

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ФОТОХИМИИ МИКРОБИАЛЬНЫХ РОДОПСИНОВ (I ТИПА) И РОДОПСИНОВ ЖИВОТНЫХ (II ТИПА)

© 2020 г. А. С. Медведева¹, О. А. Смитиенко¹, Т. Б. Фельдман^{1,2}, М. А. Островский^{1,2,*}

¹ Институт биохимической физики им. Н.М. Эмануэля РАН, Москва, Россия

² Кафедра молекулярной физиологии Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

*e-mail: ostrovsky3535@mail.ru

Поступила в редакцию 10.07.2020 г.

После доработки 26.08.2020 г.

Принята к публикации 26.08.2020 г.

Светочувствительные белки родопсины представлены во всех царствах живых организмов. Родопсины I типа (микробные) как правило, выполняют фотоэнергетическую функцию; большинство родопсинов II типа – фоторецепторные белки животных. В работе представлено сравнение спектральных характеристик и фотохимических реакций трех различных родопсинов: бактериородопсина галофильной археобактерии *H. salinarum*, родопсина почвенной психротрофной бактерии *E. sibiricum* и зрительного родопсина палочек быка. Рассматривается стационарное поглощение белков, параметры фотохимической реакции, такие как скорость изомеризации хромофора (ретинала) и образования первых продуктов, а также вероятность обратной фотореакции и наличие спонтанной тепловой изомеризации ретинала. Предполагается, что в ходе эволюции механизм взаимодействия ретинала с ближайшим белковым окружением в хромофорном центре зрительных родопсинов животных (родопсинов II типа) как фотоинформационных белков стал более совершенным и специфичным.

Ключевые слова: микробные родопсины, зрительный родопсин, бактериородопсин, родопсин *Exiguobacterium sibiricum*, эволюция родопсинов, фотохимия родопсинов

Список сокращений: РСБ – ретиаль-содержащие белки, BR – бактериородопсин археобактерии *H. salinarum*, ESR – родопсин бактерии *E. sibiricum*, Rh – зрительный родопсин быка *B. taurus*

Abbreviations: RCP – retinal-containing proteins, BR – *H. salinarum* bacteriorhodopsin, ESR – *E. sibiricum* rhodopsin, Rh – *B. taurus* visual rhodopsin

DOI: 10.31857/S0044452920070943

Родопсины – это ретиаль-содержащие белки (РСБ), представляют собой обширную группу светочувствительных трансмембранных белков, преобразующих энергию света для выполнения различных биологических функций у представителей всех царств живых организмов.

Большое количество представителей родопсинов I типа или микробных родопсинов функционируют как ионные насосы, выполняя фотоэнергетическую функцию (простейший фотосинтез) [1–4]. Большинство родопсинов II типа функционируют как G-белок-связывающие рецепторы животных, обеспечивая фотоинформационную, в первую очередь зрительную, функцию [5]. Общей для всех родопсинов является структура апобелка (опсина), представленная семью трансмембранными α -спиралями и хромофорной группой (ретиаль), ковалентно связанной с лизиновым остатком опсина в седьмой α -спирали. Хромофорный центр – наиболее консервативный домен

всех РСБ. Белковое окружение ретинала обеспечивает спектральную настройку РСБ и способствует его сверхбыстрой фотоизомеризации, протекающей в фемтосекундном временном диапазоне [6, 7] с высоким квантовым выходом [8, 9] и являющейся первичной реакцией в процессе функционирования РСБ. В процессе этой фотохимической реакции происходит запасание энергии кванта света в химическую энергию конформационных перестроек белка, которая будет использована в дальнейшем для выполнения различных функций. Интересно отметить тот факт, что аналогичная реакция фотоизомеризации ретинала в растворе протекает с меньшим квантовым выходом и в 2.5–6 раз медленнее, чем в белковом окружении [10, 11].

