

# Bioluminiscencija

---

**Rajak, Vanda**

**Undergraduate thesis / Završni rad**

**2023**

*Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj:* **University of Split, Faculty of Science / Sveučilište u Splitu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

*Permanent link / Trajna poveznica:* <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:166:086396>

*Rights / Prava:* [Attribution-NoDerivatives 4.0 International/Imenovanje-Bez prerada 4.0 međunarodna](#)

*Download date / Datum preuzimanja:* **2024-07-26**

*Repository / Repozitorij:*

[Repository of Faculty of Science](#)



UNIVERSITY OF SPLIT



Sveučilište u Splitu

Prirodoslovno – Matematički fakultet

Odjel za biologiju

Vanda Rajak

# **BIOLUMINISCENCIJA**

Završni rad

Split, rujan 2023.

Ovaj rad, izrađen u Splitu 2023. godine pod vodstvom doc. dr. sc. Antonele Sovulj, predan je na ocjenu Odjelu za biologiju Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Splitu radi stjecanja zvanja prvostupnika biologije.

## TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište u Splitu

Prirodoslovno-matematički fakultet

Odjel za biologiju

Ruđera Boškovića 33, 21 000 Split, - Hrvatska

Završni rad

### BIOLUMINISCENCIJA

Bioluminiscencija je fenomen prisutan kod različitih organizama, te je predmet mnogobrojnih znanstvenih istraživanja. Bioluminiscencija uključuje emisiju svjetlosti kroz kemijske reakcije unutar živih organizama. U procesu bioluminiscencije sudjeluju luciferin i luciferaza. Luciferin emitira svjetlost u reakciji sa specifičnim spojevima, uz pomoć luciferaze. Emitirana svjetlost služi za obranu od predatora, komunikaciju, kamuflažu te privlačenje plijena ili partnera. Cilj proučavanja bioluminiscencije je poznavanje njezinih mehanizama, raznolikosti u prirodi i uloge u živom svijetu.

**Ključne riječi:** bioluminiscencija, luciferin, luciferaza

**Rad sadrži:** 29 stranica, 33 slike, 28 literaturnih navoda. Izvornik je na hrvatskom jeziku

**Mentor:** doc.dr.sc. Antonela Sovulj, docent Prirodoslovno-matematički fakultet, Sveučilište u Splitu

**Ocjenjivači:** doc.dr.sc Antonela Sovulj

prof.dr.sc. Biljana Apostolska

prof.dr.sc. Mate Šantić

## **BASIC DOCUMENTATION CARD**

University of Split

Faculty of Science

Department of Biology

Ruđera Boškovića 33, 21000 Split, -Croatia

Bachelor thesis

## **BIOLUMINESCENCE**

Bioluminescence, a phenomenon present in various organisms, is the subject of numerous scientific investigations. Bioluminescence involves the emission of light through chemical reactions within living organisms. Luciferin and luciferase participate in the process of bioluminescence. Luciferin emits light in reaction with specific compounds, with the help of luciferase. The emitted light is used for defense against predators, communication, camouflage and attracting prey or partners. The purpose of studying bioluminescence is to know its mechanisms, diversity in nature and role in the living world.

**Keywords:** bioluminescence, luciferin, luciferase

**Thesis consists of:** 29 pages, 33 pictures, 28 references. Original language: Croatian

**Mentor:** Antonela Sovulj, Ph.D. Assistant Professor of Faculty of Science, University of Split

**Reviewers:** doc.dr.sc Antonela Sovulj

prof.dr.sc. Biljana Apostolska

prof.dr.sc. Mate Šantić

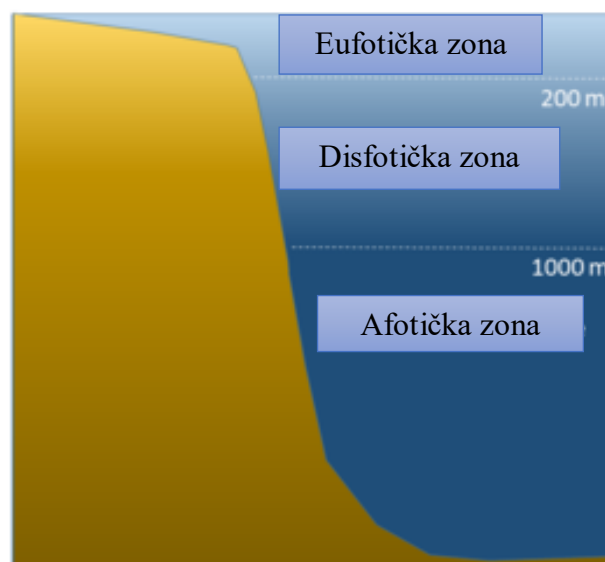
# SADRŽAJ

1. UVOD .....	1
2. RAZRADA TEME .....	3
2.1. Povijest bioluminiscencije .....	3
2.2. Kemijski mehanizam bioluminiscencije .....	4
2.3. Karakteristike emisije svjetlosti .....	5
2.4. Pojava bioluminiscencije u prirodi .....	7
2.4.1. Bioluminiscentne bakterije ( <i>Bacteria</i> ) .....	7
2.4.2. Bioluminiscentni protisti ( <i>Protista</i> ) .....	7
2.4.3. Bioluminiscentne gljive ( <i>Fungi</i> ) .....	9
2.4.4. Bioluminiscencija kod životinja ( <i>Animalia</i> ) .....	10
2.5. Uloge bioluminiscencije .....	20
2.5.1. Obrana od predatora .....	20
2.5.2. Kamuflaža i upozoravajuća svjetlost .....	21
2.5.3. Privlačenje plijena .....	22
2.5.4. Komunikacija između iste vrste .....	23
2.6. Ljudi i bioluminiscencija .....	23
3. SAŽETAK .....	25
4. LITERATURA .....	26

## 1. UVOD

Bioluminiscencija predstavlja kemijsku reakciju u organizmu koja rezultira emitiranjem vidljive svjetlosti. Odnosi se na hladnu vrstu svjetlosnih pojava koje se javljaju bez stvaranja topline, za razliku od "vruće svjetlosti" koju stvaraju plamen ili žarulja. Za bioluminiscenciju je potreban enzim luciferaza koja reagira s organskom molekulom luciferinom u prisutnosti kisika (Hashimoto i sur., 2021). Kao rezultat ove reakcije nastaje molekula nazvana oksiluciferin te se oslobađa energija u obliku svjetlosti (Wilson i Hastings, 1998). Svjetlost je uglavnom pod kontrolom živčanog sustava, a nakon smrti organizma luminiscencija prestaje (Britannica, 2023).

Biokemija luminiscentnih sustava se razlikuje na staničnoj razini, a zbog toga se razlikuju i po strukturi i djelovanju. Kod nekih organizama enzim luciferaza je raspoređen po cijeloj citoplazmi, dok drugi organizmi u stanicama za bioluminiscenciju imaju svjetleće organe, fotofore, odgovorne za emisiju svjetlosti (Wilson i Hastings, 1998). Luciferin ima različite kemijske strukture kod morskih i kopnenih bioluminiscentnih organizama (Hashimoto i sur., 2021). Pojedini organizmi proizvode svjetlo ne stvarajući luciferin, nego ga dobivaju prehranom ili kao riba svjetiljka (*Anomalops katoptron*), imaju simbiotski odnos sa bioluminiscentnim bakterijama (Oba i Schultz, 2014).



Slika 1. Zonacije morskih dubina s obzirom na svjetlo.

Izvor: <https://animals.howstuffworks.com/animal-facts/bioluminescence1.htm>

Mogućnost stvaranja svjetla razvila se različitim evolucijskim linijama. Bioluminiscencija je relativno rijetka pojava kod životinja koje žive na kopnu, a prisutna je kod bakterija (*Bacteria*), gljiva (*Fungi*), glista (*Nematoda*), kukaca (*Insecta*), puževa (*Gastropoda*) i stonoga (*Myriapoda*). Prisutna je kod otprilike 80% morskih organizama kao što su bakterije (*Bacteria*), zrakaši (*Radiolaria*), dinoflagelati (*Dinoflagellatae*), morske spužve (*Porifera*), žarnjaci (*Cnidaria*), rakovi (*Crustacea*), zmijske (*Ophiuroidea*) glavonošci (*Cephalopoda*) te ribe (*Pisces*) (Widder, 2002).

Bioluminiscencija ima ulogu u samoobrani, kamuflaži, privlačenju plijena i privlačenju partnera u cilju reprodukcije (Haddock i sur., 2010). U moru se javlja u zoni sumraka, odnosno u slabo osvijetljenoj disfotičnoj zoni, a proteže se od 200 do 1000 metara dubine (Slika 1). U područje ove zone prodire mala količina sunčeve svjetlosti koju većinu apsorbira morska voda, ostavljajući plavkasto-zelenu boju svjetla. (Wilson, 2007).



## 2. RAZRADA TEME

### 2.1. Povijest bioluminiscencije

Pojam "luminiscencija" označava proces proizvodnje svjetlosti u uvjetima koji nisu povezani s visokom temperaturom, a obuhvaća sve oblike "hladnog svjetla". Pojam je uveo njemački fizičar i povjesničar Eilhardt Wiedemann 1888. godine (Shimomura, 2012). Iako je pojam relativno nov, luminiscencija je uočena i opisuje se još od razdoblja antike, a moguće ga je istraživati i bez inovativne tehnologije (Harvey, 1957).

