, 2003). Volgens Wagner et al. (1998) is vooral het dieptezicht van belang, al is daar bij de andere auteurs geen consensus over. De gevoeligheid voor het licht zal bovendien verhoogd worden doordat de ogen groot zijn en grote pupillen hebben (Collin et al., 1998).

Hét nadeel van deze dichte inplanting is wel dat het gezichtsveld erg versmald is (Warrant en Locket, 2003). Om dit gebrek op te vangen zijn een hele reeks evolutionaire adaptaties voorzien, waarvan er hier een aantal worden opgesomd.

Een accessoire retina zorgt ervoor dat het gezichtsveld ver naar lateraal uitgebreid wordt, tot zelfs 70° extra (zie Fig. 2C) (Warrant en Locket, 2003). Het licht dat hierop wordt opgevangen zal echter een onscherp beeld geven, omwille van het feit dat deze retina veel te dicht bij de lens ligt om dit beeld goed te kunnen focussen. Daarbij komt nog dat de staafjes minder talrijk en minder ontwikkeld zijn dan in de normale retina. Dit blijkt desalniettemin voldoende te zijn om voorbijzwemmende objecten op te merken (Collin et al., 1998; Locket, 2000).

Sommige vissen, zoals *Rhynchohyalus natalensis*, bezitten ook een lateraal retinaal diverticulum (Partridge et al., 2014). Met deze uitstulping kan er zowel lateraal als ventraal een breder veld in beeld gebracht worden (Warrant en Locket, 2003). Het licht wordt eerst weerspiegeld op een laag van guaninekristallen, waarna het door een doorzichtig epidermaal venster schijnt. Uiteindelijk wordt het licht op de eigen retina van het diverticulum opgevangen (zie Fig. 2C) (Warrant en Locket, 2003). Collin et al. (1998) beschouwen dit diverticulum als een uitbouw van de accessoire retina, maar dit wordt door de andere auteurs niet bevestigd. Deze structuur kan in extreme gevallen zelfs volledig uitgebouwd zijn tot een apart oog, zoals de ventraal gerichte diverticula van *Bathylchnops exilis*. Ze hebben bij deze diersoort zelfs een eigen lens (Warrant en Locket, 2003; Partridge, 2014).

Ook bij de leden van de familie van de Scopelarchidae is er, uitgaande van de cornea, een extra structuur op te merken. Waar bij sommige diepzeevissen het retinaal diverticulum zit, bevindt zich bij deze vissen een zgn. 'lens pad' (zie Fig. 2B). Licht dat ventraal onder een hoek van 70° met de vis invalt, kan hierdoor nog net op de accessoire retina afgebogen worden. Endotheliale cellen van de

cornea zijn hiertoe omgebouwd tot lamellen, waardoor ze een groter brekingseffect hebben (Locket, 2000; Warrant en Locket, 2003). Net zoals licht dat via de gewone lens op de accessoire retina binnenkomt, zal ook dit geen scherp beeld opleveren. De gebruikelijke 'point-like' bioluminescente signalen worden hierdoor namelijk over een bredere afstand uitprojecteerd dan normaal (Locket, 2000).

Terwijl Wagner et al. (1998) er van uit gingen dat tubulaire ogen onbeweeglijk waren, is er nu toch al minstens één diepzeevis beschreven die zijn ogen wel onafhankelijk kan richten. *Macropinna microstoma* kan zijn ogen dorsaal richten om voedsel te zoeken. Deze vis heeft een kleine mond, dus moet hij zijn ogen rostraal richten om zeker te zijn dat het voedsel wel degelijk in zijn mond terecht komt (Robison en Reisenbichler, 2008).

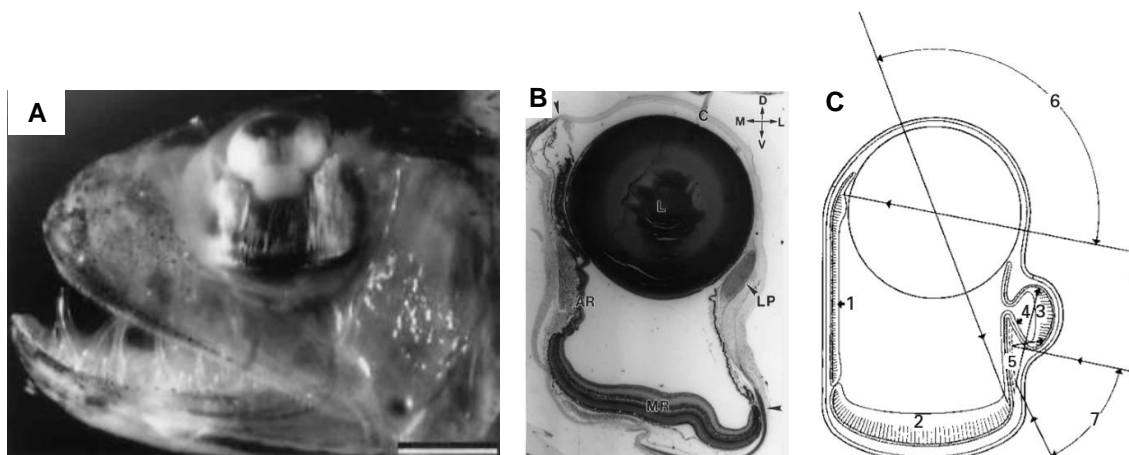


Fig. 2 : **A** en **B** Het tubulaire oog van *Scopelarchus michaelsarsi*. L=lens; C=cornea, de pijlpunten tonen de afgrenzing van de cornea; AR=accessoire retina; MR=hoofdretina; LP=lens pad (uit Collin et al., 1998). **C** Algemeen schematische weergave van een tubulair oog, met hier een retinaal diverticulum i.p.v. een lens pad. 1=accessoire retina; 2=hoofdretina; 3=retina van het retinaal diverticulum; 4=epidermaal venster; 5=laag van guaninekristallen; 6=gezichtsveld verkregen door hoofdretina en accessoire retina; 7= gezichtsveld verkregen door retinaal diverticulum (uit Warrant en Locket, 2003).

2.1.3. Pigmenten

Het zijn vooral de kleuren van de pigmenten in de ogen die aangepast zijn aan het schaarse licht. Om de spectra van alle volgende pigmenten te meten werd gebruik gemaakt van o.a. spectroscopie en chromatografie. Het is wel belangrijk om in het achterhoofd te houden dat deze metingen gedaan werden zonder de hoge druk waar de ogen normaal aan onderhevig zijn. De vraag is dus in hoeverre deze metingen de werkelijkheid weerspiegelen (Partridge et al., 2005).

2.1.3.1. De lens

Bij de mens is de lens volledig doorzichtig, maar er zijn dieren waarvan de lens wel pigment bevat (Douglas en Marshall, 1999). Bij diepzeevissen verwacht men op het eerste gezicht geen pigment, omdat deze dieren al een minimum aan licht ter beschikking hebben en ze elke vermindering van lichtintensiteit wel kunnen missen. Toch zijn er 27 soorten diepzeevissen gevonden die wel pigment in hun lens hadden (Douglas et al., 1995). Bij de meeste had deze een gele schijn (zie Fig. 3). Na chemisch onderzoek bleek dit pigment te bestaan uit mycosporine-achtige aminozuren en tryptofaan-afgeleide

pigmenten, net zoals bij oppervlakkig levende vissen. Bij diepzeevissen bevat de lens echter ook carotenoïde pigmenten (Douglas en Marshall, 1999).

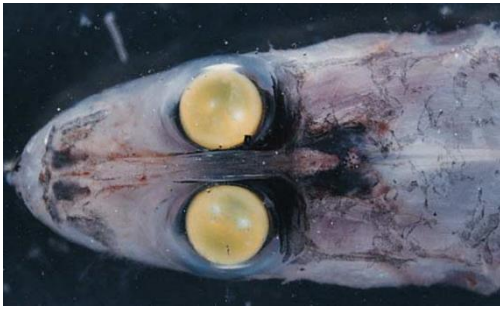


Fig. 3 : De geel gepigmenteerde lens van *Scopelarchus analis* (uit Marshall en Douglas, 1999).