Несмотря на обширные литературные данные, касающиеся родопсинов I, и II типов, некоторые фундаментальные вопросы остаются открытыми. Один из таких вопросов – их эволюционное про-

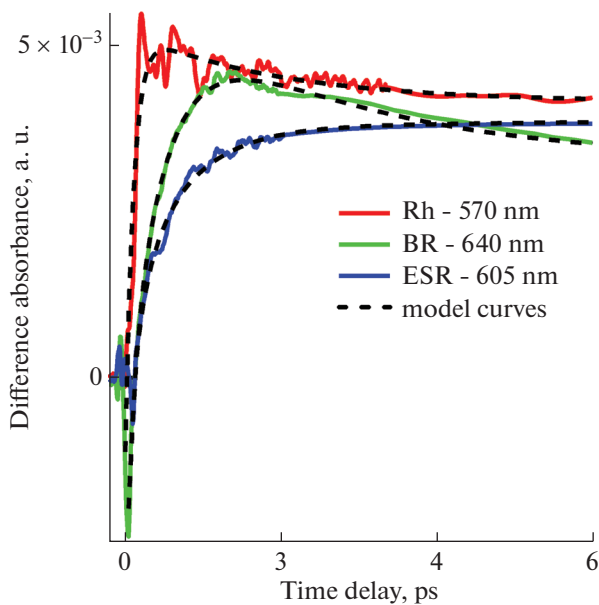


Рис. 1. Кинетические кривые фотоиндуцированного поглощения Rh, BR и ESR, представленные на характерных длинах волн зондирования (сплошные линии), а также соответствующие модельные экспоненциальные кривые (пунктирные линии), позволившие определить характерные времена наблюдаемых процессов. Время образования первичных промежуточных продуктов фотореакций Rh, BR и ESR с изомеризованным ретиналом составило 50–100 фс для фотородопсина (Rh), 500 фс для продукта *J* (BR) и 700 фс для продукта *J* (ESR). Время образования следующих промежуточных продуктов – батородопсина (Rh), продукта *K* (BR) и продукта *K* (ESR) составило 2, 1.8 и 6.3 пс, соответственно. Экспоненциальные кривые были построены независимо на разных длинах волн в широком спектральном диапазоне. Значение характерного времени определенного процесса было рассчитано как среднее, с учетом всех длин волн, на которых данный процесс наблюдался и доминировал.

Fig. 1. Kinetic curves of the Rh, BR and ESR photoinduced absorption, presented at the characteristic probing wavelengths (solid lines), as well as the corresponding model exponential curves (dotted lines), which made it possible to determine the characteristic times of the observed processes. The formation times of the primary intermediate products of Rh, BR and ESR photoreactions with isomerized retinal were 50–100 fs for photorhodopsin (Rh), 500 fs for product *J* (BR), and 700 fs for product *J* (ESR). The formation times of the following intermediate products – bathorhodopsin (Rh), product *K* (BR), and product *K* (ESR), were 2, 1.8, and 6.3 ps, respectively. Exponential curves were plotted independently at different wavelengths over a wide spectral range. The value of the characteristic time of a certain process was calculated as an average, taking into account all wavelengths at which this process was observed and dominated.

исхождение, единого мнения по которому не существует. Считается, что родопсины I типа (например, бактериородопсин) появились одновременно с возникновением биосферы Земли, около 3–3.5 млрд лет назад, а родопсины II типа как G-белок-связывающие белки – около 1 млрд лет назад

(подробнее см. [12]). Несмотря на похожую структуру, эти белки не обнаруживают сходства на уровне аминокислотной последовательности [13]. Поэтому можно предположить, что они могли возникнуть независимо, в результате конвергентной эволюции. С другой стороны, нельзя исключить и того, что они могли произойти от общего утерянного предшественника [14].