Bioluminiscencija se u antičko doba, spominje u pjesmama. U kineskoj poeziji, na primjer, spominju se "noćni putnici", što upućuje na krijesnice. Postoje i mitovi o podrijetlu vatre koja dolazi iz "gorućeg mora", a danas se zna da je ta svjetlost povezana s bioluminiscentnim planktonom ili dinoflagelatima koji obitavaju u oceanima (Lee, 2008).

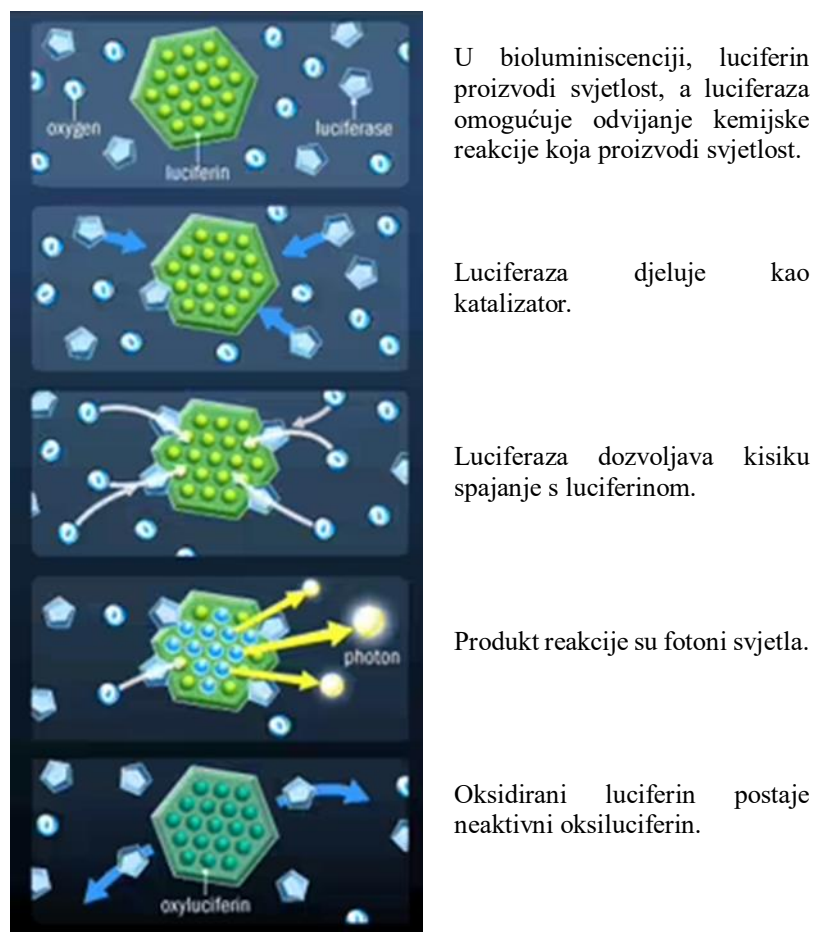
Prvi konkretni zapis o bioluminiscentnim organizmima dao je Plinije Stariji u djelu "*Naturalis Historia*". Detaljno je opisao mnoge životinje koje emitiraju svjetlost, poput žarnjaka, krijesnica i svjetlećeg mekušca poznatog kao *Pholas dactylus*. Također, u istom djelu, opisuje ljubičastu meduzu (*Pelagia noctiluca*), ribice lampione iz porodice *Myctophidae* te svjetleće drvo i gljive (Lee, 2008).

U 16. stoljeću, Conrad Gestner, profesor prirodoslovlja i medicine na Sveučilištu u Zürichu napisao je prvu knjigu posvećenu bioluminiscenciji "*De Lunariis*". U ovoj zbirci, Gestner je objedinio bogatu povijest promatranja bioluminiscentnih organizama, uključujući biljke, životinje i svjetleće minerale (Lee, 2008).

Vrstu iz roda *Noctiluca*, koljeno *Dinoflagellata*, otkrio je Henry Baker 1753.g. i nazvao "svjetlećom životinjom" zbog blistavog sjaja. Kasnije, 1854. Johann Florian Heller, identificirao je niti, poznate kao hife, unutar gljiva koje su izvor svjetlosti u mrtvom drvu. Njegova spoznaja doprinijela je razumijevanju kako neživi materijal može proizvoditi svjetlost (Harvey, 1920). Krajem 19. stoljeća, Raphaël Dubois, istraživao je bioluminiscenciju proučavanjem kukaca roda *Pyrophorus* te morskog školjkaša vrste *Pholas dactylus*. Dokazao je da je proces povezan s oksidacijom specifičnog spoja koji je nazvao luciferin, te otkrio i enzim luciferazu (Poisson, 2010).

## 2.2. Kemijski mehanizam bioluminiscencije

Bioluminiscencija je rezultat oslobađanja energije tijekom kemijskih reakcija, pri čemu svaka reakcija predstavlja kemiluminiscencijsku reakciju (Shimomura, 2012). Ne zahtijeva apsorpciju sunčeve svjetlosti ili drugog elektromagnetskog zračenja za emitiranje svjetlosti. Glavna komponenta bioluminiscencije je molekula luciferin (lat. *lucifer*, donositelj svjetla), organska molekula koja u reakciji s drugim tvarima emitira svjetlost. Enzimi luciferaza ili fotoproteini olakšavaju reakciju i emisiju svjetlosti luciferina. Luciferaza djeluje kao katalizator, ubrzava reakciju, a pritom se ne troši. Oksidacijom luciferina uz sudjelovanje luciferaze, oslobađa se energija, a otpušta se neaktivni oksiluciferin (Slika 2) (Haddock i sur., 2010).



Slika 2. Prikaz djelovanja luciferina i luciferaze u bioluminiscenciji.

Izvor: <https://animals.howstuffworks.com/animal-facts/bioluminescence3.htm>

Vidljivost ili nevidljivost svjetla ovisi o vrsti luciferina i organizma. Različiti organizmi koriste različite oblike luciferina i enzima za postizanje bioluminiscencije, što može rezultirati svjetlom različitih boja. Ista molekula luciferina može biti važna u različitim nesrodnim organizmima. Primjerice, molekula "koelenterazin" je sposobna stvarati svjetlost u najmanje devet različitih skupina organizama. Također pretpostavlja se da neki organizmi ne sintetiziraju istu molekulu, nego da luciferin dobivaju prehranom (Haddock i sur., 2010).

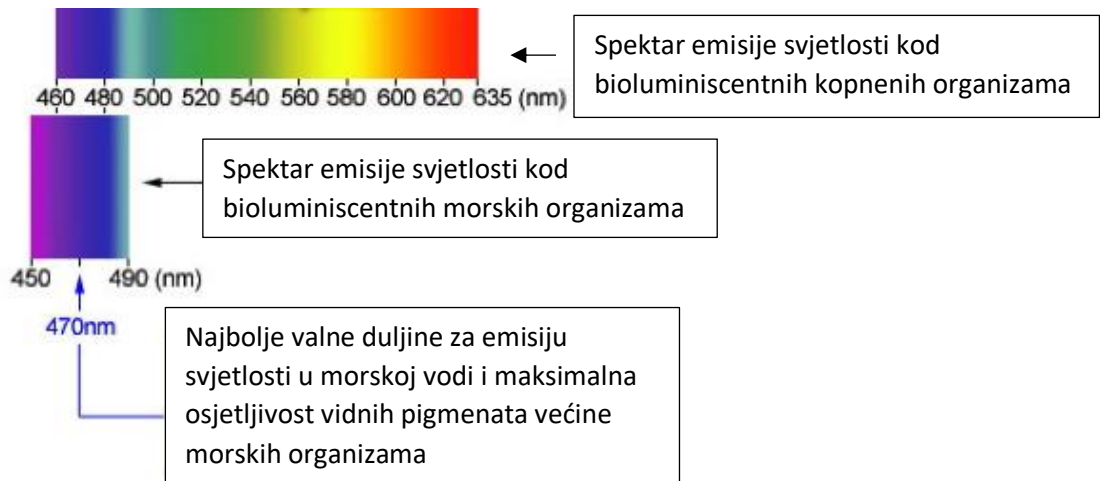
Mnogi bioluminiscencijski sustavi uključuju kofaktore poput FMNH<sub>2</sub> (reducirani oblik flavin mononukleotida), ATP (adenozin trifosfat), dodatne enzime i međuprodukte koji su uključeni u korake proizvodnje svjetla (Britannica, 2023). U nekim bioluminiscencijskim sustavima, posebni enzimi, poput fotoproteina, koji je oblik luciferaze, vežu i stabiliziraju oksigenirani luciferin te emitiraju svjetlost samo u prisutnosti određenih kationa poput magnezija ili kalcija. To omogućava organizmima kontroliranje vremena emitiranja svjetlosti. Fotoprotein, za razliku od reakcije luciferin-luciferaza čiji intenzitet svjetlosti ovisi o koncentraciji luciferina i luciferaze, može emitirati svjetlost proporcionalno količini prisutnih proteina, čak i kad nema kisika (Haddock i sur., 2010). Poznate su četiri glavne skupine fotoproteina: fotoproteini osjetljivi na kalcijeve ione, fotoproteini koji reagiraju na superoksid, fotoproteini koji reagiraju s H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (vodikov peroksid) i fotoproteini koji se aktiviraju pomoću ATP-a (Shimomura, 2012).