Men vond deze vissen enkel in mesopelagische wateren. Hier kan nog wat UV licht doorschemeren (Frank en Widder, 1996), maar deze straling is zodanig afgezwakt dat het pigment waarschijnlijk niet dient ter bescherming van de retina, zoals bij andere dieren (Douglas en Marshall, 1999). De werkelijke functie ligt in het herkennen van bioluminescentie op deze diepte. Gele pigmenten zullen de kortere golflengtes van het licht eruit filteren. Daar het binnendringende zonlicht voornamelijk een blauw licht geeft op deze dieptes, zal het vooral dit licht zijn dat geabsorbeerd wordt. Bioluminescent licht bevat golflengtes uit het blauwe deel van het spectrum, maar heeft ook langere golflengtes. Daardoor zal het relatief gezien minder afgezwakt worden dan het zonlicht en zal het contrast tussen die twee duidelijker worden (Douglas en Thorpe, 1992).

2.1.3.2. Retinale pigmentlaag

Van de pigmentlaag in de retina wordt uiteraard ook verwacht dat deze zo veel mogelijk licht kan absorberen om de gevoeligheid voor het weinige licht te verhogen. Door de strenge selectieve druk komt de kleur van het pigment overeen met het spectrum van het omgevingslicht. Dit noemt men de sensitiviteitshypothese (Turner et al., 2009). In de praktijk komt dit meestal neer op een blauwe kleur, naar analogie met het blauwe omgevende licht. De golflengte van het pigment zal voor de meerderheid van de vissen tussen 468 en 494 nm liggen (zie Fig. 4); deze bevinding varieert een weinig naargelang de auteur (Douglas en Partridge, 1997; Douglas et al., 1998a). Een recentere, beperkte studie houdt het op 480-492 nm (Turner et al., 2009). Omdat het op grote diepte vooral bioluminescent licht betreft, zijn de golflengtes iets langer dan op hogere niveaus waar meer zonlicht en dus iets kortere golflengtes aanwezig zijn (zie Fig. 4) (Douglas et al., 1998a).

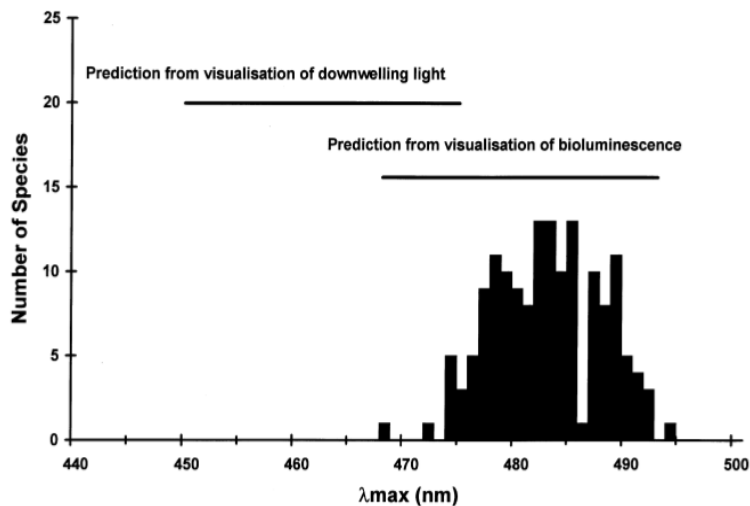


Fig. 4 : Golflengtes van de retinale pigmenten van diepzeevissen met maar 1 pigment (uit Douglas et al., 1998a).

Het voorgaande geldt voor diepzeevissen met maar 1 kleur pigment in de retina. Dit is de meerderheid van de vissen, maar er zijn ook dieren met extra pigmenten beschreven. De drie verwante genera *Malacosteus*, *Pachystomias* en *Aristostomias* uit de familie van de Stomiidae zenden zelf rood bioluminescent licht uit, o.a. om met soortgenoten te kunnen communiceren tijdens de jacht (zie Fig. 5) (Herring en Cope, 2005). Dit licht moet gezien kunnen worden door die soortgenoten, wat niet evident is voor aan de blauwe omgeving geadapteerde vissen. Daarom zijn er in de retina pigmenten met een langere golflengte aanwezig. Zo heeft *Aristostomias tittmanni* 3 pigmenten met golflengtes van respectievelijk 531, 548 en 588 nm (Douglas et al., 1998b). Dit komt niet volledig overeen met de golflengte van het rode bioluminescente licht, dat zo'n 700 nm lang is, maar blijkt toch voldoende te zijn voor *Aristostomias tittmanni* om als enige soort dit licht op te merken (Douglas et al., 1998a).

Meer recent is er onderzoek gedaan naar de retina van *Myctophum nitidulum*, een prooi van de Stomiidae (Hasegawa et al., 2008). Deze retina bevat 2 soorten pigment. Er is een pigment met een golflengte van 468 nm, wat binnen de normen ligt. Het andere pigment heeft een golflengte van 522 nm. Dit komt al in de buurt van de pigmenten van de Stomiidae, en zou dan ook een voordeel kunnen opleveren in een vroegere detectie van zijn roofdier.

Meerdere pigmenten hebben dus als doel om bioluminescentie te zien, maar dit zou ook kunnen zorgen voor het onderscheiden van kleuren. Hier is echter veel discussie over, aangezien dit moeilijk te onderzoeken is (Douglas en Partridge, 1997; Douglas et al., 1998a; Wagner et al., 1998).

2.1.3.3. Tapetum lucidum

Het tapetum lucidum, de pigmentrijke laag onder de fotoreceptoren, zorgt voor reflectie van het licht dat door de fotoreceptoren niet wordt geabsorbeerd. Deze laag kan zich ofwel in de choroidea, ofwel nog net in de retina bevinden (Nicol, 1989). Uitzonderingen bestaan, maar als algemene regel geldt dat het

choroïdale type meestal voorkomt bij kraakbeenvissen en het retinale type bij beenvissen (Douglas et al., 1998a).

De reflectie van het inkomende licht door de pigmenten zorgt er voor dat de fotoreceptoren in de retina tweemaal worden gestimuleerd. Dit geeft een verhoogde sensitiviteit voor het zwakke omgevingslicht (Douglas et al., 1998a). Niet voor niets gaat een dergelijk tapetum vaak samen met andere adaptaties als grote ogen en grote pupillen (Marshall, 1979). Muntz (1990) toonde aan dat deze verhoogde gevoeligheid eerder door een lagere ruis komt dan door een verhoogde fotondetectie.

De kleuren van de pigmenten zijn uiteraard ook aangepast aan de overheersende golflengtes van het lichtmilieu. In de diepzee is dit vooral blauw licht (en ook wel wat UV licht), en dus zullen veel diepzeevissen een blauwachtig tapetum bezitten. Ook witte en zilveren tapeta zijn niet ongewoon, daar zij het grootste deel van het spectrum reflecteren (Douglas et al., 1998a).

Douglas et al. (1998a) beschrijven nog een aantal specifieke adaptaties. Zo vindt men bij *Notoscopelus resplendens* een heel bijzonder tapetum. Deze vis leeft op mesopelagische dieptes waar nog zonlicht doordringt, en waar het een blauw ventraal deel van zijn tapetum voor heeft. Het dorsaal deel van zijn tapetum heeft echter een violette kleur, omwille van de UV rijke stralen afkomstig uit de diepte. Ook *Malacosteus niger* heeft een bijzonder tapetum. Deze zal rood zijn, om het rode licht dat hij en zijn soortgenoten produceren te kunnen zien (zie Fig. 5) (Turner et al., 2009). Deze eigenschap zal verder besproken worden in het hoofdstuk over bioluminescentie.



Fig. 5 : Het rood gepigmenteerde tapetum lucidum (T) van *Malacosteus niger* is duidelijk te zien achter de lens (L). De grote sub-orbitale fotofoor (R) zendt rood bioluminescent licht uit en de kleinere post-orbitale fotofoor (B) zendt blauw bioluminescent licht uit (uit Douglas et al., 1998a).

2.1.4. De retina

Naast de pigmenten in de retina, zijn ook de fotoreceptoren zelf aangepast aan het leven op grote diepte. Er valt veel te vertellen over neurologische en moleculaire adaptaties, maar we beperken ons hier tot enkele microscopisch zichtbare eigenschappen van de fotoreceptorlaag.