В этой связи сравнение характеристик родопсинов I и II типов, связанных с их функциями, представляет существенный интерес. В данной работе представлен обзор полученных нами ранее результатов, касающихся сравнения спектральных характеристик, и фотохимических реакций трех различных родопсинов [15–23]. Два из них – представители родопсинов I типа: бактериородопсин галофильной археобактерии *Halobacterium salinarum* (BR) и недавно открытый родопсин (ESR) почвенной психротрофной бактерии *Exiguobacterium sibiricum*, найденной в сибирской вечной мерзлоте возрастом около 3 млн лет [24]. ESR близок по строению к протонным насосам морских бактерий – протородопсину и ксантородопсину, и в меньшей степени протонному насосу – BR [25, 26]. Третий родопсин – это классический зрительный родопсин II типа – родопсин палочек быка *Bos taurus* (Rh). Спектральные характеристики и фотохимические реакции Rh, BR и ESR исследовались нами методами стационарной спектрофотометрии и фемтосекундной абсорбционной лазерной спектроскопии.

Все представители родопсинов I и II типов характеризуются широкой полосой поглощения с весьма высоким коэффициентом экстинкции, в нашем случае с максимумами 498 нм (Rh), 568 нм (BR) и 528 нм (ESR). Положение максимума полосы поглощения каждого белка адаптировано к спектральной характеристике световой среды, в которой он функционирует. По существу, положение максимума полосы поглощения родопсинов I, и II типов подчиняется законам дарвиновского естественного отбора. Ярким тому примером может служить спектральная настройка родопсина двух популяций креветок одного и того же вида *Mysis relicta* [27–29]. Одна из популяций обитает в почти полной темноте в глубоком озере, куда доходит лишь немного света в области 680 нм, и у которой, соответственно, максимум спектра поглощения родопсина смещён в длинноволновую область (560 нм). Другая, морская популяция, обитает в прибрежных водах, куда доходит больше света, в том числе коротковолновый свет. Максимум спектра поглощения родопсина у этой популяции смещён в коротковолновую область – 530 нм.

Что касается параметров фотохимической реакции, то между родопсинами I и II типов просматриваются различия, связанные с особенностями строения хромофорного центра, а также, с конформацией хромофора – полностью-*транс* (родопси-

ны I типа) и 11-*цис* (родопсины II типа) ретиналя. При поглощении кванта света хромофорная группа РСБ переходит в электронно-возбужденное состояние. Переход затем в основное состояние сопровождается изомеризацией ретиналя, скорость которой сильно отличается в родопсинах I и II типов. В случае BR и ESR первый фотопродукт с изомеризованным ретиналем (интермедиат *J*) образуется за 500 и 700 фс, соответственно (рис. 1) [6, 21–23]. Для BR квантовый выход этой реакции довольно высок и составляет $\phi = 0.64$ [8]. В случае Rh фотоизомеризация ретиналя происходит за более короткое время, а именно, всего за 50–80 фс [18, 30–32] и также с высоким квантовым выходом $\phi = 0.65$ [9]. Это самая быстрая реакция в фотохимии, известная на сегодняшнее время. Фотоизомеризация ретиналя приводит к образованию первого продукта – фотородопсина (рис. 1). Сверхбыструю изомеризацию в Rh связывают с отсутствием у 11-*цис* ретиналя, в отличие от полностью-*транс* ретиналя микробных родопсинов, небольшого барьера на поверхности потенциальной энергии возбужденного состояния, а также со строением хромофорного центра, в частности с сильным электростатическим взаимодействием ретиналя с ароматическим кластером [33]. Существенное различие в скорости фотореакции родопсинов I и II типов представляется функционально важным.