### **2.3. Karakteristike emisije svjetlosti**

Kemijska reakcija koja uzrokuje bioluminiscenciju stvara značajnu količinu energije. Međutim, nastala energija se ne oslobađa kao toplina, što je uobičajeno za kemijske reakcije, nego se usmjerava prema molekuli koja se nalazi u pobuđenom elektronskom stanju. Boja bioluminiscencije može biti prilagođena proteinskom okruženju koje utječe na pobuđeno stanje produkta (Wilson i Hastings, 1998). Ovo svojstvo se razvilo kao odgovor na potrebu za emitiranjem svjetlosti u svrhu komunikacije, obrane od grabežljivaca i drugih funkcija (Widder, 2010).

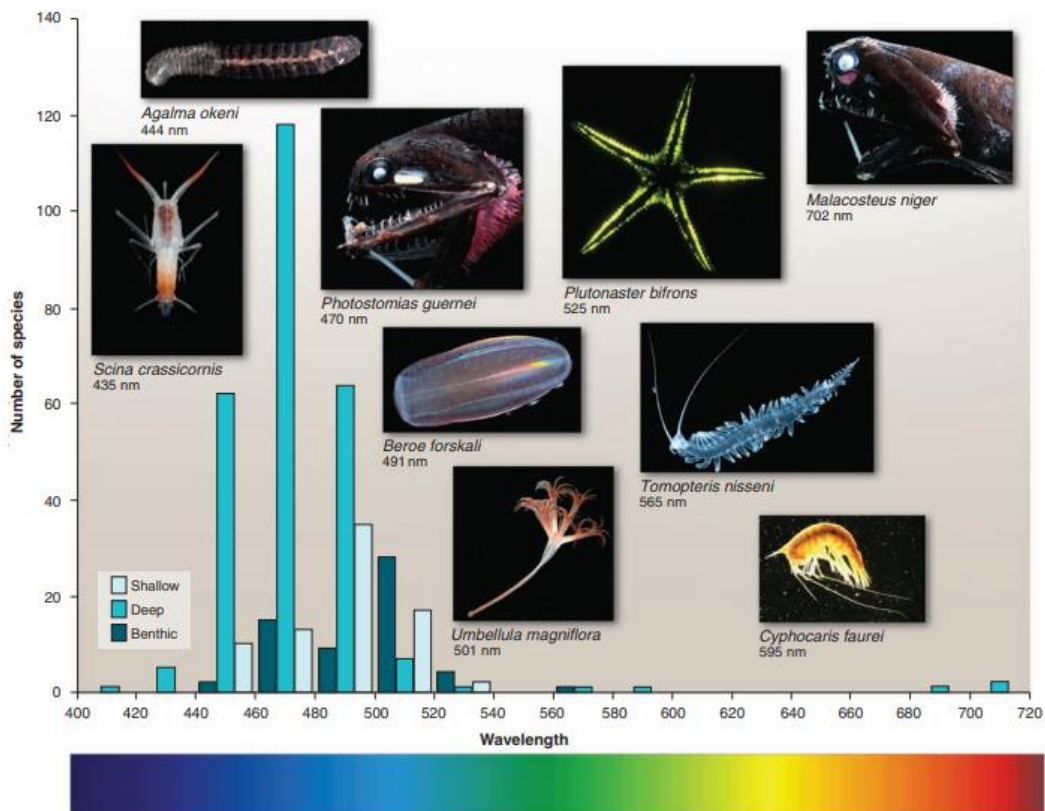
Vidljivo zračenje odgovara svjetlu s valnim duljinama između 400 i 700 nanometara. Spektri bioluminiscencije imaju široke trake koje se prostiru u rasponu od oko 60 do 100 nanometara. Kopnene vrste često imaju žuto-zelenu boju, ali za razliku od morskih vrsta, postoji veća raznolikost nijansi boja (Slika 3) (Widder, 2010). Većina morskih vrsta emitira bioluminiscenciju s maksimumom u rasponu od 450 do 490 nanometara što odgovara plavo-

zelenoj svjetlosti, ali postoje i iznimke jer neki organizmi emitiraju svjetlost drugih boja (Slika 4) (Herring, 1983).



Slika 3. Prikaz valnih duljina emisije svjetlosti kopnenih i morskih organizama.

Izvor: <http://photobiology.info/LeeBasicBiolum.html>



Slika 4. Prikaz valnih duljina emisije svjetlosti različitih morskih organizama.

x os- valni broj, y os- broj vrsta

Izvor: Widder, 2010.

## **2.4. Pojava bioluminiscencije u prirodi**

### **2.4.1. Bioluminiscentne bakterije (*Bacteria*)**

Bioluminiscentne bakterije su rijetke na kopnu, a zabilježene su kod roda *Photorhabdus*. U moru, luminiscentne bakterije su više zastupljene, a najpoznatije su vrste porodice *Vibrionaceae*, rod *Vibrio* i *Photobacterium* (Nealson i Hastings, 1979). One konstantno emitiraju svjetlost (Wilson i Hastings, 1998). Bioluminiscentne bakterije postoje kao slobodnoživuće i patogene, ali ih najviše živi u simbiozi s drugim organizmima, poput riba i lignji, koje koriste njihovu svjetlost za različite namjene. Nastanjuju različite dubine oceana, sediment i slana jezera (Srivastava i Katiyar, 2021). Bakterije roda *Vibrio* koriste sposobnost luminiscencije za privlačenje zooplanktonskih račića koji se hrane bakterijama. Unutar probavnog sustava račića, bakterije se razmnožavaju, a njihova svjetlost privlači ribe koje se hrane tim račićima. Ovaj proces omogućava bakterijama da prežive i dalje se razmnožavaju u probavnom sustavu riba, a kroz njihov izmet, bakterije se šire i rasprostranjuju (Zarubin i sur., 2011).

### **2.4.2. Bioluminiscentni protisti (*Protista*)**

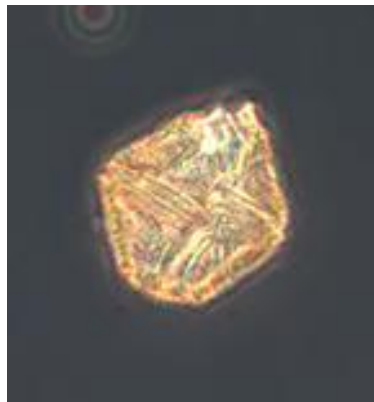
#### **2.4.2.1. Bioluminiscentni dinoflagelati (*Dinoflagellatae*)**

Koljeno *Dinoflagellatae* ili svjetleći bičaši su fitoplanktonski organizmi kod kojih bioluminiscencija uzrokuje kratke bljeskove svijetlosti. Poznatije vrste sa sposobnošću bioluminiscencije su rodovi *Noctiluca* (Slika 5), *Lingulodinium* (Slika 6) i *Pyrocystis* (Slika 7) (Shimomura, 2010). Prisutne su do 300 metara dubine oceana (Marcinko, 2013). Dinoflagelati uzrokuju luminiscenciju koja je uzrokovana mehaničkim podražajem. Luminiscencija dinoflagelata potječe od staničnih organela nazvanih "scintiloni" koji emitiraju plavu svjetlosti i sadrže tvari poput luciferina i luciferaze, što im omogućava proizvodnju svjetlosti (Hastings, 1996).



Slika 5. Bioluminiscencija kod vrste iz roda *Noctiluca*.

Izvor: <http://oceandatacenter.ucsc.edu/PhytoGallery/Dinoflagellates/noctiluca.html>



Slika 6. Bioluminiscencija kod vrste iz roda *Lingulodinium*.

Izvor: <http://oceandatacenter.ucsc.edu/PhytoGallery/Dinoflagellates/lingulodinium.html>



Slika 7. Bioluminiscencija kod vrste iz roda *Pyrocystis*.

Izvor: <https://eol.org/pages/90347>

#### 2.4.2.2. Bioluminiscentne radiolarije (*Radiolaria*)

Radiolarije su jednostanični eukariotski mikroskopski organizmi koji mogu emitirati svjetlost i u nedostatku kisika. Rodovi *Collozoum* i *Thalassicola* te dubokomorske vrste *Aulosphaera spp.* i *Tuscaridium cygneum* (Slika 8) pokazuju bioluminiscenciju, a koriste koelenterazin kao supstrat za ovaj proces (Srivastava i Katiyar, 2021).

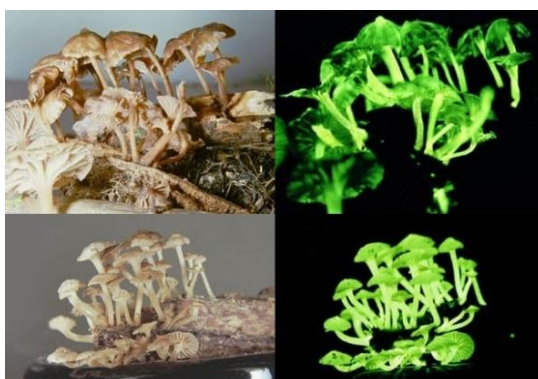


Slika 8. Mikroskopski prikaz radiolarije vrste *Tuscaridium cygneum*.

Izvor: <https://ashersolarz.wordpress.com/tag/science/>

#### 2.4.3. Bioluminiscentne gljive (*Fungi*)

Najviše vrsta svjetlećih gljiva pripada koljenu *Basidiomycetes* a potvrđena je prisutnost oko 71 do 80 vrsta gljiva diljem svijeta (Slika 9) (Srivastava i Katiyar, 2021).