In tegenstelling tot oppervlakkig levende vissen hebben de meeste diepzeevissen geen kegeltjes in de retina (Fröhlich et al., 1994; Wagner et al., 1998; Hirt en Wagner, 2005). Er zijn dan enkel staafjes te vinden, aangezien deze cellen gevoelig zijn voor lichtintensiteit. Uitzonderingen op deze regel bestaan, zoals *Scopelarchus analis*, die ook aparte zones met staafjes en kegeltjes in zijn retina heeft (Pointer et al., 2007).

De fotoreceptorlaag zelf is ook dikker dan normaal om de sensitiviteit te verhogen (Warrant en Locket, 2003). Dit kan op 2 manieren gebeuren (zie Fig. 6). Enerzijds kan het dat de staafjes erg lang zijn, tot 80 μm (Fröhlich et al., 1994). Later werden lengtes van meer dan 100 μm beschreven (Wagner et al., 1998; Hirt en Wagner, 2005). Anderzijds is het ook mogelijk dat de staafjes korter zijn, zo'n 30 μm , maar dat deze meerdere lagen vormen. De uiteindelijke dikte van de fotoreceptorlaag ligt meestal tussen 100 en 200 μm (Hirt en Wagner, 2005), afhankelijk van het aantal lagen. De kampioen is *Bajacalifornia megalops*. Met 28 lagen staafjes meet zijn fotoreceptorlaag om en bij de 750 μm (Wagner et al., 1998; Warrant en Locket, 2003).

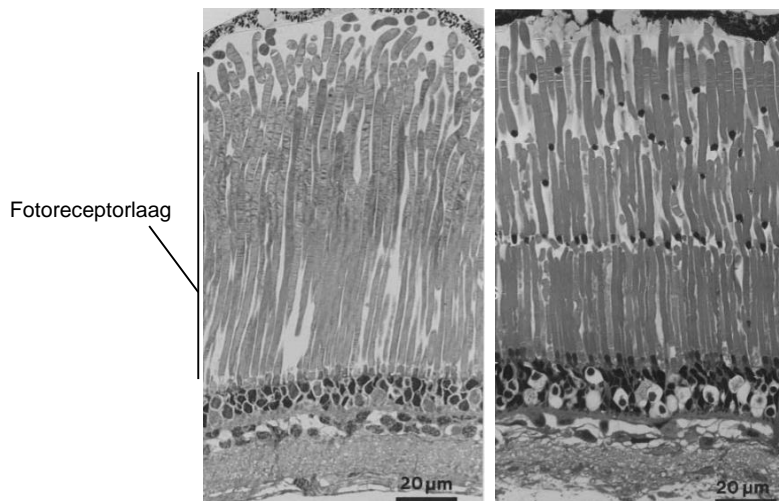


Fig. 6 : *Xenodermichthys copei* (links) heeft lange staafjes, in 1 rij gegroepeerd. *Notacanthus chemnitzii* (rechts) heeft korte staafjes, die in 3 rijen liggen (uit Wagner et al., 1998).

2.2. BIOLUMINESCENTIE

Nauw aansluitend bij de bespreking over het gezichtsvermogen van de diepzeevissen, komt hier de mogelijkheid om zelf licht te produceren ter sprake. Er zijn slechts enkele landdieren die dit kunnen - denk bijvoorbeeld aan vuurvliegjes - maar in de diepzee is dit de regel. Op 600 m diepte heeft zo'n 70% van de vissen deze eigenschap (Altun et al., 2008).

2.2.1. Productie van bioluminescent licht

Een chemische reactie is verantwoordelijk voor het uitzenden van bioluminescent licht. Het betreft een reactie tussen het pigment luciferine (substraat) en luciferase (enzyme) (Widder, 2001; Altun et al., 2008). Ook van belang is de aanwezigheid van zuurstof, calcium, magnesium en ATP. In tegenstelling tot fluorescentie en fosforescentie is er hier dus wel nood aan een endogene energiebron (Altun et al., 2008).

De vis kan via luminescent weefsel zelf licht produceren, maar soms zijn het symbionte bacteriën die hiervoor zorgen (Messenger en Case, 1990; Widder, 2001; Altun et al., 2008; Widder, 2010). Het soort luciferine varieert sterk naargelang de soort vis of bacterie. Dat er ook nog eens verschillende activatiewegen bestaan, wijst op een convergente evolutie en dus op het grote evolutionaire belang van deze eigenschap (Widder, 2001). Het is belangrijk om nog eens te wijzen op het feit dat het meeste bioluminescente licht blauw van kleur is. Enkele species, zoals *Malacosteus niger* (zie Fig. 5), produceren rood licht (Messenger en Case, 1990; Douglas et al., 1998a; Douglas et al., 1998b; Herring en Cope, 2005).

De plaats op het lichaam vanwaar het licht uitgezonden wordt, hangt af van waarvoor dit licht dient. Fotocyten – de cellen die gespecialiseerd zijn in het produceren van licht – vormen samen de fotoforen (Altun et al., 2008). Deze kunnen sub-orbitaal, ventraal, caudaal, of zelfs op een aparte dorsale vin (zie verder) gelokaliseerd zijn (Messenger en Case, 1990). Recent zijn er zelfs species, *Lestrolepis spp.*, gevonden waarvan het lever –en pancreasweefsel luminescent is (Ghedotti et al., 2014).

2.2.2. Functies

Bioluminescentie is een wijdverspreid fenomeen in de diepzee, dus voorbeelden zijn legio. Daarom worden ze hier ietwat artificieel ingedeeld in drie categorieën en worden aan de hand hiervan enkele voorbeelden besproken. Er moet echter rekening mee gehouden worden dat het gebruik van bioluminescent licht vaak niet in situ is geobserveerd, maar onder laboratoriumomstandigheden is onderzocht door morfologische en fysiologische testen (Widder, 2010). De beschreven functies zouden dus kunnen verschillen van hun werkelijke functie. Veel vissen hebben zelfs op meerdere lichaamsdelen luminescent weefsel, en kunnen deze dan ook op verschillende manieren gebruiken.

2.2.2.1. Ontsnappen aan een predator

De diepzee is een grote open ruimte waar weinig mogelijkheden tot schuilen zijn, en het gevaar kan dus uit alle richtingen komen. Met bioluminescent licht kunnen diepzeevissen dit gevaar enigszins proberen te counteren. Dit is volgens sommigen dan ook de voornaamste functie van bioluminescentie (Widder, 2010). Het kan zich op verschillende manieren uiten.

Zo kan een predator afgeschrikt of afgeleid worden door de intense lichtsignalen, eventueel in combinatie met sterke zwembewegingen (Messenger en Case, 1990; Widder, 2001; Widder, 2010). Ook zijn er diepzeevissen beschreven die hun bioluminescent materiaal uitscheiden en zo hun aanvaller in een waas achterlaten. *Himantolophus sagamius*, een zeeduivel, werd als één van de weinige vissen ook werkelijk geobserveerd terwijl hij dit deed (Munk, 1999).

Bioluminescentie kan door vissen ook gebruikt worden om zichzelf te camoufleren. Een tactiek die door verschillende soorten wordt gebruikt is de tegenbelichting. Predatoren die hun prooi boven zich zoeken, kunnen de donkere silhouetten van die prooi zien; die contrasteren namelijk met het doorgedrongen zonlicht (Warrant en Locket, 2003). Sommige diepzeevissen zijn in staat om met hun ventrale fotofoeren dit blauwe licht te imiteren, om zo dit contrast te verminderen. Diepzeebijlvissen, zoals *Argyrolepecus spp.* (zie Fig. 7), zijn hier erg goed in. Dankzij enkele fotofoeren die in zijn opwaarts gerichte ogen schijnen, kan deze vis te allen tijde de intensiteit van zijn bioluminescente licht zelf aanpassen aan de intensiteit van het zonlicht (Herring, 2000a; Widder, 2001; Warrant en Locket, 2003). Echter, na onderzoek d.m.v. elektrische stimulatie van deze fotofoeren werden felle lichtflitsen waargenomen, dus deze zouden ook kunnen dienen ter afschrikking van predatoren (Messenger en Case, 1990).



Fig. 7 : *Argyrolepecus affinis* (links), een diepzeebijlvijvis met ventrale fotofoeren (rechts) om het contrast met het zonlicht te verminderen (uit Widder, 2001).