Еще одним функциональным преимуществом родопсина II типа (Rh), связанным со структурой его хромофорного центра и взаимодействием с хромофорной группой, является практически полное отсутствие спонтанной тепловой изомеризации 11-*цис* ретиналя в темноте, подобной темновой, спонтанной изомеризации полностью-*транс*→13-*цис* в молекуле BR и некоторых других родопсинов I типа [34]. Это связано с высоким тепловым барьером изомеризации 11-*цис* ретиналя в Rh (45 ккал/моль), что препятствует ложному запуску процесса фототрансдукции [35, 36]. Физиологический смысл столь высокого теплового барьера изомеризации 11-*цис* ретиналя и столь высокой скорости и эффективности его фотоизомеризации состоит в том, чтобы, с одной стороны, исключить ложное срабатывание Rh в темноте (уменьшить, насколько это возможно, темновой, тепловой шум) и, с другой стороны, чтобы использовать энергию поглощенного кванта света именно для фотохимической реакции изомеризации с минимальной возможностью ее рассеяния в виде тепла или высвечивания в виде флуоресценции (квантовый выход флуоресценции Rh исключительно мал – 1.2×10^{-5} [37]).

Для всех РСБ характерны обратные фотореакции, которые могут быть инициированы из разных промежуточных продуктов прямой фотореакции. Важным отличием родопсинов II типа от родопсинов I типа в отношении обратных фотореакций является то, что эффективность обратной фотоизомеризации ретиналя (полностью-*транс*→11-*цис*) в

раннем продукте зрительного родопсина – батородопсине в пять раз меньше обратной фотоизомеризации ретиналя (13-*цис*→полностью-*транс*) в продукте *K* бактериородопсина [31]. Иными словами, вероятность обратной фотореакции в зрительном родопсине существенно меньше, чем в микробном.

Судя по всему, в ходе эволюции РСБ внутримолекулярный механизм взаимодействия ретиналя как хромофорной группы с его ближайшим белковым окружением в хромофорном центре стал более совершенным и специфичным для зрительных родопсинов как фотоинформационных белков по сравнению с более древними микробными родопсинами как, в основном, фотоэнергетическими (фотосинтез) белками. Такое совершенство и специфичность хромофорного центра зрительного родопсина обеспечивают надёжность и эффективность прямой реакции фотоизомеризации 11-*цис* ретиналя, запускающей процесс фототрансдукции.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (№ 18-015-00305, № 17-00-00166).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ernst O.P., Lodowski D.T., Elstner M., Hegemann P., Brown L.S., Kandori H. Microbial and animal rhodopsins: structures, functions, and molecular mechanisms. Chem. Rev. 114: 126–163. 2014. <https://doi.org/10.1021/cr4003769>
2. Kurihara M., Sudo Y. Microbial rhodopsins: wide distribution, rich diversity and great potential. BPPB. 12: 121–129. 2015. https://doi.org/10.2142/biophysico.12.0_121
3. Kandori H. Ion-pumping microbial rhodopsins. Front. Mol. Biosci. 2: 52. 2015. <https://doi.org/10.3389/fmolb.2015.00052>
4. Gushchin I. and Gordeliy V. Microbial rhodopsins. Membrane protein complexes: structure and function. Subcellular Biochemistry. Ed. Harris J., Boekema E. Singapore. Springer: 2018. <https://doi.org/10.1007/978-981-10-7757-9>
5. Ostrovsky M.A. and Feldman T.B. Chemistry and molecular physiology of vision: Light-sensitive protein rhodopsin. Russ. Chem. Rev. 81(11): 1071–1090. 2012. <https://doi.org/10.1070/RC2012v081n11ABEH004309>
6. Dobler J., Zinth W., Kaiser W., Oesterhelt D. Excited-state reaction dynamics of bacteriorhodopsin studied by femtosecond spectroscopy. Chem. Phys. Lett. 144: 215–220. 1988. [https://doi.org/10.1016/0009-2614\(88\)87120-3](https://doi.org/10.1016/0009-2614(88)87120-3)
7. Schoenlein R.W., Peteanu L.A., Mathies R.A., Shank C.V. The first step in vision: femtosecond isomerization of rhodopsin. Science. New Series. 254: 412–415. 1991. <https://doi.org/10.1126/science.1925597>
8. Govindjee R., Balashov S.P., Ebrey T.G. Quantum efficiency of the photochemical cycle of bacteriorhodopsin.