Slika 9. Pojava bioluminiscencije kod gljiva.

Izvor: <https://schoolworkhelper.net/bioluminescence-in-fungi-history-mechanism/>

Bioluminiscencija kod gljiva se događa intracelularno, a emitiraju zelenkasto svjetlo. Ponekad izgleda kao izvanstanična svjetlost, ali to je zbog prolaska svjetlosti kroz stanice gljive

(Vinodkumar i Sarita, 2016). Emitiranje svjetlosti kod gljiva događa se tijekom različitih faza životnog ciklusa. Svjetlost je najintenzivnija kod mladih plodnih tijela i novog micelija. Iako luminiscencija gljiva nije blistava kao kod drugih organizama, luminiscencija može trajati tijekom nekoliko dana (Shimomura, 2010). Svrha ove pojave nije poznata, pretpostavlja se da služi za privlačenje kukaca koji služe za rasprostiranje spora. Također kod nekih gljiva bioluminiscencija je nusprodukt metabolizma te nema određenu svrhu (Srivastava i Katiyar, 2021).

#### 2.4.4. Bioluminiscencija kod životinja (*Animalia*)

##### 2.4.4.1. Bioluminiscentni rebraši (*Ctenophores*)

Rebraši predstavljaju osnovni filogenetski primjer bioluminiscencije kod životinja. Vrste iz porodice *Beroidae* i *Bolinopsidae*, koriste koelenterazin koji aktivira kalcij ion. Emitiraju svjetlo različitih valnih duljina, a većina ih koristi luminiscenciju za obranu od grabežljivaca (Slika 10) (Srivastava i Katiyar, 2021).



Slika 10. Bioluminiscencija kod žarnjaka vrste *Beroe forskalii* iz porodice *Beroidae*.

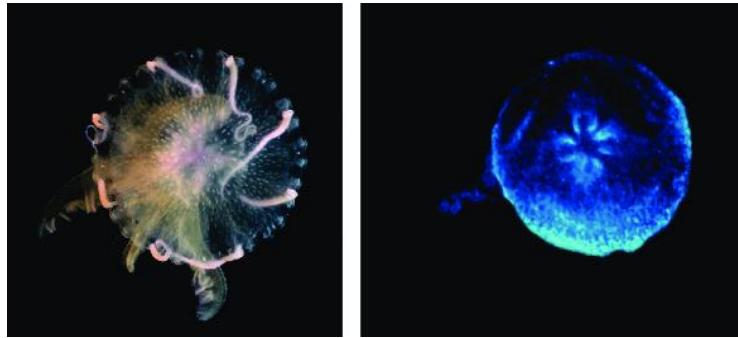
Izvor: <https://www.wrobelfphoto.com/gelatinouszooplankton/h25347306#h25347306>

##### 2.4.4.2. Bioluminiscentni žarnjaci (*Cnidaria*)

Veliki broj vrsta žarnjaka (*Cnidaria*), imaju svjetlosne organe koji emitiraju svjetlost, kao što su rodovi *Actinaria*, *Aequorea*, *Mitrocoma*, *Obelia*, *Pelagia* (Slika 11), *Periphylla*, *Renilla*, *Cavernularia*. Svjetlosnu reakciju kod razreda meduza i polipa pokreće fotoprotein uz prisutnost kalcijevog iona, dok je kod moruzgva za reakciju luciferin-luciferaza odgovoran koelenterazin kao luciferin (Shimomura, 2010). Neke vrste imaju točkaste izvore svjetlosti na



određenim dijelovima tijela, dok druge izbacuju svjetleći sekret. Fotofore ili organi za proizvodnju svjetla, mogu biti grupirani ili raspršeni po cijelom tijelu. Žarnjaci koriste luminiscenciju za obrambene i upozoravajuće svrhe. Također je poznato da neke meduze koriste aposematski sjaj kao upozorenje na svoju neukusnost, što može služiti kao zaštita od predatora (Srivastava i Katiyar, 2021).



Slika 11. Pojava bioluminiscencija kod meduze vrste *Pelagia notiluca*.

Izvor:

[https://www.researchgate.net/publication/232550670\\_Bioluminescence\\_and\\_the\\_Pelagic\\_Visual\\_Environment/figures?lo=1&utm\\_source=google&utm\\_medium=organic](https://www.researchgate.net/publication/232550670_Bioluminescence_and_the_Pelagic_Visual_Environment/figures?lo=1&utm_source=google&utm_medium=organic)

#### 2.4.4.3. Bioluminiscentni mekušci (*Mollusca*)

Bioluminiscencija se najčešće pojavljuje kod glavonožaca (*Cephalopoda*), ali i kod puževa (*Gastropoda*) i školjkaša (*Bivalvia*) (Srivastava i Katiyar, 2021). Kod puževa je zabilježena kod nekoliko vrsta, uključujući morske puževe roda *Angiola*, *Hinea* i *Melanella*, kopnenog puža *Dyakia striata* i slatkovodnog puža *Latia neritoides*, kod školjkaša *Pholas dactylus* te liganja *Watasenia scintillans* (Slika 12) i *Symplectoteuthis luminosa*.



Slika 12. Bioluminiscencija kod lignje vrste *Watasenia scintillans*.

Izvor: <https://www.naturepl.com/stock-photo-nature-image01601191.html>

Novozelandski slatkovodni puž *Latia neritoides* jedina je poznata svjetleća životinja koja cijeli životni ciklus provodi u slatkoj vodi. Izlučuje žuto-zelenu luminescentnu sluz kada je uznemiren (Slika 13) (Oba i sur., 2017). Svjetleći mekušci koriste različite bioluminiscencijske sustave, uključujući luciferin-luciferazu sustav i fotoproteine. Neki koriste koelenterazin ili njegove derivate kao luciferin (Shimomura, 2010). Svjetlosne organe koriste u različite svrhe, za komunikaciju, lov i udvaranje (Srivastava i Katiyar, 2021).



Slika 13. Bioluminiscencija kod puža vrste *Latia neritoides*.

Izvor: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/php.12704>

#### 2.4.4.4. Bioluminiscencija kod kolutićavaca (*Annelida*)

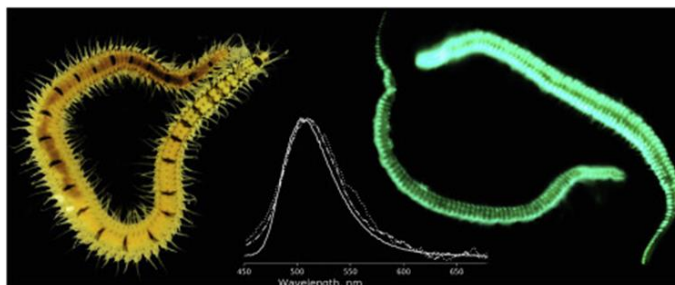
Kod *Annelida*, bioluminiscencija se javlja kod mnogočetinaša (*Polychaeta*) kao što je morska glista ili životinje iz porodica *Chaetopteridae*, *Polynoidae*, *Syllidae* i *Tomopteridae* (Slika 14), te maločetinaša (*Oligochaeta*) kao što su kišne gliste iz porodice *Acanthodrilidae*, *Megascolecidae* (Shimomura, 2010; Oba i sur., 2017). Boja bioluminiscencije varira, a najčešća je plavo-zelena svjetlost. Bioluminiscencija u ovim organizmima često se aktivira mehaničkom stimulacijom i koristi se u različite svrhe, uključujući obranu od grabežljivaca, privlačenje plijena i komunikaciju (Moraes i sur., 2021)



Slika 14. Bioluminiscencija kod crva *Tomopteris*, rod morskih planktonskih mnogočetinaša.

Izvor: <https://naturerules1.fandom.com/wiki/Tomopteris>

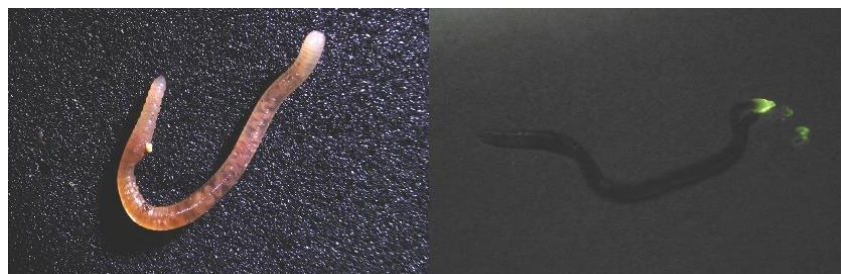
Bioluminiscencija bermudskog vatrenog crva, *Odontosyllis enopla* je povezana s mjesečevim ciklusom i izaziva svjetlucanje na površini vode za vrijeme parenja (Slika 15) (Shimomura, 2010).



Slika 15. Bioluminiscencija kod crva vrste *Odontosyllis enopla*.

Izvor: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0006291X1831204X>

Luminescencija svjetlećih glista iz razreda *Oligochaeta*, ovisi o molekularnom kisiku i često uključuje luciferin, luciferazu i  $H_2O_2$ . Svjetlucavu sluz emitiraju pri podražaju (Shimomura, 2010), koju koriste kao oblik aposematizma, upozoravaju predatorske vrste na nekusnost ili toksičnost, što rezultira time da predatori izbjegavaju takve jedinke (Slika 16) (Srivastava i Katiyar, 2021).