2.2.2.2. Op zoek naar voedsel

De omgekeerde beweging kan uiteraard ook gemaakt worden, door voedsel te zoeken met behulp van dit licht. Dit kan door simpelweg de omgeving te verlichten, of door prooi te lokken.

Leden van de Stomiidae, zoals *Malacosteus niger* (zie Fig. 5), hebben een post-orbitale of pre-orbitale fotofoer die blauw licht uitzendt, net zoals vele vissen uit andere families. Hiermee kan tot zo'n 10 m rondom verlicht worden; deze waarde varieert wat van auteur tot auteur (Messenger en Case, 1990; Herring, 2000b). In de diepzee zou deze perimeter moeten volstaan om een prooi te vinden, maar dit is echter geen garantie op succes. Blauw licht reflecteert namelijk slecht op de veelal donkere lichaamsoppervlakken van andere dieren. Daarvoor hebben de Stomiidae dan ook een extra adaptatie

ontwikkeld. Zij bezitten net onder het oog een grote fotofoor die rood licht uitzendt, met een golflengte rond 700 nm. Dit licht wordt wel beter gereflecteerd (Messenger en Case, 1990; Douglas et al., 1998a; Douglas et al., 1998b; Herring en Cope, 2005). Daardoor kunnen zij hun prooien, die meestal niet aangepast zijn om rood licht te zien, spotten vooraleer ze zelf opgemerkt worden (Messenger en Case, 1990).

Een lichtbron in een voor de rest schijnbaar lege wereld is voor veel dieren een interessant gegeven. Zij voelen zich dan ook vaak tot bioluminescent licht aangetrokken, iets waar een aantal roofdieren gretig gebruik van maakt. Zo is *Isistius brasiliensis*, een diepzeehaai, ventraal volledig bedekt met fotoforen, uitgezonderd één kleine pigmentrijke strook net achter de bek. Denkend dat ze hiermee een kleine prooi hebben gevonden, zullen de aanvallers zelf opgegeten worden door deze haai. Het is hier dus de niet-bioluminescente zone die als lokaas dient (Widder, 1998).

In het kader van een echt bioluminescent lokaas verdienen de zeeduivels hier zeker een eigen alinea. Het illicium, i.e. de dorsale cephale vin, is bij vrouwelijke zeeduivels (enkele species uitgezonderd) sterk uitgebouwd. Zodoende vormt er zich een soort hengel, die ook beweeglijk is. De vorm en lengte kunnen tussen de verschillende species enorm variëren (Munk, 1999; Shimazaki en Nakaya, 2004). Aan het uiteinde hiervan bevindt zich de fotofoor, ook wel esca genoemd (zie Fig. 8). Hierin bevinden zich symbionte bacteriën die onder impuls van de vis licht zullen produceren. Volgens Marshall (1979) worden deze nerveus en vasculair gestuurd, al acht Munk (1999) dit niet bewezen. Eenmaal in de buurt van dit licht, en dus vlakbij de grote muil, is er voor kleine prooidieren geen ontsnappen meer aan.



Fig. 8 : De bioluminescente esca van *Oneirodes* spp. lokt nietsvermoedende prooien naar zijn muil (uit Widder, 2001).

2.2.2.3. Op zoek naar een partner

Communicatie met behulp van lichtsignalen dient ook om een geschikte partner te vinden. Hiervoor dient er een duidelijk seksueel dimorfisme te bestaan, om zeker geen energie te verspillen aan een soortgenoot van hetzelfde geslacht. Zo is al vermeld dat enkel vrouwelijke zeeduivels een esca hebben, al vertoont het basaal been waarmee het mannetje vasthaakt aan het vrouwtje (zie Voortplanting) hier een grote evolutionaire gelijkenis mee (Munk, 1999; Pietsch, 2005; Herring, 2007). Bij lantaarnvissen zijn de caudale fotoforen over het algemeen dan weer meer uitgesproken bij mannelijke dieren. Ook bij de Stomiidae zal de post-orbitale of pre-orbitale fotofoor kleiner zijn bij de vrouwelijke leden (Herring, 2007).

2.3. METABOLISME EN VOORTBEWEGING

De diepzee is een milieu vol beperkingen, dit werd eerder al besproken. Dat er hier toch een grote diversiteit aan vissen bestaat, wijst op een sterk adaptieve levenswijze van deze dieren. De dagdagelijkse activiteiten, zoals de zoektocht naar voedsel, vereisen dan ook een sterk gewijzigd basaal metabolisme. Hiermee samengaan zal de bewegingsactiviteit van diepzeevissen verschillen ten opzichte van dat van oppervlakkig levende vissen. Bijgevolg worden hier zowel morfologische als functionele adaptaties besproken.

2.3.1. Algemeen

Hoewel er zeker uitzonderingen bestaan, is de algemene regel dat het basaal metabolisme van een vis zal dalen naarmate het op een grotere diepte leeft. Dit werd, mits de nodige nuances, bevestigd door verschillende bronnen (Childress, 1995; Bailey et al., 2002; Bailey et al., 2003; Drazen en Seibel, 2007; Seibel en Drazen, 2007; Drazen et al., 2011). Hoe groot het verschil is tussen diepzeevissen en oppervlakkig levende vissen varieert echter wel naargelang de auteur. In de diepzee ligt het basaal metabolisme 15 (Childress, 1995) tot zelfs 200 (Seibel en Drazen, 2007) maal lager.

Het meten van het basaal metabolisme is dan ook geen gemakkelijke opdracht. Bij het opvissen zullen door de grote temperatuur- en drukveranderingen maar weinig diepzeevissen levend het oppervlak bereiken (zie verder) (Bailey et al., 2002; Drazen en Seibel, 2007). Wat men wel kan meten is de activiteit van verschillende enzymen, zoals citraat synthase, pyruvaat kinase, malaat dehydrogenase en lactaat dehydrogenase. Deze zijn sterk gecorreleerd met het basaal metabolisme (Childress, 1995; Drazen et al., 2011). Ook in situ metingen zijn mogelijk. Hiervoor kan een, al dan niet bemande, diepzeeduikboot met behulp van een respirometer op grote diepte het zuurstofverbruik meten van vissen die daartoe in een aparte kamer worden gevangen (Bailey et al., 2002). Videobeelden, ten slotte, kunnen hier bij helpen. Hoe actief men een vis ziet zwemmen kan wel een indicatie geven over het basaal metabolisme, maar deze vissen worden aangetrokken door een lokaas en gaan hierdoor actiever zwemmen, wat op zich al tot een foute interpretatie kan leiden over hun ware basaal metabolisme (Drazen en Seibel, 2007).

2.3.2. Hypothesen

Door de jaren heen zijn er heel wat mogelijke redenen vooropgesteld waarom het basaal metabolisme daalt met de diepte. Deze worden hier kort besproken.

De temperatuur van het water zal zeker een invloed hebben. Het is algemeen bekend dat biochemische processen trager verlopen bij een lagere temperatuur. Echter, de temperatuur alleen kan niet de sterke daling van het metabolisme verklaren. Hetzelfde geldt voor de regel over de metabole grootte van een dier, die stelt dat grotere dieren een relatief trager metabolisme hebben (Childress, 1995; Drazen en Seibel, 2007; Seibel en Drazen, 2007).

Er bestaan ook andere hypothesen, die in de literatuur echter sterk betwijfeld worden. Zo zou de hoge hydrostatische druk kunnen zorgen voor een minder efficiënte enzymwerking, maar dit wordt simpelweg opgelost door meer enzymen aan te maken. Ook de beperkte hoeveelheid voedsel is intuïtief een mogelijke verklaring. Men ziet inderdaad minder vet in karkassen van dieren uit minder voedselrijke gebieden, maar het eiwitgehalte – en dus de spiercapaciteit – is praktisch gelijk. Voedsel op zich vormt dus geen beperking voor het basaal metabolisme (Childress, 1995; Bailey et al., 2003; Drazen en Seibel, 2007; Seibel en Drazen, 2007).