- Biophys. J. 58: 597–608. 1990.
[https://doi.org/10.1016/s0006-3495\(90\)82403-6](https://doi.org/10.1016/s0006-3495(90)82403-6)
9. Kim J.E., Tauber M.J., Mathies R.A. Wavelength dependent *cis-trans* isomerization in vision. *Biochemistry*. 40(46): 13774–13778. 2001.
<https://doi.org/10.1021/bi0116137>
 10. Zgrablic G., Novello A.M., Parmigiani F. Population branching in the conical intersection of the retinal chromophore revealed by multipulse ultrafast optical spectroscopy. *J. Am. Chem. Soc.* 134: 955–961. 2012.
<https://doi.org/10.1021/ja205763x>
 11. Kandori H., Katsuta Y., Ita M., Sasabe H. Femtosecond fluorescence study of the rhodopsin chromophore in solution. *J. Am. Chem. Soc.* 117: 2669–2670. 1995.
<https://doi.org/10.1021/ja00114a040>
 12. Ostrovsky M.A. Rhodopsin: evolution and comparative physiology. *Paleontol. J.* 51(5): 562–572. 2017.
<https://doi.org/10.1134/S0031030117050069>
 13. Shen L., Chen C., Zheng H., Jin L. The evolutionary relationship between microbial rhodopsins and Metazoan rhodopsins. *Sci. World J.* 2013: 435651. 2013.
<https://doi.org/10.1155/2013/435651>
 14. Mackin A., Roy R.A., Theobald D.L. An empirical test of convergent evolution in rhodopsins. *Mol. Biol. Evol.* 31: 85–95. 2014.
<https://doi.org/10.1093/molbev/mst171>
 15. Smitienko O.A., Shelaev I.V., Gostev F.E., Fel'dman T.B., Nadochenko V.A., Sarkisov O.M., Ostrovsky M.A. Coherent processes in formation of primary products of rhodopsin photolysis. *Dokl. Biochem. Biophys.* 421: 194–198. 2008.
<https://doi.org/10.1134/S160767290804008X>
 16. Smitienko O.A., Mozgovaya M.N., Shelaev I.V., Gostev F.E., Feldman T.B., Nadochenko V.A., Sarkisov O.M., Ostrovsky M.A. Femtosecond formation dynamics of primary photoproducts of visual pigment rhodopsin. *Biochemistry (Moscow)*. 75(1): 25–35. 2010.
<https://doi.org/10.1134/S0006297910010049>
 17. Mozgovaya M.N., Smitienko O.A., Shelaev I.V., Gostev F.E., Feldman T.B., Nadochenko V.A., Sarkisov O.M., Ostrovsky M.A. Photochromism of visual pigment rhodopsin on the femtosecond time scale: coherent control of retinal chromophore isomerization. *Dokl. Biochem. Biophys.* 435: 302–306. 2010.
<https://doi.org/10.1134/S1607672910060062>
 18. Nadochenko V.A., Smitienko O.A., Feldman T.B., Mozgovaya M.N., Shelaev I.V., Gostev F.E., Sarkisov O.M., Ostrovsky M.A. Conical intersection participation in femtosecond dynamics of visual pigment rhodopsin chromophore *cis-trans* photoisomerization. *Dokl. Biochem. Biophys.* 446: 242–246. 2012.
<https://doi.org/10.1134/S1607672912050080>
 19. Smitienko O., Nadochenko V., Feldman T., Balatskaya M., Shelaev I., Gostev F., Sarkisov O., Ostrovsky M. Femtosecond laser spectroscopy of the rhodopsin photochromic reaction: a concept for ultrafast optical molecular switch creation (ultrafast reversible photoreaction of rhodopsin). *Molecules*. 19: 18351–18366. 2014.
<https://doi.org/10.3390/molecules191118351>
 20. Shelaev I.V., Mozgovaya M.N., Smitienko O.A., Gostev F.E., Feldman T.B., Nadochenko V.A., Sarkisov O.M., Ostrovskii M.A. Femtosecond dynamics of primary processes in visual pigment rhodopsin. *Russ. J. Phys. Chem. B.* 8(4): 510–517. 2014.
<https://doi.org/10.1134/S1990793114040101>
 21. Feldman T.B., Smitienko O.A., Shelaev I.V., Gostev F.E., Nekrasova O.V., Dolgikh D.A., Nadochenko V.A., Kirpichnikov M.P., Ostrovsky M.A. Femtosecond spectroscopic study of photochromic reactions of bacteriorhodopsin and visual rhodopsin. *J. Photochem. Photobiol. B. Biol.* 164: 296–305. 2016.
<https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2016.09.041>
 22. Smitienko O.A., Nekrasova O.V., Kudriavtsev A.V., Yakovleva M.A., Shelaev I.V., Gostev F.E., Dolgikh D.A., Kolchugina I.B., Nadochenko V.A., Kirpichnikov M.P., Feldman T.B., Ostrovsky M.A. Femtosecond and picosecond dynamics of recombinant bacteriorhodopsin primary reactions compared to the native protein in trimeric and monomeric forms. *Biochemistry Moscow*. 82(4): 490–500. 2017.
<https://doi.org/10.1134/S0006297917040113>
 23. Smitienko O.A., Feldman T.B., Petrovskaya L.E., Nekrasova O.V., Yakovleva M.A., Shelaev I.V., Gostev F.E., Cherepanov D.A., Kolchugina I.B., Dolgikh D.A., Nadochenko V.A., Kirpichnikov M.P., Ostrovsky M.A. Comparative femtosecond spectroscopy of primary photoreactions of *Exiguobacterium sibiricum* rhodopsin and *Halo bacterium salinarum* bacteriorhodopsin. *J. Phys. Chem. B.* 2020. (in press).
 24. Rodrigues D.F., Ivanova N., He Z., Huebner M., Zhou J., Tiedje J.M. Architecture of thermal adaptation in an *Exiguobacterium sibiricum* strain isolated from 3 million year old permafrost: A genome and transcriptome approach. *BMC Genom.* 9: 547. 2008.
<https://doi.org/10.1186/1471-2164-9-547>
 25. Gushchin I., Chervakov P., Kuzmichev P., Popov A.N., Round E., Borshchevskiy V., Ishchenko A., Petrovskaya L., Chupin V., Dolgikh D.A., Arseniev A.S., Kirpichnikov M., Gordeliy V. Structural insights into the proton pumping by unusual proteorhodopsin from nonmarine bacteria. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 110: 12631–12636. 2013.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1221629110>
 26. Petrovskaya L., Balashov S., Lukashev E., Imasheva E., Gushchin I.Y., Dioumaev A., Rubin A., Dolgikh D., Gordeliy V., Lanyi J. ESR – a retinal protein with unusual properties from *Exiguobacterium sibiricum*. *Biochemistry (Moscow)*. 80: 688–700. 2015.
<https://doi.org/10.1134/s000629791506005x>
 27. Jokela-Määttä M., Pahlberg J., Lindström M., Zak P., Porter M., Ostrovsky M.A., Cronin T.W., Donner K. Visual pigment absorbance and spectral sensitivity of *Mysis relicta* (Crustacea, Mysida) in different light environments. *J. Comp. Physiol. A*. 191: 1087–1097. 2005.
<https://doi.org/10.1007/s00359-005-0039-8>
 28. Feldman T., Yakovleva M., Lindström M., Donner K., Ostrovsky M. Eye adaptation to different light environments in two populations of *Mysis relicta*: a comparative study of carotenoids and retinoids. *J. Crust. Biol.* 30(4): 636–642. 2010.
<https://doi.org/10.1651/09-3218.1>
 29. Belikov N., Yakovleva M., Feldman T., Demina O., Khodonov A., Lindström M., Donner K., Ostrovsky M. Lake and sea populations of *Mysis relicta* (Crustacea, Mysida) with different visual-pigment absorbance spectra use the

