СВЕТ И ЦВЕТ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ

Светом и цветом наполнен весь живой мир. Своими «лампочками» подмигивают жуки светляки, светится множество морских организмов — от бактерий до рыб. Поразительно и богатство красок обитателей подводного царства. Считалось, что за цвет отвечают специальные пигменты или их комплексы с белками, но совсем недавно выяснилось: окраска кораллов и других животных обусловлена белками особого семейства. Открыты они были коллективом отечественных ученых в 1998 г., а саму идею поиска таких белков предложил Ю.А.Лабас. Вместе с коллегой, А.В.Гордеевой, он расскажет на страницах «Природы» об этом открытии — одном из трех крупнейших в биологии за последние 10 лет, как охарактеризовал его президент Российской академии наук. Однако о цвете и цветных белках речь пойдет в следующем номере журнала, а здесь авторы ознакомят читателя с биолюминесценцией — излучением света. Отрадно, что свет и цвет живого рассматриваются не просто как биологические явления, а делается попытка объяснить их возникновение в процессе эволюции.

Неразгаданная Дарвином биолюминесценция

Ю.А.Лабас, А.В.Гордеева

Дарвинова триада факторов эволюции наследственность—изменчивость—естественный отбор подвергалась нападкам на протяжении полутора веков, прошедших после первого издания «Происхождения видов» (1859). Открытие законов Г.Менделя, достижения популяционной и молекулярной генетики внесли, конечно, серьезные коррективы в первоначальные представления о процессе эволюции. Но стержневая идея отбора уцелела. Однако одной из трудно поддающихся решению проблем неизменно оставалось зарождение в филогенезе новых признаков, биологических функций. Считается, что они возникают через смену од-

© Ю.А.Лабас, А.В.Гордеева

***Юлий Александрович Лабас**, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник Института биохимии им.А.Н.Баха РАН. Область научных интересов — биофизика клетки, фотобиология, медицинская биофизика, теория эволюции.*

***Анна Викторовна Гордеева**, аспирантка того же института. Научные интересы связаны с биофизикой и биохимией клетки, теорией эволюции.*

них функций другими, например, рыбьих парных плавников — конечностями четвероногих наземных позвоночных; передней пары конечностей — крыльями, которые появились у птерозавров, птиц и рукокрылых млекопитающих.

В то же время известно, что новые функции часто представляют собой результат закрепления и дальнейшего усовершенствования отбором случайных макромутаций — скачкообразных изменений генетической информации, приводящих к обретению организмом чем-то полезных ему новых наследственных признаков. Они-то и дают их обладателям те или иные преимущества сравнительно с исходным генотипом. В результате такие «удачные находки» подхватывает естественный отбор.

Ясно, что у организма уже должны существовать необходимые предпосылки, чтобы за счет всего лишь одной макромутации или их небольшого числа возникла новая функция. Чем ближе к истокам жизни появлялись в эволюции новые биологические функции, тем труднее объяснить, как это происходило. Так, по настоящее время едва ли можно ответить на вопросы, когда и как в клетках «обосновались» рибосомы — очень сложно устроенные клеточные органоиды, ответственные за синтез (трансляцию) белков. Столь же загадочно происхождение клеточных мембран, самой генетической информации и т.д., и т.п.

В «Происхождении видов» Дарвина есть специальная глава «Частные трудности теории естественного отбора». В ней рассматриваются в основном два примера — возникновение органов свечения у разных организмов и электрических органов у рыб. Дарвин не смог объяснить появление этих органов, исходя из своей теории, но ему было ясно: их функции связаны с поведением животных. Мишенью отбора могли быть лишь такие признаки неопределенной изменчивости, при которых у отдельных особей несветящихся организмов вдруг возникало свечение, хорошо заметное в темноте, или когда у неэлектрических рыб внезапно рождались индивиды, генерирующие вполне ощутимые электроразряды.

Как ни странно, со времен Дарвина происхождению биолюминесцентных и электрических органов было посвящено очень мало работ (в их числе несколько наших статей [1—3]). За полтора столетия не сформировалось общепризнанного мнения о том, как могли возникнуть эти феномены. Мы предлагаем читателю свою точку зрения, но только в отношении биолюминесценции.