De gedachtegang die nu de meeste aanhang vindt, heeft te maken met de interactie tussen prooi en predator bij beperkt licht. De 'visuele interactie hypothese' stelt namelijk dat door de verminderde zichtbaarheid er ook een verkorte afstand is waarop een predator zijn prooi kan zien en aanvallen. Er is minder nood aan een grote zwemcapaciteit en hierdoor is er een zogenaamde 'relaxatie van de selectie' (i.e. de term die in de literatuur gebruikt wordt voor de verminderde selectiedruk). Dit resulteert in een verlaging van de spiermassa en dus ook van het basaal metabolisme. Deze hypothese wordt ondersteund door het feit dat een verlaagd basaal metabolisme enkel voorkomt bij vissen die ook werkelijk kunnen zien, en dat deze trend zich vooral voordoet tot een diepte van zo'n 800 m, wat zowat de grens is van het zichtbare licht (Denton, 1990; Childress, 1995; Bailey et al., 2003; Drazen en Seibel, 2007; Seibel en Drazen, 2007).

Ten slotte kan ook de levenswijze van het dier een invloed hebben. *Melanocetus johnsoni* is een bathypelagische vissoort die zo geruisloos mogelijk rondzwemt en zijn prooien lokt met een esca. Zo'n levensstijl vereist vanzelfsprekend minder energie (Cowles en Childress, 1995).

2.3.3. Minimale zuurstoflaag

Een mogelijke reden voor het verlaagde basaal metabolisme die nog niet werd toegelicht, verdient hier een extra woordje uitleg.

De hoeveelheid opgeloste zuurstof varieert naargelang diepte. Het is echter niet op de bodem dat de laagste zuurstofdruk heerst, maar in de minimale zuurstoflaag. Deze zone vindt men in de meeste diepzeewateren, en dit op een diepte tussen zo'n 300 m en 1000 m, naargelang de bron (Childress, 1995; Childress en Seibel, 1998). Hier is de zuurstofconcentratie gezakt tot minder dan 5% en soms zelfs tot minder dan 2%, en toch kunnen hier nog vissen leven (Childress en Seibel, 1998). Deze zone ontstaat door het evenwicht tussen enerzijds het relatief hoge verbruik van zuurstof en de relatief lage aanvoer ervan. In de oppervlakkige wateren wordt er vanzelfsprekend relatief meer vers zuurstof aangevoerd, terwijl er op grotere dieptes door de lage biomassa relatief minder verbruikt wordt. Deze zones blijven vrij constant over de jaren heen (Childress, 1995; Childress en Seibel, 1998; Drazen en Seibel, 2007; Seibel en Drazen, 2007).

Vissen die op deze diepte leven, hebben dan ook heel wat adaptaties die helpen bij het ondersteunen van het zuurstofmetabolisme. Tot op een zuurstofniveau van 0,15 ml/l slagen deze vissen er blijkbaar in om nog steeds gebruik te maken van hun aeroob metabolisme, weliswaar met de nodige hulp van hun anaeroob metabolisme als er extra inspanningen geleverd dienen te worden (Childress en Seibel,

1998). Zo hebben de kieuwen een groter oppervlak en worden ze sterker bevoeid door bloed én door water. De bloed-waterbarrière is ook dunner in vergelijking met vissen uit zuurstofrijkere gebieden. De transportcapaciteit van zuurstof in het bloed is vaak hoger. *Sebastes alascanus* heeft bijvoorbeeld hemoglobine met een verhoogde bindingscapaciteit (Childress, 1995; Childress en Seibel, 1998; Drazen en Seibel, 2007; Seibel en Drazen, 2007).

Een verklaring voor een verlaagd basaal metabolisme is deze zuurstofbeperking evenwel niet. Op grotere diepte dan de minimale zuurstoflaag zal het zuurstofgehalte terug hoger liggen, maar het basaal metabolisme kan daarentegen wel nog wat verder dalen (Childress, 1995; Childress en Sabel, 1998).

2.3.4. Lichaam en beweging

Marshall (1979) had al gezien dat de vissen op grote diepte over het algemeen tragere zwemmers zijn, met waterachtige spieren en een zwak axiaal skelet. Zowel de biochemische samenstelling als de vorm van het lichaam variëren in functie van de diepte, en deze zijn gerelateerd aan de bewegingscapaciteit van de vissen.

De algemene stelregel is dat, met stijgende diepte, het lichaam van de vissen meer water bevat. Hiermee gepaard is er een daling van proteïnen, lipiden, en as (i.e. het skelet) (Childress en Nygaard, 1973; Bailey et al., 2002; Seibel en Drazen, 2007). De calorische waarde van het karkas daalt dan ook mee. Doordat er minder energetische waarde per kg gewichtsaanzet nodig is, werd vooropgesteld dat dieper levende vissen hierdoor groter kunnen worden, wat in de geraadpleegde literatuur echter nergens bevestigd wordt (Childress en Nygaard, 1973).

De hoeveelheid proteïnen in het lichaam is gecorreleerd aan de spieractiviteit. Vissen die zich voortbewegen door middel van vooral spieractiviteit, zoals oppervlakkiger levende vissen, zullen dus hogere eiwitwaarden hebben bij chemische analyse van het karkas. Dieper levende vissen hebben gemiddeld 59% minder proteïnen in hun witte skeletspieren, wat dus zeker zijn weerslag moet hebben op de locomotorische capaciteit (Yancey et al., 1992; Bailey et al., 2003). Om dit op te lossen zijn andere strategieën ontwikkeld, zoals het gebruik van een zwemblaas (zie verder). De daling in eiwitgehalte wordt op twee manieren bereikt. Enerzijds is er een sterke reductie in metabole enzymen, en anderzijds is de densiteit van proteïnen in de spieren verlaagd. De hoeveelheid actine en myosine is echter wel vergelijkbaar met oppervlakkig levende verwante species (Yancey et al., 1992), al kunnen er wel substituties van aminozuren gebeurd zijn onder invloed van de hoge hydrostatische druk (Morita, 2010). In de hartspier en, in mindere mate, in de kaakspieren zal de eiwitdensiteit niet verlaagd zijn, aangezien deze spieren wel constant dienen te werken (Yancey et al., 1992).

Ook de vorm van het lichaam van de diepzeevissen is over het algemeen anders. Daar waar genoeg licht is om de prooi te kunnen zien, zullen predatoren eerder gestroomlijnde lichamen hebben om snel te kunnen zwemmen. Op grotere diepten is dit van minder belang en zullen zowel ronde als slangachtige lichaamsvormen overheersen (Seibel en Drazen, 2007).

2.3.5. Zwemblaas

Eén van de manieren waarop een diepzeevis zijn soortelijk gewicht kan regelen, en dus zijn drijfvermogen, is door middel van een zwemblaas. Deze zakvormige abdominale structuur komt bij zowat de helft van de beenvissen voor (Smith en Croll, 2011) en is, naargelang de auteur, verantwoordelijk voor 1 tot 5% van het totale volume van de vis (zie Fig. 9) (Parker et al., 2006; Stewart en Hughes, 2014). Door de hoeveelheid gas in de zwemblaas te regelen, is er minder nood aan zwembewegingen om zich verticaal te verplaatsen. Dit maakt deze methode erg energie-efficiënt (Strand et al., 2005; Parker et al., 2006; Smith en Croll, 2011; Stewart en Hughes, 2014).

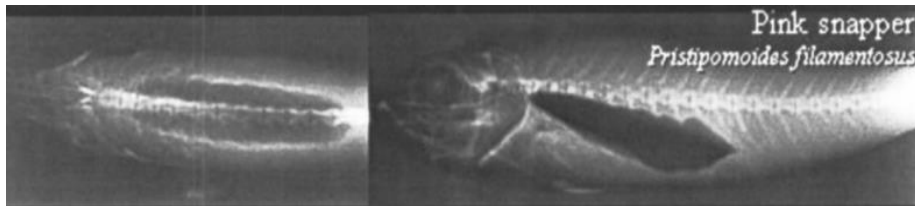


Fig. 9 : Dorsale (links) en laterale (rechts) RX-opname van *Pristipomoides filamentosus*, een snapper uit de Stille Oceaan. De zwemblaas is de donkere structuur achter de kop en onder de ruggengraat (uit Benoit-Bird et al., 2003).