Slika 16. Pojava bioluminiscencije kod svjetleće gliste iz razreda *Oligochaeta*.

Izvor: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/php.12704>

#### 2.4.4.5. Bioluminiscentni člankonošci (*Arthropoda*)

##### Bioluminiscentni rakovi (*Crustacea*)

Razred Crustaceae obuhvaća više skupina svjetlećih organizama poput *Ostracoda*, *Copepoda*, *Amhipoda*, *Mysidacea*, *Decapodaa* i *Eupausiacea*. Vrsta *Vargula hilgendorffii*, iz reda *Ostracoda*, izbacuje svjetleću tekućinu u more u obliku oblaka (Slika 17) (Herring, 1985). Svjetleće su i vrste rakova *Copepoda*, uključujući porodice *Metridiidae*, *Lucicutiidae* i

*Augaptilidae*, kod kojih svjetlost služi za odvratanje predatora. Kod dekapodnih rakova, bioluminiscencija se javlja samo kod pelagičnih račića i kozica, koji posjeduju fotofore za emitiranje svjetla, a koriste ju za kamuflažu i protuosvjetljavanje za zaštitu od predatora i drugih opasnosti (Herring, 1985). Vrste iz reda *Amhipoda* bioluminiscenciju koriste kao obrambeni odgovor i za zbunjivanje predatora. Iz reda *Mysidaceae* samo divovska dubokomorska vrsta *Gnathophausia gigas* pokazuje znakove luminiscencije. Vrste iz reda *Euphausiacea*, poznate kao račići ili kril, koriste tetra-pirolne spojeve kao luciferine (Shimomura, 2010). Luminiscencija kod *Euphausiacea* obično ima ulogu kamuflaže protiv osvjetljenja iznad morske površine (Herring, 1985).



Slika 17. Prikaz bioluminiscencije kod vrste ostrakodnog raka *Vargula hilgendorffii*.

Izvor: <https://solvinzankl.photoshelter.com/image/I0000f2gMoA3sFms>

### **Bioluminiscentne stonoge (*Myriapoda*)**

Stonoga *Mortyxia sequoiae*, koja obitava u šumama sequoia u Kaliforniji, emitira zelenkastu svjetlost iz cijelog tijela (Slika 18). Njezina luminiscencija je unutarstanična (Shimomura, 2010).



Slika 18. Bioluminiscencija kod stonoga vrste *Motyxia sequoiae*.

Izvor: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/php.12704>

Stonoga *Orphaneus brevilabiatus* izlučuje zelenkastu svjetlucavu sluz kada je nadražena. Luminiscencija njezine sluzi pozitivno reagira na luciferin-luciferaza reakciju i stimulira  $H_2O_2$  (Shimomura, 2010).

### Pojava bioluminiscencije kod kukaca (*Insecta*)

Kukci su dominantni kopneni organizmi koji pokazuju bioluminiscenciju, a može se naći u različitim skupinama kukaca, uključujući redove *Blattodea* (žohari), *Coleoptera* (kornjaše), *Staphylinidae* (skakavci) i *Diptera* (muhe). Kornjaši, posebno uključujući krijesnice (*Lampyridae*), crva željezničara (*Phengodidae*) i kliktavice (*Elateridae*) predstavljaju izuzetno raznoliku i brojnu skupinu luminiscentnih kukaca. Krijesnice pokazuju bioluminiscenciju u svim životnim fazama, uključujući ličinke i odrasle jedinke (Srivastava i Katiyar, 2021), a poznate su po svojim zeleno-žutim bljeskovima koji služe za komunikaciju među jedinkama i udvaranje (Slika 19) (Longkumer i Kumar, 2018.).



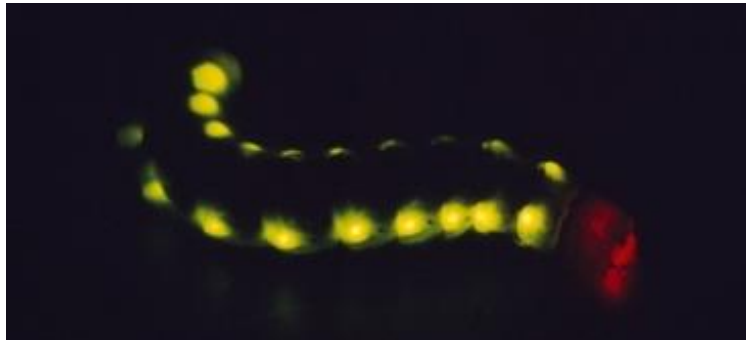
Slika 19. Prikaz bioluminiscencije kod krijesnica (*Lampyridae*).

Izvor: <https://www.skole.hr/krijesnice-2/>

Klikni kukci (*Elateridae*) imaju svjetlosne organe koji emitiraju kontinuirano zeleno svjetlo dok lete (Longkumer i Kumar, 2018). Crv željezničar (*Phengodidae*), poznat kao svjetleći crv, emitira najširi raspon boja među luminiscentnim kornjašima u ličinačkom stadiju, ima zelena svjetla na svakom segmentu tijela i crvena svjetla na glavi (Slika 20).

Boja svjetla određena je enzimom, a ne samim luciferinom (Hastings, 1996). Kukci koriste luminiscenciju obrambenu svrhu, za komunikaciju i privlačenje partnera. Vrsta *Arachnocampa luminosa* iz reda *Diptera* pokazuje bioluminiscenciju samo u ličinačkom stadiju gdje

bioluminiscencija ima uglavnom obrambenu funkciju, ali služi i za privlačenje plijena (Slika 21) (Srivastava i Katiyar, 2021).



Slika 20. Bioluminiscencija kod crva željezničara u ličinačkom stadiju (*Phengodidae*).

Izvor: <https://www.firefly.org/bioluminescent-insects.html>



Slika 21. Bioluminiscencija ličinačkog stadija vrste *Arachnocampa luminosa* iz reda *Diptera*.

Izvor: <https://www.natureplprints.com/popular-themes/weird-ugly-creatures/bioluminescent-fungus-gnat-arachnocampa-luminosa-18061212.html>

#### **2.4.4.6. Bioluminiscentni bodljikaši (*Echinodermata*)**

Svjetleće vrste unutar reda *Echinodermata* mogu se naći u svim razredima osim u *Echinoidea* (morski ježinci), a najznačajniji je razred zmijača *Ophiuroidea*. Bioluminiscencija vrsta *Amphiura squamata* i *Opbiopsila aranea* iz razreda *Ophiuroidea* (zmijače), povezana je s fotoproteinima koji nakon aktivacije vodikovim peroksidom emitiraju zeleno svjetlo duž krakova koja ovisi o molekularnom kisiku, a uzrokovana je podražajem (Slika 22). Kod vrste *Amphiura filiformis* se koristi reakcija luciferin-luciferaza, gdje je luciferin koelenterazin, a emitira se plava svjetlost (Oba i sur., 2017).



Slika 22. Pojava bioluminiscencija kod krhke zvijezde vrste *Amphiura squamata*.

Izvor: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/php.12704>

#### 2.4.4.7. Bioluminiscentni polusvitkovci (*Hemichordata*)

Koljeno *Hemichordata* sadrži bioluminiscentne enteropneuste, kao što su rodovi *Ptychodera* i *Balanoglossus*, koji izlučuju plavo-zelenu svjetlucavu sluz iz cijelog tijela nakon različitih vrsta podražaja (Slika 23) (Shimomura, 2010). Kod svjetlećih crva kao što je *Balanoglossus biminiensis*, dokazana je reakcija luciferin-luciferaza, a luminiscencija se pokreće dodatkom  $H_2O_2$  (Oba i sur., 2017).



Slika 23. Pojava bioluminiscencija kod crva vrste *Ptychodera flava*.

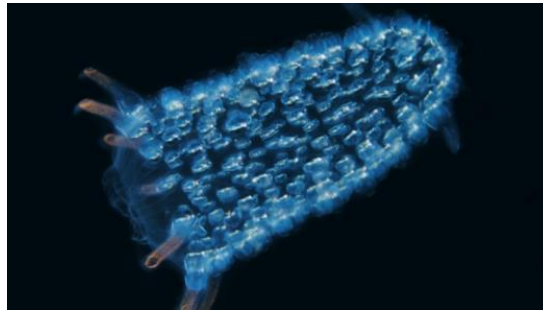
Izvor: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/php.12704>

#### 2.4.4.8. Bioluminiscencija kod svitkovaca (*Chordata*)

##### Bioluminiscencija kod plaštenjaka (*Urochordata*)

Plaštenjaci su beskralježnjaci koji pripadaju potkoljenu *Urochordata* i obuhvaćaju tri razreda: *Asciacea*, *Thaliacea* i *Appendicularia*. Unutar ovih razreda, postoje mali brojevi svjetlećih vrsta (Oba i sur., 2017). Vrsta svjetlećeg plaštenjaka *Pyrosoma* iz razreda *Thaliaceae*, poznata je po neprekidnoj svjetlosti, a pojavljuje se kao plankton u toplim morima (Slika 24). Njegova

luminiscencija nije povezana s luciferin-luciferaza reakcijom, nego svijetle samostalno kao odgovor na svjetlo (Shimomura, 2010).



Slika 24. Bioluminiscencija kod plaštenjaka roda *Pyrosoma*.