Светятся многие, и по-разному

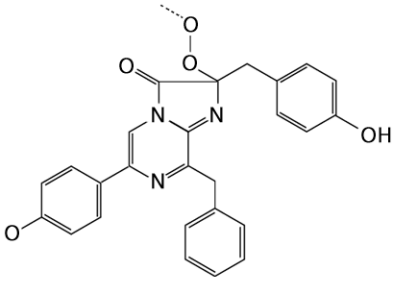
Биолюминесценцией называют свечение живых организмов, хорошо видимое в темноте человеком и многоклеточными животными. Сейчас известны многие сотни биолюминесцентных видов, даже родов насчитывается более 700. Светиться способны бактерии, одноклеточные эвкариотические организмы (жгутиконосные водоросли динофлагеллаты, радиолярии), грибы и подвижные многоклеточные животные разных типов — от полипов, медуз и гребневиков до кальмаров, ракообразных и рыб. Большинство светящихся существ морские, среди них много глубоководных. Из наземных — отдельные виды грибов, земляных червей, улиток, многоножек, комаров и жуков. Пресноводных биолюминесцентных видов пока обнаружено чрезвычайно мало: новозеландский брюхоногий легочный моллюск (*Latia neritoides*) и несколько видов паразитических бактерий.

У многоклеточных животных обычно излучает свет не все тело, а только специальные клетки фотоциты, часто сгруппированные в особые органы свечения — фотофоры. У некоторых рыб и кальмаров они очень сложно устроены (отражатель, линза и т.д.). Иногда фотофоры светятся непрерывно из-за обитания в них симбиотических фотобактерий. Но обычно свечение импульсное, контролируемое нервной системой. Оно бывает внутриклеточным или секреторного типа. В последнем случае светящееся вещество (вернее, смесь веществ — продуктов синхронной секреции двух разных желез) извергается из организма в виде покрывающей его слизи или расплывается вокруг него в воде, как большое «световое облако».

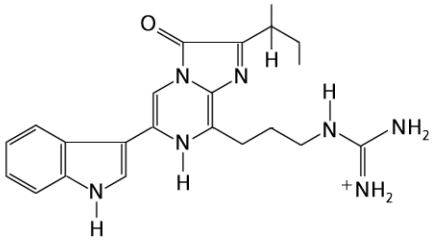
Субстраты и ферменты

В 1885 г. французский ученый и врач Р.Дюбуа доказал, что светящееся вещество биолюминесцентного организма состоит из двух компонентов и только один из них устойчив к нагреванию до 60—100°С. Позже выяснилось, что термостойкое низкомолекулярное вещество, названное люциферином, представляет собой субстрат биолюминесцентной реакции, которую катализирует разрушающийся от нагревания фермент люцифераза. Названия эти чисто условные, у разных организмов такие субстраты и ферменты совершенно несхожи. В дальнейшем оказалось, что у некоторых организмов за свечение ответственны фотопротеины — стойкие комплексы люциферина и особого белка, который обычно «по совместительству» выполняет функции фермента люциферазы. У грибов люциферазы вообще нет, люциферин светится без нее, реагируя с одной из активных форм кислорода — супероксидом.

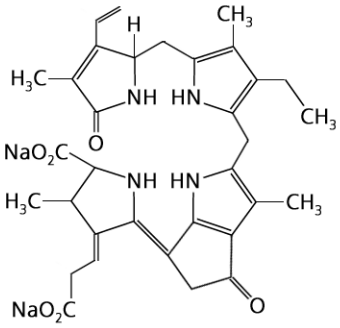
Удивительно, что далеко не все светящиеся животные сами синтезируют свои люциферины. Особого внимания заслуживает в этой связи целентеразин