Het gas kan de zwemblaas op twee manieren bereiken. Bij de zogenaamde physostomen is er een verbinding tussen de zwemblaas en de oesofagus. Aan het wateroppervlak kan lucht binnengehapt worden. In de diepzee vindt men echter enkel physoclisten. Eenmaal adult zullen deze vissen een zwemblaas hebben die afgesloten is van de oesofagus (Stewart en Hughes, 2014). Gas wordt bij deze dieren via een gasklier in de zwemblaas uitgescheiden. Deze klier bestaat uit een netwerk van capillairen (het 'rete mirabile') die er via een counter-currentsysteem in slagen om de partiële gasdrukken in het bloed zodanig te doen stijgen dat deze gassen spontaan vrijkomen in de zwemblaas (Strand et al., 2005; Parker et al., 2006; Stewart en Hughes, 2014). Deze gassen bestaan voor zo'n 90% uit zuurstof (Phleger en Holtz, 1973). De omgekeerde beweging, namelijk de resorptie van deze gassen, gebeurt in de resorptiekamer. Deze ronde uitholling bevindt zich caudodorsaal in de zwemblaas en wordt ook ovaal lichaam genoemd. De heropname gebeurt door passieve diffusie (Strand et al., 2005; Parker et al., 2006; Stewart en Hughes, 2014). De zwemblaas wordt autonoom geïnnerveerd, maar dit is een complex proces en er dient hier dan ook nog veel onderzoek naar te gebeuren (Smith en Croll, 2011).

Een stijging van de hoeveelheid gas in de zwemblaas heeft als evident gevolg dat de vis richting wateroppervlak zal bewegen tot een neutraal drijfvermogen wordt bereikt. Voor een daling van de gasinhoud geldt het omgekeerde. Daar er veel morfologische variatie is tussen verschillende vissoorten wat betreft hun zwemblaas, kan men nagaan op welke diepte de betreffende soort het meest voorkomt, wat handig kan zijn voor de visserij (Benoit-Bird et al., 2003; Smith en Croll, 2011; Stewart en Hughes, 2014).

Het voordeel van een zwemblaas, de energiebesparing, wordt in de natuurlijke selectie echter afgeremd doordat er een grote kans bestaat op barotrauma als de vis te snel stijgt. In dit geval zwelt de zwemblaas te snel op doordat het overtollige gas niet snel genoeg afgevoerd kan worden. Dit leidt tot opzwellen van de vis en ruptuur van de zwemblaas (Strand et al., 2005; Parker et al., 2006; Smith en Croll, 2011; Stewart en Hughes, 2014). Mogelijke secundaire effecten zijn compressie van andere organen, eversie van de maag en exophthalmie (Parker et al., 2006). Dit is dan ook één van de redenen waarom er zo weinig levende diepzeevissen worden bovengehaald, en functioneel onderzoek bemoeilijkt wordt (Stewart en Hughes, 2014).

2.4. VOORTPLANTING

In de diepzee bestaat er een bijzondere vorm van voortplanting, die tot op heden enkel hier werd geobserveerd. Het betreft een extreem geval van seksueel dimorfisme en tegelijkertijd seksueel parasitisme, die enkel voorkomt in de suborde der Ceratioidei, i.e. de diepzeehengelvissen. Zij leven op meer dan 300 m diepte (Pietsch, 2005). De energie die in de voortplanting wordt geïnvesteerd, wordt op die manier maximaal benut.

De mannetjes en vrouwtjes van de Ceratioidei verschillen op meerdere vlakken. Vooraleerst valt het enorme grootteverschil op. Een vrouwelijke *Ceratias holboelli* kan tot 60 keer zo lang worden als het mannetje (Pietsch, 2005). Daarnaast heeft het mannetje, zoals eerder vermeld, geen bioluminescent orgaan. De ogen en het reukorgaan zijn daarentegen wel goed ontwikkeld bij deze laatste (Pietsch, 2005).

Dit uitgesproken dimorfisme dient uiteraard ook een doel. De vrouwtjesdieren zouden een soort van feromoon uitscheiden, die dan gedetecteerd kan worden door het goed ontwikkelde reukorgaan van de mannetjes. Samen met de visuele stimuli afkomstig van de esca, kan het traag zwemmende vrouwtje snel opgespoord worden (Pietsch, 2005). Het snel en efficiënt vinden van een partner kan erg handig zijn in een wereld waar niet alleen voedsel maar ook soortgenoten schaars zijn.

Als er dan eenmaal contact is, gebeurt er iets bijzonder. Het mannetje zal zich, geholpen door het basaal been, vastgrijpen met zijn zogenaamde 'denticles'. Dit zijn de rostrale delen van zijn boven-en onderkaak die geossificeerd zijn nadat eerst de normale tanden uitgevallen waren (Munk, 2000; Pietsch, 2005). Na vasthechten zullen de boven-en onderkaak verder uitgroeien en gaan versmelten met de huid van het vrouwtje (zie Fig. 10). Ook de ogen en het reukorgaan van het mannetje zullen, nu die toch geen nut meer hebben, degenereren. De gonaden daarentegen gaan wel, en ook pas dan, goed ontwikkelen. Het mannetje is enkel nog nuttig voor de productie van sperma (Pietsch, 2005).

Men kan nu spreken van een geparasiteerd vrouwtje. Er ontstaat een verbinding tussen de bloedvaten van het mannetje en van het vrouwtje, waardoor het mannetje nu volledig afhankelijk is van zijn gastvrouw voor de voorziening van nutriënten en de afvoer van afvalstoffen. Deze verbinding is definitief, en het mannetje zal dan ook samen met zijn gastvrouw sterven (Munk, 2000; Pietsch, 2005). Althans, dat wordt verondersteld, want echte bewijzen zijn enkel nog maar histologisch gevonden, en slechts in twee individuen. Voor de aanvoer van zuurstof kan het mannetje wel nog zelf zorgen (Munk, 2000). Meestal is er slechts één mannetje vastgehecht, maar bij sommige soorten kunnen dit er wel acht zijn (Pietsch, 2005).

Men heeft dit fenomeen nog maar bij 6 van de 11 families uit deze suborde kunnen beschrijven (Vieira et al., 2013). In het verleden werd er van uit gegaan dat, net omdat er zo weinig werkelijk gepaarde vissen opgehaald werden, er niet in elke familie puur seksueel parasitisme kon optreden. Tijdelijk parasitisme, facultatief parasitisme, of gewoonweg geen vasthechting werden vooropgesteld als alternatieve hypothesen (Pietsch, 2005; Pietsch en Orr, 2007; Vieira et al., 2013). Door een recente vondst van parasitisme in een soort waar men dit niet verwachtte, heeft men nu de volgende gedachtegang voorgesteld. Seksueel parasitisme zou in elke species van de Ceratioidei kunnen, maar

definitieve versmelting kan pas als minstens één van beide, op het moment van contact, nog niet klaar zou zijn om zich voort te planten. Daardoor moeten ze wel afwachten terwijl ze nog aan elkaar vasthangen, en is de kans op versmelten groter. Zijn ze echter meteen beide bereid tot voortplanting, zal het mannetje zich na de daad weer kunnen losmaken en op zoek gaan naar een nieuwe partner (Vieira et al., 2013).

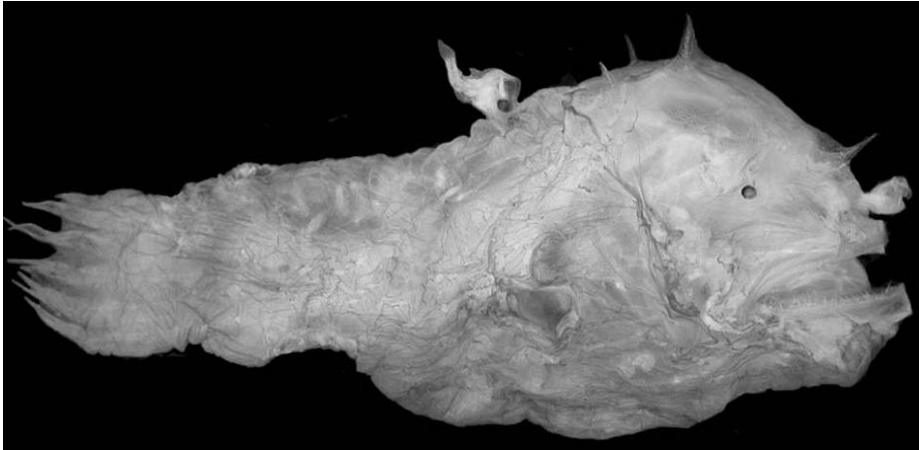


Fig. 10 : Een vrouwelijke *Photocorynus spiniceps*, met dorsaal een vastgehecht mannetje (uit Pietsch, 2005).