Izvor: <https://owlcation.com/stem/Pyrosomes-Mysterious-and-Bioluminescent-Marine-Animals>

### **Bioluminiscencija kod riba koštunjača (*Osteichthyes*)**

Kod riba koštunjača, bioluminiscencija se razlikuje u složenosti i raznolikosti svjetlosnih organa i ima različite biološke i ekološke funkcije. Bioluminiscencija je često prisutna u različitim porodicama riba, uključujući *Myctophidae*, *Leiognathidae*, *Anomalopidae* (Slika 25), *Platytroctidae*, *Apogonidae* i nekoliko porodica riba udičarki (Slika 26). Ovi svjetleći organizmi često imaju posebne obrasce i oblike svjetlosnih organa koji se koriste za identifikaciju vrsta. Unutar iste porodice riba, bioluminiscencija može varirati u smislu broja svjetlećih vrsta, neki rodovi riba u istoj porodici svijetle dok drugi ne.



Slika 25. Bioluminiscencija kod ribe svjetiljke vrste *Anomalops katoptron* iz obitelji *Anomalopidae*.

Izvor: [https://aquafind.com/FishTraders/view.php?bn=aquafind\\_wholesaleaquaculturetradingboard&key=1485287620](https://aquafind.com/FishTraders/view.php?bn=aquafind_wholesaleaquaculturetradingboard&key=1485287620)



Neke vrste u porodici *Apogonidae*, imaju bakterijske simbiote koji im pomažu u procesu bioluminiscencije. Većina svjetlećih riba koristi unutrašnju bioluminiscenciju, koja uključuje vlastite svjetleće organe i luciferin za proizvodnju svjetlosti (Paitio, Oba i Meyer-Rochow, 2016). Bioluminiscencija kod riba ima svrhu u komunikaciji, izbjegavanju grabežljivaca i privlačenju plijena (Srivastava i Katiyar, 2021).

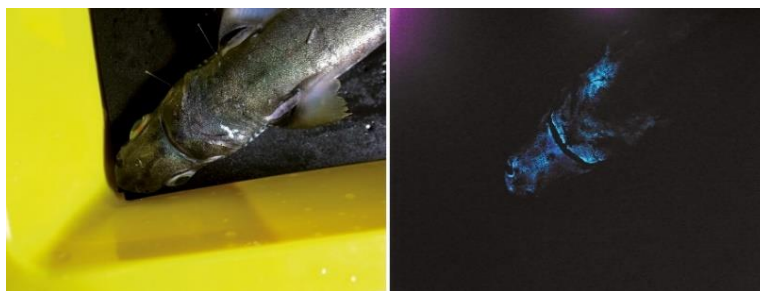


Slika 26. Bioluminiscencija kod ribe udičarke.

Izvor: <https://scitechdaily.com/the-role-of-bioluminescence-in-nature/>

### **Bioluminiscencija kod riba hrskavičnjača (*Chondrichthyes*)**

Bioluminiscencija je prisutna i kod hrskavičavih riba, u porodicama morskih pasa: *Dalatiidae*, *Somniosidae* i *Etmopteridae* (Slika 27). Imaju brojne sitne organe za proizvodnju svjetlosti smještene u nizovima na njihovim tijelima. Ovi organi proizvode svjetlost kao odgovor na različite podražaje (Oba i sur. 2017).



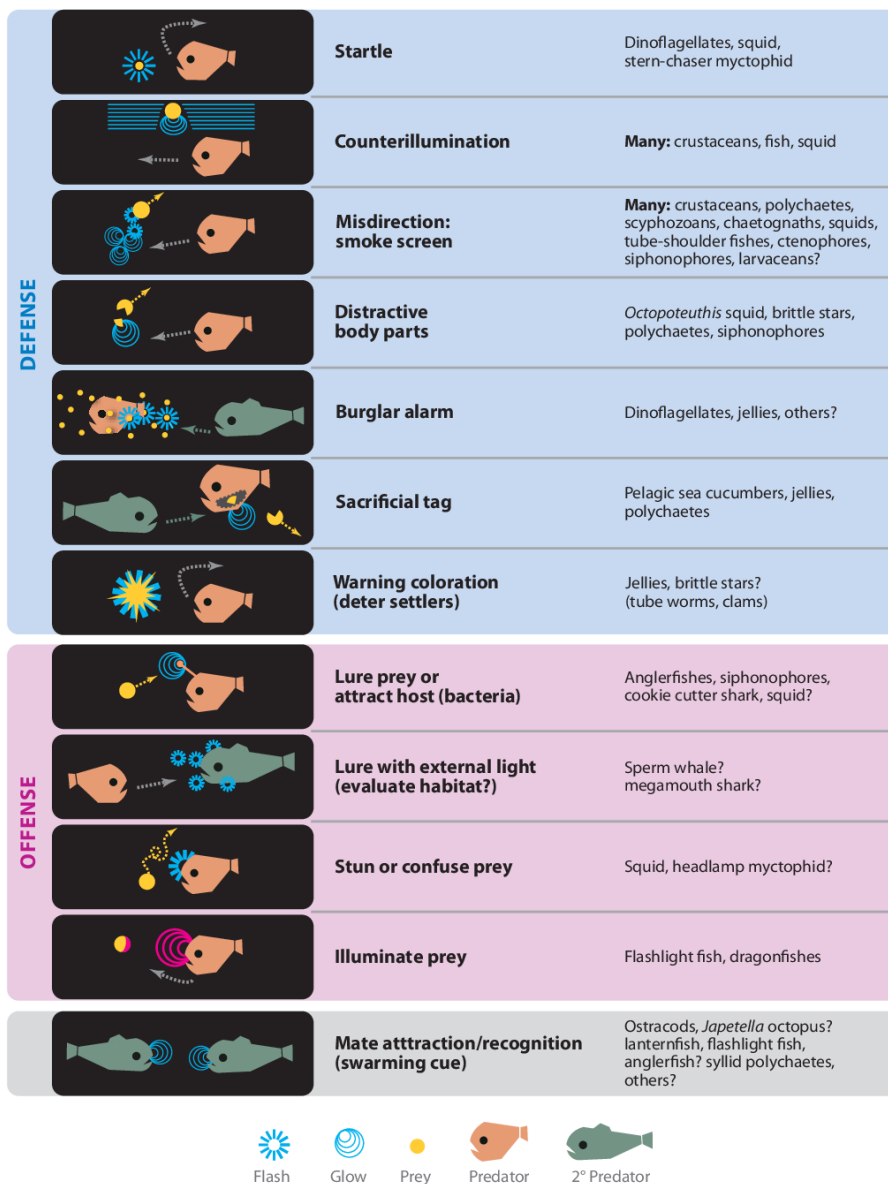
Slika 27. Ventralni pogled na glavu svjetlećeg morskog psa *Etmopterus lucifer* iz obitelji *Etmopteridae* i pojava bioluminiscencije.

Izvor: Oba i sur., 2017.

## 2.5. Uloge bioluminiscencije

### 2.5.1. Obrana od predatora

Bioluminiscencija kao obrambeni mehanizam koristi za plašenje predatora iz neposredne blizine. Izlučivanjem svjetlosti ponekad se stvara dimna zavjesa ili oblak iskri koji otežava predatoru detektiranje plijena (Slika 28). Ovakvo ponašanje uočeno je kod pojedinih vrsta račića, riba, rebraša, sifonofora i lignji (Haddock i sur., 2010).



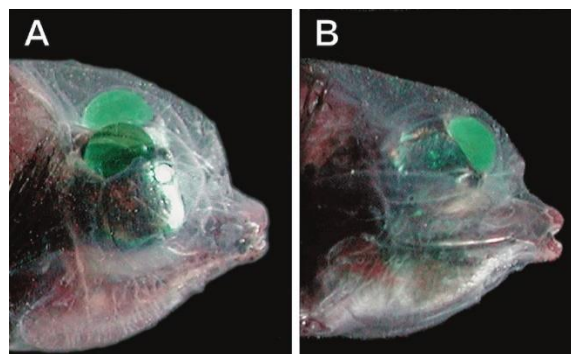
Slika 28. Shematski prikaz načina za obranu, napadaj i komunikaciju između vrste.

Izvor: Haddock i sur. 2010.

Neki organizmi sami aktiviraju svjetleće dijelove tijela kako bi odvrtili predatora, dok drugi gube dio tijela koji nastavlja svijetliti i nakon što ga predator pojede. Takvo ponašanje predstavlja rizik za grabežljivca jer može privući pažnju na njega. Regenerativne sposobnosti nekih organizama omogućuju ponovni rast odbačenog dijela tijela. Ova pojava prisutna je kod većih organizama koji su dovoljno veliki za oporavak izgubljenog dijela tijela ili kože tijekom napada (Slika 28). Ponekad bljesak svjetla koju emitira plijen privuče pažnju na predatora koji je zatim izložen drugom predatoru što se naziva upozorenjem ili burglar alarmom (Slika 28) (Haddock i sur., 2010).

### 2.5.2. Kamuflaža i upozoravajuća svjetlost

U cilju obrane odnosno kamuflaže bioluminiscencija se koristi kao protuosvjetljenje. Organizmi poput rakova, glavonožaca i riba koriste ventralne fotofore kako bi uskladili svoje svjetlo s prigušenim svjetlom iznad sebe, čime njihova sjena postaje manje vidljiva. Mnogi predatori u srednjem vodenom sloju imaju oči koje su usmjerene prema gore, često žute boje, za otkrivanje sjene plijena. Riba *Macropinna microstoma* ima oči koje mogu biti okrenute prema naprijed i prema gore (Slika 29). Dva vidna polja u svakom oku ima riba *Dolichopteryx longipes*, jedno usmjereno bočno, a drugo prema gore (Slika 30). To im omogućuje istovremeno lov i nadziranje što se događa u njihovoj okolini (Haddock i sur., 2010).