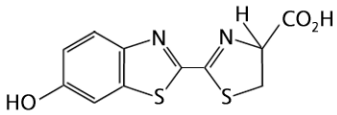
целентеразин



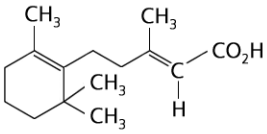
варгулин



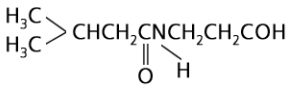
люциферин динофлагеллат



люциферин светляков

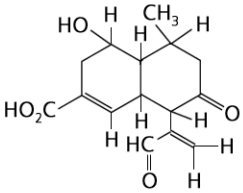


люциферин улитки



люциферин дождевых червей

Люциферины разных организмов. Под таким общим названием фигурирует любой субстрат биолюминесцентной реакции, независимо от его химической природы, правда, в некоторых случаях он имеет собственное имя. У радиолярий, кишечнополостных, гребневиков, веслоногих раков и многих других морских животных субстратом служит целентеразин; у некоторых ракушковых раков и питающихся ими рыб — варгулин; у динофлагеллат и эвфаузиевых раков — линейный тетрапирол, продукт разложения хлорофилла; у жуков светляков — люциферин (от него и пошло общее название субстратов свечения); у новозеландской пресноводной улитки рода *Latia* — соединение, по структуре близкое витамину А, у дождевых червей — N-изовалерил-3-аминопропиналь, у агариковых грибов — производное пенальдегида, которое светится при окислении молекулярным кислородом без фермента люциферазы (Mager H.I.X., Tu S.Ch. // Photochem. Photobiol. 1995. V.62. P.607—622).



люциферин агариковых грибов

(от Coelenterata — кишечнополостные) — производное имидазолпиразина. Он выполняет функцию люциферина не только у кишечнополостных, но также у радиолярий, гребневиков, щетинкочелюстных червей, некоторых рыб и кальмаров, креветок и, наконец, веслоногих и ракушковых планктонных рачков. Возможно, многие из перечисленных животных не способны сами синтезировать целентеразин, а получают его, питаясь этими рачками. Такое предположение высказал в 2001 г. американский ученый С.Хэддок с соавторами [4]. Он обнаружил, что медуза экворея утрачивает способность к биолюминесценции, если в ее рацион не входят светящиеся веслоногие рачки.

Уже ранее было известно, что так же обстоит дело с рыбами *Porychthis* и эвфаузиевыми раками *Meganyctiphanes*. Первые получают люциферин от ракушковых рачков рода *Vargula* (у них это варгулин — гетероциклическое соединение, несколько отличающееся от целентеразина), вторые — от динофлагеллат, у которых роль люциферина выполняет линейный тетрапирол, продукт разложения хлорофилла.

По мнению Л.Тиси и Дж.Мюррея, высказанному ими совсем недавно на Международном симпозиуме по био- и хемилюминесценции, светляки тоже люциферин не синтезируют, а заимствуют у бактерий [5].

Между тем совсем недавно в Каспийском море, где никогда не было никаких светящихся организмов, в том числе и планктонных рачков, вдруг появился новосел — гребневик *Mnemiopsis leidyi*, уроженец Атлантики. Так вот, оказалось, что мнемиопсис и в Каспии продолжает светиться «назло Хэддоку» и, стало быть, сам синтезирует целентеразин, а не заимствует его у рачков. Или, может быть, небиолюминесцентные каспийские рачки, которыми он питается, целентеразин все-таки синтезируют, но используют по какому-то иному назначению? Например, в качестве антиокси-

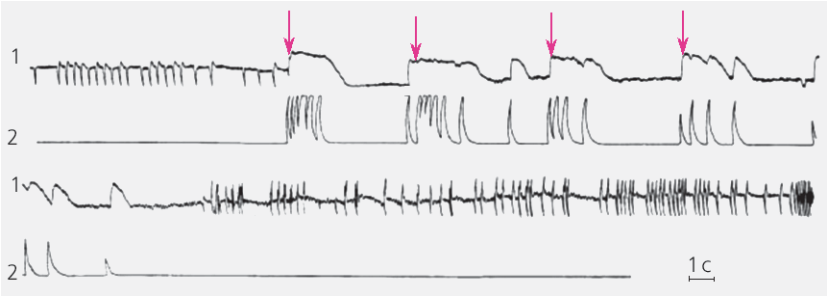
данта. Вполне очевидно, что не могут питаться рачками и одноклеточные морские организмы радиолярии. Тем не менее и у них есть целентеразин. Как объяснить такие факты в свете данных Хэддока? Поступлением этого вещества с небиолюминесцентной пищей? Независимой эволюцией? «Кражей» генов, ответственных за синтез целентеразина? Пока эти вопросы остаются без ответа.