BESPREKING

Niet alleen vissen hebben het moeilijk in de diepzee, ook wetenschappers ondervinden vaak problemen om correct onderzoek te voeren. Vaak zijn de conclusies van deze onderzoeken gebaseerd op een enkele waarneming of met behulp van alleen histologische methoden.

Een groot probleem is het vinden en bovenhalen van vissen. Afdalen tot grote diepten is technisch moeilijk, en gevaarlijk bij bemande diepzeeduikboten. De kostprijs is dan ook navenant. Zelfs als je eenmaal op de juiste diepte bent geraakt, is het niet eenvoudig om genoeg vissen te vinden voor representatief onderzoek. Als er dan toch voldoende vissen gevangen kunnen worden, moeten ze nog bovengedaald worden. Echter, door de enorme druk- en temperatuurverschillen tussen diepzee en oppervlak krijgen de meeste vissen zwaar te leiden onder barotrauma. Onderzoek op levende vissen is met andere woorden niet vanzelfsprekend. Vaak moest dan ook beroep gedaan worden op andere methoden zoals enzymonderzoek of histologie, die dus niet 100% representatief kunnen zijn voor de reële adaptaties in situ. Spectrale metingen van pigment in de ogen gebeurden niet onder de natuurlijke hydrostatische druk, bioluminescentie werd vaak opgewekt door middel van elektrische stimulatie, metabole processen werden in het laboratorium onderzocht met behulp van enzymen, en zo zijn er nog wel meer voorbeelden die de moeilijkheid van dit onderzoek illustreren.

Veel van de gebruikte bronnen dateren echter van voor het jaar 2000, dus werd er gebruik gemaakt van oudere technieken. Sinds kort kan er ook gewerkt worden met hyperbare kamers, waardoor vissen toch meer kans hebben om levend opgehaald en onderzocht te worden. Onder andere vanwege de hoge kostprijs worden er niet veel expedities ingesteld, maar door deze en andere technologische ontwikkelingen zijn er dus nog veel nieuwe inzichten te verwachten.

Doordat dit onderzoek zo moeilijk en specifiek is, zijn er maar weinig onderzoekers en onderzoeksgroepen die zich met deze materie bezighouden. Veel van de informatie die voor deze literatuurstudie ingewonnen werd, komt daardoor vaak van dezelfde auteurs. Resultaten van eigen voorgaand onderzoek werden daarbij vaak herhaald. De vraag is dus in hoeverre deze onderzoekers voldoende kritisch zijn geweest in dit onderzoek. De verkregen informatie in zo'n uniek onderzoek werd dan ook vaak overgenomen door verschillende andere auteurs, enkele nuanceverschillen niet te na gesproken.

We kunnen besluiten dat er, ondanks de hindernissen, toch reeds een mooi beeld gevormd is van het leven van diepzeevissen. Bij een bijzonder milieu horen bijzondere adaptaties, en de schoonheid hiervan verdient zeker om nog meer in beeld gebracht te worden.

REFERENTIELIJST

- Altun T., Çeli F., Danabas D. (2008). Bioluminescence in aquatic organisms. *Journal of Animal and Veterinary Advances* 7, 841-846.
- Angel M. V. (1997). What is the Deep Sea? In: Randall D.J., Farrell A.P. (Editors) *Deep-sea Fishes*, Academic Press, San Diego, p. 1-41.
- Bailey D.M., Jamieson A.J., Bagley P.M., Collins M.A., Priede I.G. (2002). Measurement of in situ oxygen consumption of deep-sea fish using an autonomous lander vehicle. *Deep-Sea Research I* 49, 1519-1529.
- Bailey D.M., Bagley P.M., Jamieson A.J., Collins M.A., Priede I.G. (2003). In situ investigation of burst swimming and muscle performance in the deep-sea fish *Antimora rostrata*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 285-286, 295-311.
- Benoit-Bird K.J., Au W.W.L., Kelley C.D. (2003). Acoustic backscattering by Hawaiian lutjanid snappers. I. Target strength and swimbladder characteristics. *The Journal of the Acoustical Society of America* 114, 2757-2766.
- Childress J.J., Nygaard M.H. (1973). The chemical composition of midwater fishes as a function of depth of occurrence off southern California. *Deep-Sea Research* 20, 1093-1109.
- Childress J.J. (1995). Are there physiological and biochemical adaptations of metabolism in deep-sea animals? *Trends in Ecology & Evolution* 10, 30-36.
- Childress J.J., Seibel B.A. (1998). Life at stable low oxygen levels: adaptations of animals to oceanic oxygen minimum layers. *The Journal of Experimental Biology* 201, 1223-1232.
- Cohen J.E. (1994). Marine and continental food webs: three paradoxes? *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 343, 57-69.
- Collin S.P., Hoskins R.V., Partridge J.C. (1998). Seven retinal specializations in the tubular eye of the deep-sea pearleye, *Scopelarchus michaelisarsis*: A case study in visual optimization. *Brain, Behaviour and Evolution* 51, 291-314.
- Cowles D.L., Childress J.J. (1995). Aerobic metabolism of the anglerfish *Melanocetus johnsoni*, a deep-pelagic marine sit-and-wait predator. *Deep-Sea Research I*, 42, 1631-1638.
- de Busserolles F., Fitzpatrick J.L., Paxton J.R., Marshall N.J., Collin S.P. (2013). Eye-size variability in deep-sea lanternfishes (Myctophidae): An ecological and phylogenetic study. *Plos One* 8 (3), 1-14.
- Denton E.J. (1990). Light and Vision at Depths Greater than 200 Metres. In: Herring P.J., Campbell A.K., Whitfield M., Maddock L. (Editors) *Light and Life in the Sea*, Cambridge University Press, Cambridge, p. 127-148.
- Douglas R.H., Thorpe A. (1992). Short-wave absorbing pigments in the ocular lenses of deep-sea teleosts. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 72, 93-112.

- Douglas R.H., Partridge J.C., Hope A.J. (1995). Visual and lenticular pigments in the eyes of demersal deep-sea fishes. *Journal of Comparative Physiology* 177, 111-121.
- Douglas R.H., Partridge J.C. (1997). On the visual pigments of deep-sea fish. *Journal of Fish Biology* 50, 68-85.
- Douglas R.H., Partridge J.C., Marshall N.J. (1998a). The eyes of deep-sea fish I: Lens pigmentation, tapeta and visual pigments. *Progress in Retinal and Eye Research* 17, 597-636.
- Douglas R.H., Partridge J.C., Dulai K., Hunt D., Mullineaux C.W., Tauber A.Y., Hynninen P.H. (1998b). Dragon fish see using chlorophyll. *Nature* 393, 423-424.
- Douglas R.H., Marshall N.J. (1999). A Review of Vertebrate and Invertebrate Ocular Filters. In: Archer S.N., Djamgoz M.B.A., Loew E.R., Partridge J.C., Vallerga S. (Editors) *Adaptive Mechanisms in the Ecology of Vision*, Springer Science+Business Media, Dordrecht, p. 95-162.
- Drazen J.C., Seibel B.A. (2007). Depth-related trends in metabolism of benthic and benthopelagic deep-sea fishes. *Limnology and Oceanography* 52, 2306-2316.
- Drazen J.C., Yeh J., Friedman J., Condon N. (2011). Metabolism and enzyme activities of hagfish from shallow and deep water of the Pacific Ocean. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 159, 182-187.
- Frank T.M., Widder E.A. (1996). UV light in the deep-sea: In situ measurements of downwelling irradiance in relation to the visual threshold sensitivity of UV-sensitive crustaceans. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 27, 189-197.
- Fröhlich E., Negishi K., Wagner H.-J. (1994). Patterns of rod proliferation in deep-sea fish retinæ. *Vision Research* 35, 1799-1811.
- Ghedotti M.J., Barton R.W., Simons A.M., Davis M.P. (2014). The first report of luminescent liver tissue in fishes: Evolution and structure of bioluminescent organs in the deep-sea naked barracudinas (Aulopiformes: Lestidiidae). *Journal of Morphology* 276, 310-318.
- Hasegawa E.I., Sawada K., Abe K., Watanabe K., Uchikawa K., Okazaki Y., Toyama M., Douglas R.H. (2008). The visual pigments of a deep-sea myctophid fish *Myctophum nitidulum* Garman; an HPLC and spectroscopic description of a non-paired rhodopsin–porphyropsin system. *Journal of Fish Biology* 72, 937-945.
- Herring P.J. (1983). The spectral characteristics of bioluminescent marine organisms. *Proceedings of the Royal Society of London B* 220, 183–217. Geciteerd door Turner J.R., White E.M., Collins M.A., Partridge J.C., Douglas R.H. (2009).
- Herring P.J. (2000a). Bioluminescent signals and the role of reflectors. *Journal of Optics A: Pure and Applied Optics* 2, 29-38.

