

ляризации. При $r_2 = 0,25$ нм и $r_1 = 0,15$ нм находим $\Delta E = 0,75$ эВ. Сдвиги уровней в результате конформационных изменений того же порядка. Сближение уровней, необходимое для обратного процесса, может быть реализовано.

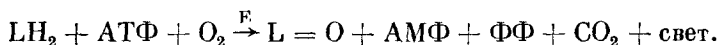
Процесс состоит в протонировании шиффова основания, выделения и захвата этого и других протонов, в поляризации и ротамеризации ретиналя и родопсина. Нельзя считать, что эти явления изучены, несмотря на ряд интересных спектроскопических и кинетических исследований. Схема, предложенная Чернавскими, не противоречит имеющимся результатам, но нуждается в прямых подтверждениях.

Свойства бактериородопсина представляют существенный интерес для *биоэлектроники* — для создания искусственных запоминающих устройств на биологической основе. Полимерные пленки, содержащие БР, изменяют свой цвет при освещении, на них могут быть получены изображения, подобные фотографическим. В отличие от фотоэмульсий, содержащих бромистое серебро, изменения пленок с БР обратимы. В принципе такие пленки могут быть применены в компьютерах.

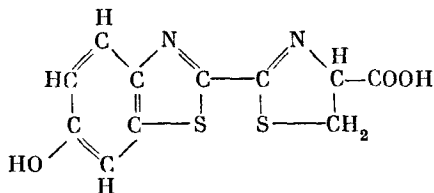
§ 14.8. Билюминесценция

К фотобиологическим явлениям относится билюминесценция — холодное свечение ряда живых организмов, начиная с бактерий и кончая рыбами (светящиеся представители других классов позвоночных не известны). Билюминесценция более свойственна морским организмам, но всем хорошо известны жуки-светляки северных широт (*Lampyrus noctiluca*) и летающие светляки черноморского побережья Кавказа (*L. mingrelica*).

Билюминесценция есть хемилюминесценция — химическая реакция, сопровождающаяся испусканием видимого света (у различных летающих светляков длины волн лежат в интервале 550—595 нм). В реакции участвуют фермент *люцифераза* (E), окисляемый субстрат *люциферин* (LH_2), кислород воздуха и АТФ:

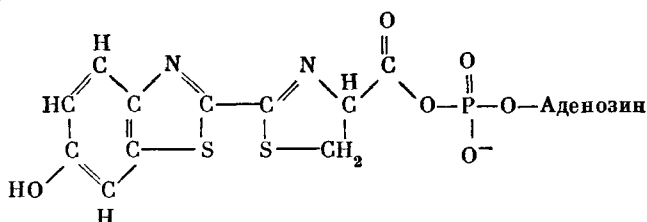


Здесь ФФ — пирофосфат. Строение люциферина летающего светляка:



Это — карбоновая кислота, которая активируется в ходе реакции, идущей с участием АТФ с превращением в люцифериладе-

нилат (ЛФА):

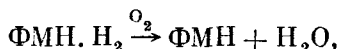
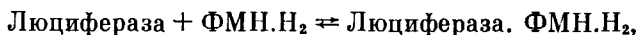


ЛФА окисляется кислородом в присутствии люциферазы — расщепляется ацил-аденилатная связь и карбоксильная группа отщепляется в виде CO₂.

Люцифераза — белок с молекулярной массой около 50 000, не содержащий какого-либо кофактора. Структуры люциферин-ов других организмов отличаются от указанной.

Энергия испускаемых квантов значительно превосходит выделяемую при расщеплении АТФ. Так, свет, испускаемый светляками, при длине волны 560 нм имеет энергию 214 кДж на моль квантов, что на порядок больше энергии, выделяемой при расщеплении АТФ. В то же время АТФ необходима для свечения, и поэтому система люциферин — люцифераза является весьма чувствительным индикатором АТФ — по интенсивности люминесценции можно судить о количестве АТФ. Биолюминесценция, как уже сказано, есть хемилюминесценция, сопровождающая реакцию окисления, идущую, вероятно, через образование свободных радикалов. Энергия в виде света выделяется при их рекомбинации. В то же время синяя биолюминесценция медузы *Aequorea aequorea* происходит без участия O₂. *Aequorea* содержит фотобелок *экворин*, испускающий свет в присутствии ионов кальция. Роль Ca²⁺ состоит, по-видимому, в изменении конформации белка.

Биолюминесценция бактерий происходит с участием восстановленного флавиномононуклеотида (ФМН·Н₂, ср. § 13.1). Предполагаемая схема процесса следующая:



ФМН·Н₂ и альдегид R·СНО играют роль кофакторов люциферазы.

Механизмы биолюминесценции еще мало изучены, хотя они представляют очень большой интерес.

Специальные органы для биолюминесценции именуется *фотофорами*. В ряде случаев фотофоры имеют определенное сходство с фоторецепторными системами глаза. Некоторые из фото-

форов содержат структуры, подобные роговой оболочке глаза, или линзу и слой излучающих клеток, сходный с сетчаткой, содержащей фоторецепторные клетки. Система люциферин — люцифераза локализована в мембранах, подобно родопсину. Эволюционное происхождение сходства между фотофорами и фоторецепторами пока не понятно, равно как и адаптивное значение биolumинесценции бактерий и ряда других организмов. Высказывалось предположение о том, что биolumинесценция возникла в качестве биохимического способа для удаления кислорода, отравляющего соответствующие организмы. Использование органических восстановителей для удаления кислорода приводило к возникновению возбужденных состояний, способных излучать свет. Этому противоречит природа современных анаэробных бактерий, отравляемых кислородом, но не обладающих биolumинесценцией. Другое предположение состоит в том, что образование активированных молекул кислорода в ходе реакций, приводящих к излучению, может иметь адаптационное значение.

Флавины, участвующие в фотосинтезе, участвуют и в люминесцентных реакциях светляков. Биolumинесценция до некоторой степени подобна обращенному фотосинтезу. В планктонных водорослях *Gonyaulax* реализуются оба процесса — и фотосинтез, и биolumинесценция.

Имеется общая проблема единства и эволюционного происхождения различных фотобиологических процессов. Как мы видели, каротиноиды фигурируют и в фотосинтетических системах, и в фоторецепторах бактерий, и в органах зрения как позвоночных, так и беспозвоночных. В то же время имеется сходство между фотофорами биolumинесцентных систем и фоторецепторами. Это не означает, конечно, их единого эволюционного происхождения с последующей дивергенцией. Скорее можно думать о конвергенции — о совпадении структур и функций систем различного происхождения. Так, нельзя считать, что сходство глаза человека и осьминога свидетельствует об их общем предке. Напротив, это сходство означает, что эволюция разных филогенетических ветвей может решать одинаковые задачи сходными способами, так как число этих способов принципиально ограничено.

Так или иначе, физика фотобиологических процессов стоит перед большой совокупностью нерешенных проблем, имеющих принципиальное значение для биофизики и теоретической биологии.