Приспособительный смысл свечения

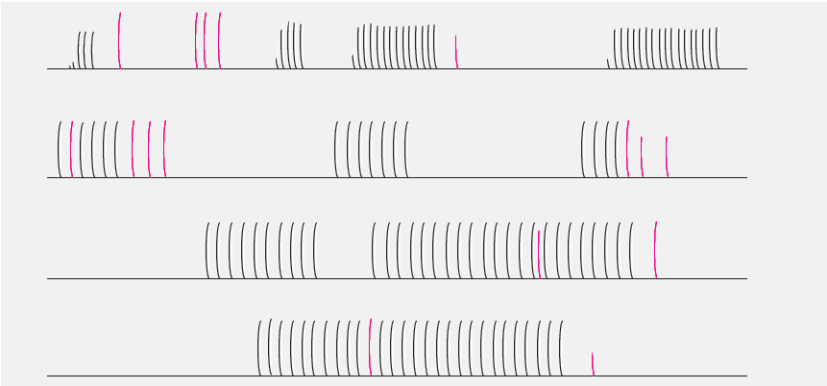
Биолюминесцентный свет «холодный». Он не порождается высокой температурой источника, в отличие, например, от электрического света обычной лампы накаливания. Тем не менее вряд ли какой-нибудь организм может позволить себе роскошь светиться впустую. Энергетически это слишком дорогое удовольствие. Немногие из них (колонии бактерий, высшие грибы, многоножки, некоторые насекомые и др.) испускают свет непрерывно (статически), чем в темноте привлекают зрячих животных. Такой свет, как полагают, способствует попаданию светящихся паразитических бактерий в организм нового хозяина и распространению грибными комариками спор светящихся грибов. Мелких насекомых привлекает статическое свечение насекомоядных личинок новозеландских комаров *Arachnocampa* — они собственным телом подсвечивают свою ловчую сеть.

Между тем громадное большинство биолюминесцентных существ, включая медузу экворею, генерирует более или менее короткие (0.1—1 с) световые вспышки в ответ на внешние механические и другие раздражения. Чаще всего такой свет дезориентирует зрячих хищников или отпугивает быстро движущихся крупных животных, способных повредить желеобразный светящийся организм (медузу, древовидную колонию полипов, гребневика) при случайном столкновении с ним. Поэтому защитная импульсная биолюминесценция обычно возникает синхронно с двигательной реакцией испуга. У гребневиков *Bolinopsis*, колониальных оболочников Pyrosoma, эвфаузиевых раков *Meganyctiphanes* такая реакция подражательно передается от механически потревоженной особи другим, находящимся поблизости.

В прочих случаях статическое или импульсное свечение организмы используют для внутривидовой коммуникации, в том числе как сигнал, привлекающий особей другого пола. Самки американского светляка *Photuris versicolor* вначале подманивают специфичной «световой морзянкой» самцов своего вида и спариваются с ними, а затем начинают генерировать «морзянку» для самцов чужого вида, чтобы закусить ими [6].



Механограмма (1) биения ресничек гребневика *Bolinopsis infundibulum* и запись биолюминесценции (2) в среде с повышенным в пять раз содержанием кальция. Плавные смещения кривой механограммы вверх отвечают мышечным сокращениям, пикообразные смещения вниз — биению ресничек. При электрическом раздражении животного (моменты воздействия отмечены стрелками) биение его ресничек прекращается, начинаются мышечные сокращения, одновременно с которыми возникает внутриклеточная люминесценция (*Лабас Ю.А.* // Цитология. 1977. Т.19. №5. С.514—521).