- Herring P.J. (2000b). Species abundance, sexual encounter and bioluminescent signalling in the deep sea. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 355, 1273-1276.
- Herring P.J., Cope C. (2005). Red bioluminescence in fishes: On the suborbital photophores of *Malacosteus*, *Pachystomias* and *Aristostomias*. *Marine Biology* 148, 383-394.
- Herring P.J. (2007). Sex with the lights on? A review of bioluminescent sexual dimorphism in the sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 87, 829-842.
- Hirt B., Wagner H.-J. (2005). The organization of the inner retina in a pure-rod deep-sea fish. *Brain, Behaviour and Evolution* 65, 157-167.
- Jerlov N.G. (1976). *Marine Optics*. Elsevier, Amsterdam, p. 163-174.
- Land M.F. (1990). Optics of the Eyes of Marine Animals. In: Herring P.J., Campbell A.K., Whitfield M., Maddock L. (Editors) *Light and Life in the Sea*, Cambridge University Press, Cambridge, p. 149-166.
- Locket N.A. (2000). On the lens pad of *Benthalbella infans*, a scopolarchid deep-sea teleost. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 355, 1167-1169.
- Marshall N.B. (1979). *Developments in Deep-sea Biology*. Blandford Press, Poole, 566 pp.
- Messenger A.F., Case J.F. (1990). Luminescent properties of deep sea fish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 144, 1-15.
- Morita T. (2010). High-pressure adaptation of muscle proteins from deep-sea fishes, *Coryphaenoides yaquinae* and *C. armatus*. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1189, 91-94.
- Munk O. (1999). The escal photophore of ceratioids (Pisces; Ceratioidei) - a review of structure and function. *Acta Zoologica* 80, 265-284.
- Munk O. (2000). Histology of the fusion area between the parasitic male and the female in the deep-sea anglerfish *Neoceratias spinifer* Pappenheim, 1914 (Teleostei, Ceratioidei). *Acta Zoologica* 81, 315-324.
- Muntz W.R.A. (1990). Stimulus, Environment and Vision in Fishes. In: Douglas R.H., Djamgoz M.B.A. (Editors) *The Visual System of Fish*, Springer Science+Business Media, Dordrecht, p. 491-511.
- Nicol J.A.C. (1989). The eyes of fishes. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 69, 741-742. Geciteerd door Douglas R.H., Partridge J.C., Marshall N.J. (1998a).
- Parker S.J., McElderry H.I., Rankin P.S., Hannah R.W. (2006). Buoyancy regulation and barotrauma in two species of nearshore rockfish. *Transactions of the American Fisheries Society* 135, 1213-1223.
- Partridge J.C., White E.M., Douglas R.H. (2005). The effect of elevated hydrostatic pressure on the spectral absorption of deep-sea fish visual pigments. *The Journal of Experimental Biology* 209, 314-319.

- Partridge J.C., Douglas R.H., Marshall N.J., Chung W.-S., Jordan T.M., Wagner H.-J. (2014). Reflecting optics in the diverticular eye of a deep-sea barreleye fish (*Rhynchohyalus natalensis*). *Proceedings of the Royal Society B* 281 (1782), 1-9.
- Phleger C.F., Holtz R.B. (1973). The membranous lining of the swimbladder in deep sea fishes-I. Morphology and chemical composition. *Comparative Biochemistry and Physiology B* 45, 867-873.
- Pietsch T.W. (2005). Dimorphism, parasitism, and sex revisited: modes of reproduction among deep-sea ceratioid anglerfishes (Teleostei: Lophiiformes). *Ichthyological Research* 52, 207-236.
- Pietsch T.W., Orr J.W. (2007). Phylogenetic relationships of deep-sea anglerfishes of the suborder Ceratioidei (Teleostei: Lophiiformes) based on morphology. *Copeia* 1, 1-34.
- Pointer M.A., Carvalho L.S., Cowing J.A., Bowmaker J.K., Hunt D.M. (2007). The visual pigments of a deep-sea teleost, the pearl eye *Scopelarchus analis*. *The Journal of Experimental Biology* 210, 2829-2835.
- Robison B.H., Reisenbichler K.R. (2008). *Macropinna microstoma* and the paradox of its tubular eyes. *Copeia* 4, 780-784.
- Sebert P. (2002). Fish at high pressure: a hundred year history. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 131, 575-585.
- Seibel B.A., Drazen J.C. (2007). The rate of metabolism in marine animals: environmental constraints, ecological demands and energetic opportunities. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 362, 2061-2078.
- Shimazaki M., Nakaya K. (2004). Functional anatomy of the luring apparatus of the deep-sea ceratioid anglerfish *Cryptopsaras couesii* (Lophiiformes: Ceratiidae). *Ichthyological Research* 51, 33-37.
- Smith F.M., Croll R.P. (2011). Autonomic control of the swimbladder. *Autonomic Neuroscience: Basic and Clinical* 165, 140-148.
- Stewart J., Hughes J.M. (2014). Swim bladder function and buoyancy control in pink snapper (*Pagrus auratus*) and mulloway (*Argyrosomus japonicus*). *Fish Physiology and Biochemistry* 40, 335-346.
- Strand E., Jørgensen C., Huse G. (2005). Modelling buoyancy regulation in fishes with swimbladders: bioenergetics and behaviour. *Ecological Modelling* 185, 309-327.
- Turner J.R., White E.M., Collins M.A., Partridge J.C., Douglas R.H. (2009). Vision in lanternfish (Myctophidae): Adaptations for viewing bioluminescence in the deep-sea. *Deep-Sea Research I* 56, 1003-1017.
- Vieira S., Biscoito M., Encarnação H., Delgado J., Pietsch P.W. (2013). Sexual parasitism in the deep-sea ceratioid anglerfish *Centrophryne spinulosa* Regan and Trewavas (Lophiiformes: Centrophrynidae). *Copeia* 4, 666-669.

- Wagner H.-J., Fröhlich E., Negishi K., Collin S.P. (1998). The eyes of deep-sea fish II. Functional morphology of the retina. *Progress in Retinal and Eye Research* 17, 637-685.
- Wagner H.-J. (2001). Sensory brain areas in mesopelagic fishes. *Brain, Behaviour and Evolution* 57, 117-133.
- Warrant E.J. (2000). The eyes of deep-sea fishes and the changing nature of visual scenes with depth. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 355, 1155-1159.
- Warrant E.J., Locket N.A. (2003). Vision in the deep sea. *Biological Review of the Cambridge Philosophical Society* 79, 671-712.
- Widder E.A. (1998). A predatory use of counterillumination by the squaloid shark, *Isistius brasiliensis*. *Environmental Biology of Fishes* 53, 267-273.
- Widder E.A. (2001). Marine bioluminescence. Internetreferentie: http://www.bioscience-explained.org/ENvol1_1/pdf/BiolumEN.pdf (geconsulteerd op 21 november 2015).
- Widder E.A. (2010). Bioluminescence in the ocean: Origins of biological, chemical, and ecological diversity. *Science* 328, 704-708.
- Yancey P.H., Kulongoski T., Usibelli M.D., Lawrence-Berrey R., Pedersen A. (1992). Adaptations in mesopelagic fishes-II. Protein contents of various muscles and actomyosin contents and structure of swimming muscle. *Comparative Biochemistry and Physiology B* 103, 691-697.
- Yancey P.H., Gerring M.E., Drazen J.C., Rowden A.A., Jamieson A. (2014). Marine fish may be biochemically constrained from inhabiting the deepest ocean depths. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111, 4461-4465.