Slika 29. Prikaz očiju kod ribe vrste *Macropinna microstoma*.

A- oči okrenute prema gore, B- oči okrenute prema naprijed.

Izvor: [https://www.researchgate.net/publication/213774267\\_Macropinna\\_microstoma\\_and\\_the\\_Paradox\\_of\\_Its\\_Tubular\\_Eyes](https://www.researchgate.net/publication/213774267_Macropinna_microstoma_and_the_Paradox_of_Its_Tubular_Eyes)



Slika 30. Prikaz očiju kod ribe vrste *Dolichopteryx longipes*.

Izvor: <https://fineartamerica.com/featured/1-brownsnout-spookfish-dolichopteryx-dant-fenolio.html>

Neke životinje, poput meduza, stonoga iz roda *Motyxia* i svjetlećih glista iz razreda *Oligochaeta*, svijetle zelenkasto-plavom svjetlošću kada su uznemirene. Koriste to kao svojevrsni upozoravajući signal predatorima da nisu ukusni ili da su otrovni te da ih ne bi trebali jesti (Slika 28) (Srivastava i Katiyar, 2021).

### 2.5.3. Privlačenje plijena

Ribe, poput udičarki (*Lophiiformes*), primjenjuju bioluminiscenciju za privlačenje plijena pomoću mesnate izrasline iz glave ribe (esca) koja djeluje kao mamac. Na primjer, riba *Malacosteus* koristi crvenu i plavu boju svjetlosnih organa ispod oka za privlačenje plijena (Slika 31) (Haddock i sur., 2010) .

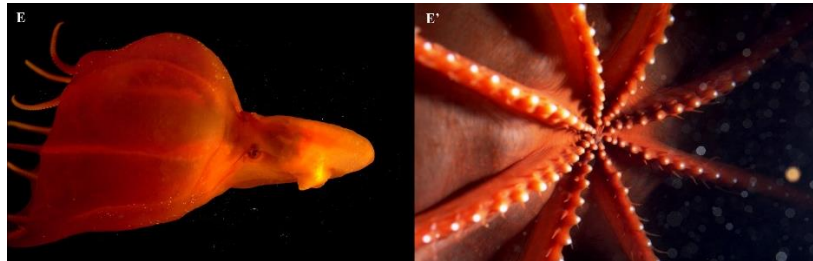


Slika 31. Prikaz svjetlosnih organa ispod oka ribe vrste *Malacosteus niger*.

Izvor: [https://en.wikipedia.org/wiki/Malacosteus\\_niger](https://en.wikipedia.org/wiki/Malacosteus_niger)

S druge strane, lignje roda *Chiroteuthis* koriste svjetlosne organe na svojim ticalima kao mamce za privlačenje ribe, dok hobotnica vrste *Stauroteuthis syrtensis* koristi svjetleće pipke za privlačenje plijena (Slika 32). Žarnjaci iz roda *Erenna* imaju modificirane pipke s

bioluminiscentnim mamcima. Morski pas (*Isistius brasiliensis*) koristi protuosvjetljenje za privlačenje plijena koji misli da je druga riba. Iako sam po sebi nije bioluminiscentan, megausti morski pas (*Megachasma pelagios*) koristi bijelu pigmentiranu traku duž gornje čeljusti koja može reflektirati svjetlost kako bi privukao plankton bliže sebi (Slika 28) (Haddock i sur., 2010).



Slika 32. Prikaz bioluminiscentnih pipaka kod hobotnice vrste *Stauroteuthis syrtensis*.

Izvor: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmars.2023.1161049/full>

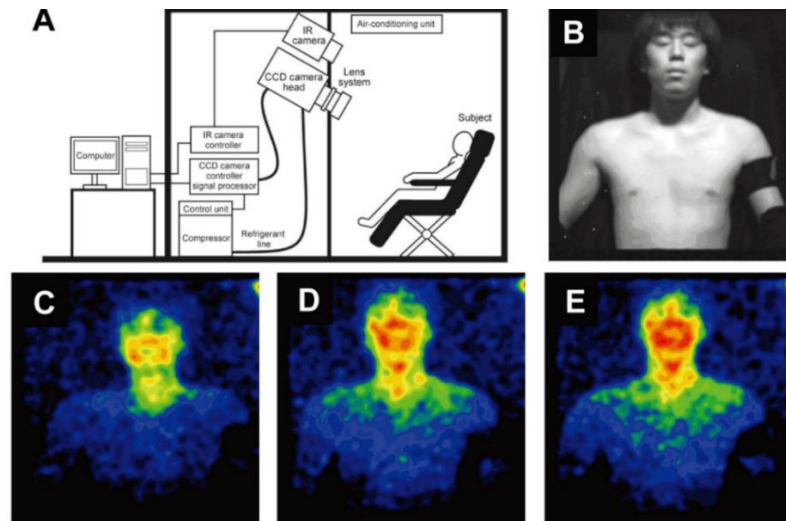
#### 2.5.4. Komunikacija između iste vrste

Bioluminiscencija ima važnu ulogu u komunikaciji između istih vrsta, kao što je slučaj kod krijesnica (*Lampyridae*) koje koriste svjetlost za privlačenje partnera. Među morskim organizmima je manje poznata upotreba bioluminiscencije za komunikaciju. Primjeri uključuju ostrakodne račiće koji pokazuju obrasce signaliziranja tijekom parenja, također mužjaci koji ne proizvode svjetlost pokušavaju praćenjem iskoristiti svjetlost drugog mužjaka. Organizmi poput vatrenih crva (*Hermodice carunculata*), hobotnice roda *Japetella*, ribe roda *Photoblepharon* koriste bioluminiscenciju za reproduktivnu komunikaciju. Emitiranje svjetlosti ili posebna osjetljivost na određene valne duljine sugerira da se bioluminiscencija koristi kao privatni komunikacijski sustav unutar vrste koji je teško dokaziv na velikim dubinama zbog mnogih organizama (Slika 28) (Haddock i sur., 2010).

#### 2.6. Ljudi i bioluminiscencija

Za otkrivanje bioluminiscencije kod ljudi upotrebljena je CCD kamera odnosno uređaj sa spregnutim nabojem za hvatanje slike svjetlosti koja zrači iz ljudskog tijela. Ovo zračenje pokazuje intenzitet koji je za 1000 puta manji u usporedbi s onim što se vidi očima (Slika 33).

Ranije se smatralo nedostižnim, dokumentiranje bioluminiscencije koja proizlazi iz kemijskih reakcija koje se odvijaju u ljudskim stanicama (Kobayashi, 2009).



Slika 33. Prikaz eksperimenta kojim je dokazano da ljudi emitiraju slabu svjetlost.

Izvor: Kobayashi, 2009.

Pojava bioluminiscencije može imati primjenu u razvoju materijala, tehnologija senzora, rasvjete te u medicini i biotehnologiji, za otkrivanje i praćenje bolesti, razvoju terapija, području genetskog inženjeringa i proučavanju interakcija proteina. Na primjer, zeleni fluorescentni proteini (GFP) pronađen u meduzama, služi kao instrument u području genetskih i biomedicinskih istraživanja (Shimomura, 2012). Bioluminiscentna reakcija uočena kod krijesnica omogućuje otkrivanje ATP-a, bitnog metaboličkog spoja koji pokreće energetske reakcije unutar živih stanica (Britannica, 2023).

Proučavanje bioluminiscencije pomaže u otkrivanju mikroorganizama kao što su bakterije, gljivice i virusi, pronalazeći korisnost u područjima prehrambene industrije, medicine i znanosti o okolišu (Lee, 2016). Štoviše, primjena bioluminiscencije igra važnu ulogu u praćenju kvalitete vode, praćenju ekoloških promjena i stjecanju uvida u prisutnost i aktivnosti organizama unutar vodenih okoliša (Lee, 2016).

Bioluminiscencija ima i potencijalnu vojnu primjenu, dok objekti prelaze oceanska područja, mogu izazvati bioluminiscentne reakcije, potencijalno otkrivajući prisutnost podmornica. To predstavlja sigurnosni izazov za pomorske snage, što dovodi do istraživanja o tome kako iskoristiti ili suprotstaviti se ovom otkriću (Evers, 2022).