«Подражательное свечение» (показано цветом) гребневика в ответ на импульсную фотостимуляцию — вспышки зеленого светодиода, имитирующие природную биолюминесценцию. Видно, что световые вспышки приводят к свечению гребневика примерно с секундной отсрочкой (*Лабас Ю.А.* О световой сигнализации у гребневиков // Теоретическое и практическое значение кишечнополостных / Д.В.Наумов, С.Д.Степаньянц. Л., 1980. С.41—49). Такая фотостимуляция повышает вероятность биолюминесцентных импульсов животного, видимо, в связи с нейросекреторными сигналами, которые идут от светочувствительных клеток к фотоцитам.

У глубоководных рыб удильщиков имеется надо ртом подвижный отросток — «удилище», — на кончике которого находится световая приманка для жертвы. Другие рыбы (*Malacosteus niger*) освещают ближнее пространство красным светом, более никому из глубоководных животных не видимым, и тем спасаются от врагов. Рыбы *Leognathus equulus* используют свечение своего брюха для маскировки на светлом фоне водной поверхности, и т.д.

Всего насчитывается больше 30 биохимических вариантов биолюминесценции, возникших в эволюции независимо и в части случаев, видимо, недавно. О недавнем происхождении отдельных вариантов свидетельствует видовая «чересполосица», т.е. близкое родство светящихся и небиолюминесцентных видов. Так, те и другие присутствуют в одном и том же роду у планктонных веслоногих рачков *Oithona* и *Pseudocalanus* или у колониальных гидроидных полипов *Obelia*. У агариковых грибов *Pannelus stipticus*, встречающихся в Европе и Северной Америке, плодовые тела ярко светятся преимущественно у американских штаммов. У этих грибов, биолюминесцентных фотобактерий и водорослей динофлагеллат часто возникают небиолюминесцентные мутанты. Сама же биохимическая природа свечения нередко существенно различается даже у близких родичей, к примеру у разных видов тех же веслоногих, а также ракушковых рачков.

Как возникли биолюминесцентные системы?

Итак, Дарвин отметил, что появление биолюминесценции трудно объяснить с позиции его теории естественного отбора. Полезный эффект свечения всецело связан со зрительным восприятием и ответным поведением животных. Следовательно, повышать шансы выживания может только биолюминесценция, хорошо заметная в темноте. Кроме того, световые вспышки должны быть приурочены ко вполне определенным ситуациям, скажем, сопровождать защитную двигательную реакцию, вызванную приближением хищника, и отпугивать или дезориентировать его. Иначе свечение не даст никакой пользы, скорее, нанесет вред.

Плавный, постепенный переход к свечению, хорошо заметному адаптированным к темноте глазам, невозможен — ведь ниже порога видимости не будет влияния на отбор. Следовательно, у небиолюминесцентных видов должны время от времени возникать мутанты, ярко светящиеся, например, при испуге, что повышает шансы спастись от хищника. Только так может начинаться процесс естественного отбора, приводящего к дальнейшему усовершенствованию биолюминесцентной системы.

Заметим, пока таких мутантов-«белых ворон» заведомо небиолюминесцентных видов никто не видел, не искал, не пытался получить действием мутагенов. Описаны только упомянутые уже штаммы гриба *P.stipticus*, несветящиеся мутанты фотобактерий и водорослей динофлагеллат.

Кислород и его активные формы. Что же служит непосредственной причиной свечения? Для него, как показано, всегда необходим молекулярный кислород или его активные формы. Атом кислорода, помимо основного, устойчивого триплетного состояния, может находиться в нескольких нестабильных возбужденных. Одно из них — синглетное. Возврат электронов из синглетного состояния в триплетное сопровождается испусканием фотонов, правда, «маленьких», инфракрасных. Фактически же свечение организмов обычно синее или зеленое.