- same A1 chromophore. PLoS ONE. 9(2): 1–8. 2014.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088107>
30. Polli D., Altoè P., Weingart O., Spillane K.M., Manzoni C., Brida D., Tomasello G., Orlandi G., Kukura P., Mathies R.A. Conical intersection dynamics of the primary photoisomerization event in vision. *Nature*. 467: 440–443. 2010.
<https://doi.org/10.1038/nature09346>
 31. Johnson P.J., Halpin A., Morizumi T., Prokhorenko V.I., Ernst O.P., Miller R.J.D. Local vibrational coherences drive the primary photochemistry of vision. *Nature Chem*. 7:980–986. 2015.
<https://doi.org/10.1038/nchem.2398>
 32. Mathies R.A. A coherent picture of vision. *Nature Chem*. 7: 945–947. 2015.
<https://doi.org/10.1038/nchem.2406>
 33. Kholmurodov Kh.T., Feldman T.B., Ostrovsky M.A. Interaction of chromophore, 11-*cis*-retinal, with amino acid residues of the visual pigment rhodopsin in the region of protonated Schiff base: a molecular dynamics study. *Russ. Chem. Bull. International Edition*. 56(1): 20–27. 2007.
<https://doi.org/10.1007/s11172-007-0004-5>
 34. Oesterhelt D., Meentzen M., Schuhmann L. Reversible dissociation of the purple complex in bacteriorhodopsin and identification of 13-*cis* and all-*trans*-retinal as its chromophores. *Eur. J. Biochem*. 40: 453–463. 1973.
<https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.1973.tb03214.x>
 35. Baylor D.A., Nunn B.J., Schnapf J.L. The photocurrent, noise and spectral sensitivity of rods of the monkey *Macaca fascicularis*. *J. Physiol*. 357: 575–607. 1984.
<https://doi.org/10.1113/jphysiol.1984.sp015518>
 36. Baylor D.A. Photoreceptor signals and vision. Proctor lecture. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci*. 28(1): 34–49. 1987.
 37. Doukas A.G., Junnarkar M.R., Alfano R.R., Callender R.H., Kakitani T., Honig. B. Fluorescence quantum yield of visual pigments: Evidence for subpicosecond isomerization rates. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 81: 4790–4794. 1984.
<https://doi.org/10.1073/pnas.81.15.4790>