### 3. SAŽETAK

Povijest proučavanja bioluminiscencije seže od antičkih vremena kada su tadašnji znanstvenici primijetili svjetlosne pojave kod krijesnica i svjetlećih organizama u oceanima. Bioluminiscencija predstavlja kemijsku reakciju u organizmu koja rezultira emitiranjem vidljive svjetlosti, a temeljne komponente ovog procesa su luciferin, luciferaza i kisik. Bioluminiscencija je relativno rijetka pojava na kopnu, ali se može pronaći kod određenih organizama poput glista, kukaca, stonoga, puževa i gljiva. S druge strane, u morskom svijetu, bioluminiscencija je prisutna kod više od 80% organizama. Prisutna je u disfotičnoj zoni, na dubinama od 200 do 1000 metar, gdje sunčeva svjetlost slabo prodire. Bioluminiscencija kopnenih vrsta pokazuje veliku raznolikost boja, pri čemu žuto-zelena svjetlost prevladava, dok morske vrste obično emitiraju plavo-zelenu svjetlost. Funkcije bioluminiscencije u prirodi su mnogobrojne. Neki organizmi je koriste za obranu od predatora, stvarajući zbunjujuće svjetlosne efekte, dezorijentirajući potencijalne napadače ili privlačeći plijen. Također, služi kao sredstvo komunikacije unutar iste vrste i za privlačenje partnera. Bioluminiscencija ima praktične primjene u medicini i biotehnologiji. Koristi se za praćenje i otkrivanje bolesti, proučavanje interakcija proteina, razvoj terapija te ima ulogu u istraživanju ekoloških sustava.

#### 4. LITERATURA

- Haddock, S.H., Moline, M.A., Case, J.F. (2010). Bioluminescence in the sea. *Annual review of marine science*, 2, 443-93.
- Harvey, E. Newton (1920). *The Nature of Animal Light*. Philadelphia & London: J.B. Lippencott. p. 1.
- Harvey E. Newton (1957) *The American Historical Review*, Volume 63, Issue 4, July 1958, Pages 937–939, <https://doi.org/10.1086/ahr/63.4.937>.
- Hashimoto, H., Goda, M., Futuhashi, R., Kelsh, R.N., Akiyama, T. (2021). *Pigments, Pigment Cells and Pigment Patterns*. (1 ed.) Springer Nature Singapore Pte Ltd. <https://doi.org/10.1007/978-981-16-1490-3>.
- Hastings, J.W. (1996). Chemistries and colors of bioluminescent reactions: a review. *Gene*, 173(1), 5–11. doi:10.1016/0378-1119(95)00676-1.
- Herring, P.J. (1983). The Spectral Characteristics of Luminous Marine Organisms. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 220(1219), 183–217. doi:10.1098/rspb.1983.0095.
- Herring, P.J. (1985). Bioluminescence in the Crustacea. *Journal of Crustacean Biology*, 5(4), 557–573. doi:10.2307/1548235.
- Kobayashi, M., Kikuchi, D., & Okamura, H. (2009). Imaging of Ultraweak Spontaneous Photon Emission from Human Body Displaying Diurnal Rhythm. *PLoS ONE*, 4(7), e6256. doi:10.1371/journal.pone.0006256.
- Lee, J. (2008). Bioluminescence: the First 3000 Years (Review). *Biology*. 3. 10.17516/1997-1389-0264.
- Lee, J., Kim, J. (2016). Bioluminescent organisms as a tool for environmental monitoring. *Environmental Engineering Research*, 21(1), 1-8.
- Longkumer Y.,I., Kumar.R. (2018.) Bioluminescence in *Insect.Int.J.Curr.Microbiol.App.Sci*.7(3):187-193.doi: <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2018.703.022>.



- Marcinko C.L.J, Painter S.C, Martin A.P, Allen J.T. (2013.) A review of the measurement and modelling of dinoflagellate bioluminescence. *Prog. Oceanogr.* 109, 117–129.
- Moraes G.V., Hannon M.C, Soares D.M. M., Stevani C.V., Schulze A., Oliveira A.G. (2021) Bioluminescence in Polynoid Scale Worms (Annelida: Polynoidae). *Front. Mar. Sci.* 8:643197. doi: 10.3389/fmars.2021.643197.
- Nealson, K.H., Hastings, J.W. (1979). Bacterial bioluminescence: its control and ecological significance. *Microbiological reviews*, 43(4), 496–518. <https://doi.org/10.1128/mr.43.4.496-518.1979>.
- Oba, Y., Schultz, D.T. (2014). Eco-evo bioluminescence on land and in the sea. *Advances in biochemical engineering/biotechnology*, 144, 3–36. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-43385-0\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-662-43385-0_1).
- Oba, Y., Stevani, C.V., Oliveira, A.G., Tsarkova, A.S., Chepurnykh, T.V., Yampolsky, I.V. (2017). Selected Least Studied but not Forgotten Bioluminescent Systems. *Photochemistry and Photobiology*, 93(2), 405–415. doi:10.1111/php.12704.
- Paitio, J., Oba, Y., Meyer-Rochow, V.B. (2016). Bioluminescent Fishes and their Eyes. *Luminescence - An Outlook on the Phenomena and Their Applications*. doi:10.5772/65385.
- Poisson, J. (April 2010). "Raphaël Dubois, from pharmacy to bioluminescence". *Rev Hist Pharm (Paris)* (in French). 58 (365): 51–56. doi:10.3406/pharm.2010.22136. ISSN 0035-2349. PMID 20533808.
- Shimomura, O. (2012). *Bioluminescence: Chemical Principles and Methods*. World Scientific. p. 234.
- Srivastava, A., Katiyar, K. (2021). *The Ecology of Bioluminescence*. IntechOpen. doi: 10.5772/intechopen.96636.
- Vinodkumar K., Sarita H. (2016) A Review on Bioluminescent fungi: A Torch of Curiosity, *Int. J.of. Life Sciences, Special Issue*, A7:107-110.
- Widder, E.A. (2002). Bioluminescence and the pelagic visual environment. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 35(1-2), 1–26. <https://doi.org/10.1080/10236240290025581>.

Widder, E.A. (2010). Bioluminescence in the Ocean: Origins of Biological, Chemical, and Ecological Diversity. *Science*, 328(5979), 704–708. doi:10.1126/science.1174269.

Wilson, T., Hastings, J.W. (1998). Bioluminescence. *Annual review of cell and developmental biology*, 14, 197–230. <https://doi.org/10.1146/annurev.cellbio.14.1.197>.

Zarubin, M., Belkin, S., Ionescu, M., Genin, A. (2012). Bacterial bioluminescence as a lure for marine zooplankton and fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(3), 853–857. <https://doi.org/10.1073/pnas.1116683109>

Internetske stranice:

Britannica, (2023) The Editors of Encyclopaedia. "bioluminescence". *Encyclopedia Britannica*, 27. Jul. 2023,

On-line URL: <https://www.britannica.com/science/bioluminescence>. Pristupljeno: 6. Rujan. 2023.

Evers J. (August 3, 2022) Bioluminescence. *National Geographic, Education*  
On-line URL: <https://education.nationalgeographic.org/resource/bioluminescence/>  
Pristupljeno: 6. Rujan. 2023.

Wilson, T. V. (2007) "How Bioluminescence Works" 10 July 2007. *HowStuffWorks.com.*,  
On-line URL: <https://animals.howstuffworks.com/animal-facts/bioluminescence.htm>,  
Pristupljeno: 6. Rujan. 2023.

Web izvori slika:

<https://animals.howstuffworks.com/animal-facts/bioluminescence3.htm>

<http://photobiology.info/LeeBasicBiolum.html>

<https://www.skole.hr/krijesnice-2/>

<https://solvinzankl.photoshelter.com/image/I0000f2gMoA3sFms>

<https://naturerules1.fandom.com/wiki/Tomopteris>

<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0006291X1831204X>

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/php.12704>

<https://www.ibch.ru/en/structure/groups/TotalSynthesis>

<http://oceandatacenter.ucsc.edu/PhytoGallery/Dinoflagellates/noctiluca.html>

<http://oceandatacenter.ucsc.edu/PhytoGallery/Dinoflagellates/lingulodinium.html>

<https://eol.org/pages/90347>

<https://schoolworkhelper.net/bioluminescence-in-fungi-history-mechanism/>

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/php.12704>

<https://owlcation.com/stem/Pyrosomes-Mysterious-and-Bioluminescent-Marine-Animals>

<https://scitechdaily.com/the-role-of-bioluminescence-in-nature/>

[https://inpn.mnhn.fr/espece/cd\\_nom/844682](https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/844682)

[https://en.wikipedia.org/wiki/Malacosteus\\_niger](https://en.wikipedia.org/wiki/Malacosteus_niger)

[https://aquafind.com/FishTraders/view.php?bn=aquafind\\_wholesaleaquaculturetradingboard&key=1485287620](https://aquafind.com/FishTraders/view.php?bn=aquafind_wholesaleaquaculturetradingboard&key=1485287620)

<https://ashersolarz.wordpress.com/tag/science/>

<https://www.naturepl.com/stock-photo-nature-image01601191.html>

<https://www.wrobelphoto.com/gelatinouszooplankton/h25347306#h25347306>

<https://www.natureplprints.com/popular-themes/weird-ugly-creatures/bioluminescent-fungus-gnat-arachnocampa-luminosa-18061212.html>

[https://www.researchgate.net/publication/213774267\\_Macropinna\\_microstoma\\_and\\_the\\_Paradox\\_of\\_Its\\_Tubular\\_Eyes](https://www.researchgate.net/publication/213774267_Macropinna_microstoma_and_the_Paradox_of_Its_Tubular_Eyes)

<https://fineartamerica.com/featured/1-brownsnout-spookfish-dolichopteryx-dant-fenolio.html>

[https://www.researchgate.net/publication/232550670\\_Bioluminescence\\_and\\_the\\_Pelagic\\_Visual\\_Environment/figures?lo=1&utm\\_source=google&utm\\_medium=organic](https://www.researchgate.net/publication/232550670_Bioluminescence_and_the_Pelagic_Visual_Environment/figures?lo=1&utm_source=google&utm_medium=organic)