Причина, как полагают, в том, что из возбужденного состояния в основное переходят сразу два или более атомов кислорода, и энергии этих переходов суммируются. Одновременно рвутся О-О-связи в циклической и очень нестойкой диоксетановой перекиси, в которую превратился субстрат люциферин при окислении молекулярным кислородом или его активными формами. Их несколько, но главных три: супероксид ($\dot{O}_2^-$), перекись водорода (H_2O_2) и чрезвычайно агрессивный окислитель гидроксил-радикал (OH^-).

Активные формы кислорода (АФК) играют громадную роль в жизни организмов. С одной стороны, эти формы — «полуфабрикат» и «брак» дыхания митохондрий, способные окислять что попало в живом организме: ДНК и РНК, белки, липиды. Для защиты от этой опасности организмы вынуждены постоянно синтезировать или потреблять с пищей разнообразные антиоксиданты (в их числе витамины А, С, Е, β-каротин и др.), а также использовать такие ферменты, как супероксиддисмутаза, преобразующая $\dot{O}_2^-$ в перекись водорода, и каталаза, ускоряющая образование воды из H_2O_2.

С другой стороны, в умеренных количествах АФК продуцируются в любом живом аэробном организме благодаря специальным ферментам, ответственным за одноэлектронное восстановление кислорода и функционирующим вне связи с процессом дыхания в митохондриях. АФК в низкой концентрации необходимы во многих жизненно важных процессах. Так, эти формы секретируются в импульсном режиме фагоцитами и некоторыми другими клетками для уничтожения паразитических микроорганизмов; участвуют в регуляции клеточного деления, оплодотворения яйцеклетки, а также в запуске «запрограммированной смерти» клеток (апоптоза), в управлении тонусом кровеносных сосудов и т.д. Недавно мы обнаружили, что клетки поверхности ряда водных многоклеточных животных, подобно фагоцитам, тоже выделяют АФК, вероятно, для за-

щиты от гнилостной микрофлоры [7]. Природными (абиогенными) источниками АФК служат ионизирующая радиация, фото- и электрохимические реакции в воде. В частности, АФК образуются при фотолизе воды под действием УФ-излучения.

Мы затронули эти сложные вопросы потому, что работы последних лет доказывают: практически любой люциферин — высокоэффективный антиоксидант. И некоторые люциферазы — пероксидазы. Известно, что ферменты такого типа могут дезактивировать H_2O_2, окисляя с ее помощью определенные субстраты. Таким образом, вполне возможно, что субстраты и ферменты биолюминесцентных реакций выполняют функции антиоксидантов у ближайших несветящихся родичей биолюминесцентных организмов. Поэтому достаточно одной малой наследственной «поломки» исходной (антиоксидантной) реакции, чтобы в ходе ее вдруг появилось хорошо заметное свечение. Возник новый признак: биолюминесценция. Его закрепил естественный отбор. Как уже говорилось, природой таких предполагаемых нами «излучающих» мутаций пока, к сожалению, никто специально не занимался. Само их обнаружение — дело будущего.

Несколько эволюционных версий. Разные ученые не сходятся в вопросе, какие именно «добиолюминесцентные» функции выполняли молекулы люциферина и люциферазы.

Одно время думали, что люциферазы произошли от ферментов, некогда, на заре жизни, защищавших организмы от молекулярного кислорода, появившегося в атмосфере в больших количествах в связи с фотосинтезом. Позже, однако, выяснилось, что эти ферменты у разных групп организмов несходны между собою. В эволюционном отношении они, видимо, гораздо моложе, чем сравнительно менее разнообразные субстраты люциферины. Да и биолюминесценция обретена многими организмами, как уже говорилось, не так уж давно и независимо.

В 1998 г. бельгийский коллектив ученых во главе с Ж.Ф.Рийзом предложил гипотезу о «добиолюминесцентной» функции люциферинов [8]. По их мнению, морских организмов они защищали от АФК, образующихся в верхних слоях воды под действием УФ-радиации. Достаточно, мол, водному организму поселиться на большей глубине, и антиоксиданты там, в темноте, ему не нужны. Настает момент использовать их для свечения!