Comparative Study of Photochemistry of Microbial Rhodopsins (Type I) and Animal's Rhodopsins (Type II)

A. S. Medvedeva^a, O. A. Smitienko^a, T. B. Feldman^{a,b}, and M. A. Ostrovsky^{a,b#}

^a Emanuel Institute of Biochemical Physics, RAS, Moscow, Russia

^b Department of Molecular Physiology, Biology Faculty, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

[#]e-mail: ostrovsky3535@mail.ru

The light-sensitive proteins, rhodopsins, are present in all the kingdoms of living organisms. Type I (microbial) rhodopsins generally have a photoenergetic function; most type II rhodopsins are photoreceptor proteins of animals. The paper presents a comparison of the spectral characteristics and photochemical reactions of three different rhodopsins: bacteriorhodopsin of the halophilic archaeon *H. salinarum*, rhodopsin of the soil psychrotrophic bacterium *E. sibiricum*, and visual rhodopsin of bovine rods. Stationary absorption of the proteins, parameters of their photochemical reactions, such as the rate of isomerization of retinal chromophore, and the formation of the first products, as well as the probability of reverse photoreaction and the presence of spontaneous thermal isomerization of retinal are considered. It is assumed that, in the course of evolution, the mechanism of interaction of retinal with the protein in the chromophore center of animal visual rhodopsins (type II rhodopsins) as photoinformation proteins has become more perfect and specific.

Keywords: microbial rhodopsin, visual rhodopsin, bacteriorhodopsin, rhodopsin *Exiguobacterium sibiricum*, evolution of rhodopsins, photochemistry of rhodopsins