Другие авторы полагают, что люциферины могли предохранять организм от собственных АФК — «неизбежного зла» при аэробном дыхании [9, 10]. Как известно, далеко не весь кислород восстанавливается в основной дыхательной цепи митохондрий. Нет-нет да образуются АФК и начинают «бесчинствовать» в клетках. Чем больше потребляется кислорода, тем больше этого «брака». От него-то, считают, и спасали «пробиолюминесцентные» системы.

По третьей версии люциферины в большинстве своем — «вещества-чужаки» (ксенобиотики), попадающие в организм с пищей, а перекисное окисление уменьшает их токсичность. Данные в пользу и против такой гипотезы здесь уже обсуждались [4, 5].

Наконец и наша точка зрения. Один из авторов этой статьи — Ю.А.Лабас — еще в 1990 г. на X конференции, посвященной памяти Л.А.Орбели, обратил внимание на то, что биолюминесцентными бывают главным образом клетки, по тем или иным причинам сами секретирующие АФК в повышенных количествах с помощью специальных ферментов, которые не связаны с митохондриями. Так, у некоторых дождевых червей и колониальных асцидий, если их потревожить, начинают ярко светиться фагоциты, выходящие на поверхность тела вместе с целомической жидкостью и разрушающиеся там (у асцидий — под прозрачной мантией). Одна из функций фагоцитов, напомним, — импульсная секреция АФК для уничтожения бактерий.

У большинства других многоклеточных животных ярко светятся фотоциты, расположенные на поверхности тела или, как у кишечнополостных и гребневиков, — в энтодерме.

Эпителиальные клетки, которые выделяют в воду светящиеся вещества, сами способны при раздражении животного производить АФК в импульсном режиме, видимо, в качестве антимикробного средства. Это только что подтвердили наши эксперименты [7].

«Рекордсмены» в отравлении окружающей среды активными формами кислорода и особым ядом (сакситоксином) — морские планктонные динофлагеллаты, в том числе светящиеся. В этом причина так называемых красных приливов, губительных для всего живого, кроме самих водорослей.

Не исключено, что и фотобактерии, паразиты и симбионты, выбрасывают АФК в окружающую среду. У ряда видов паразитических небиолюминесцентных бактерий такая секреция уже доказана, а у фотобактерий ее пока просто не искали. Паразитические бактерии, выделяя АФК, вероятно, разрушают таким способом ткани «хозяина», а возможно, еще и уничтожают конкурентов.

Таким образом, светятся (постоянно или в импульсном режиме) в основном клетки, которые сами секретируют АФК для той или иной цели, главным образом для защиты. Поэтому мы полагаем: биолюминесценция — это результат наследственных изменений механизмов, защищающих от самоуничтожения подобного рода клетки.

Характерно, что многие выделяемые в импульсном режиме люциферины или их комплексы с белками, т.е. фотопротеины, светятся даже без фермента люциферазы, реагируя не с молекулярным кислородом, а с АФК.

Подобным образом излучают свет в эксперименте люциферин ракушковых рачков рода *Vargula* и фотопротеин двустворчатых моллюсков рода *Pholas* (оба эти соединения — варгулин и фолазин — используют как сверхчувствительные индикаторы АФК).

Выделение светящихся соединений во внешнюю среду водными организмами напоминает защитный прием наземного жука бомбардира (род *Brachinus*). Потревоженный, он довольно метко стреляет во врагов жгучей смесью трех веществ: восстановленного субстрата (гидрохинона), фермента (пероксидазы) и перекиси водорода. Мы не исключаем, что в состав излучающих веществ, выбрасываемых водными животными, первоначально тоже входила (или даже входит, это не проверено) в качестве третьего компонента перекись водорода или другие АФК и что светящаяся смесь происходит от жгучей защитной.

Есть много примеров, подтверждающих связь биолюминесценции с активными формами кислорода. Приведем некоторые.

У многощетинковых червей из семейства Polynoidae внутриклеточные световые вспышки вызываются образованием супероксида в своеобразных клеточных органоидах — люмисомах. Продуцируется он специальным ферментом, активируемым повышенной цитоплазматической концентрацией ионов кальция. А светится от супероксида другой, находящийся в тех же клетках белок, полиноидин.

У динофлагеллат и морских перьев рода *Renilla* люциферин не может реагировать с люциферазой и кислородом, пока остается связанным с особым белком. Когда клетка возбуждена, в ней повышается концентрация Ca^{2+}, что влечет за собой высвобождение люциферина. Только после этого он может реагировать с кислородом и люциферазой.

Наконец, у радиолярий, гидроидных полипов и гребневиков белок, который связан с люциферином, обрел функцию люциферазы, вероятно, вторично в эволюции. Достаточно лишь повыситься концентрации Ca^{2+} в клетке, и перекись люциферина, будучи в комплексе с таким белком, начинает светиться при распаде. С эволюционной точки зрения немаловажно, что, кроме ионов кальция, свечение подобных фотопротеинов могут вызывать активные формы кислорода.

Итак, у разных организмов импульсное свечение обеспечивается отнюдь не одинаково. У асцидий, многощетинковых и дождевых червей оно связано с импульсной генерацией самих АФК. Но у динофлагеллат и морских перьев — с порционным выбросом люциферина-антиоксиданта, защищающего организм от повреждений, вызываемых этими агрессивными окислителями. У светляков вспышки создаются, как полагают, сложным механизмом импульсной подачи кислорода к месту внутриклеточной локализации люциферина и люциферазы.

Мы здесь рассматривать этот механизм не будем. Важнее попытаться ответить на вопрос: как у несветящихся родителей может вдруг появиться более или менее ярко светящийся потомок? Данных пока нет. Остается предполагать. В одних случаях, например, чуть меняется реакция синтеза того или иного антиоксиданта и в результате — его структура. Обновленный антиоксидант начинает ярко светиться, реагируя с АФК. В других случаях антиоксидант (свой или полученный с пищей) в результате мутации попадает в клетки, где присутствует фермент — будущая люцифераза, и тогда яркое свечение в реакции с молекулярным кислородом или с перекисью водорода обеспечено. Если же мутация меняет структуру фермента, с участием которого окисляется восстановленный субстрат, такой процесс тоже может сопровождаться свечением.

Это наши варианты возникновения биолюминесценции, эволюционного события, которое великий Дарвин затруднялся объяснить, исходя из своей теории. Конечно, не исключены и другие.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований. Проект 02-04-49717.

Литература

1. *Лабас Ю.А., Глухова Е.Н.* // Журн. общ. биологии. 1999. Т.60. №5. С.510—525.
2. *Лабас Ю.А., Черданцев В.Г., Глухова Е.Н.* // Журн. общ. биологии. 2000. Т.61. №6. С.616—637.
3. *Labas Y.A., Matz M.V., Zakhartchenko V.A.* On the origin of bioluminescent systems // Proc. of the 11 Intern. Sympos. on Bioluminescence and Chemoluminescence / J.F.Case, P.J.Herring, B.F.Robinson et al. World Scientific. Singapore, 2000. P.91—94.
4. *Haddock S.H.D., Rivers T.J., Robison B.H.* // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 2001. V.98. №20. C.11148—11151.
5. *Tisi L.C., Murray J.A.H.* On the Evolution and Synthesis of Beetle Luciferin: Clues from the Similarity of Bacterial Siderophores to Beetle Luciferin // Abstr. received 12th Intern. Symp. on Bioluminescence and Chemiluminescence. 2002.
6. *Soucek B.* // J. Theoretical Biology. 1987. V.125. P.93—103.
7. *Гордеева А.В., Лабас Ю.А.* // Биофизика. 2002. Т.47. №1. С.90—93.
8. *Rees J.F., De Wergifosse B., Noiset O. et al.* // J. Exp. Biol. 1998. V.201. №8. P.1211—1221.
9. *Watanabe H., Nagoshi T., Inaba H.* // Biochim. Biophys. Acta. 1993. V.1141. №2—3. P.297—302.
10. *Barros M.P., Bechara E.J.* // Free Radical in Biol. Med. 1998. V.24. P.767—777.