

Bioénergétique cellulaire

M. Pierre JOLIOT, membre de l'Institut
(Académie des Sciences), professeur

Au cours de l'année 1984, le cours a porté sur l'étude de la structure et du fonctionnement d'un enzyme membranaire qui joue un rôle dans la bioénergétique cellulaire : l'ATPase ou l'ATPsynthétase. Ce catalyseur est présent dans l'ensemble des appareils membranaires convertisseurs d'énergie : membranes bactériennes, mitochondries, chloroplastes. L'ATPsynthétase réalise réversiblement la conversion de l'énergie osmotique et de l'énergie électrique en énergie chimique qui apparaît sous forme d'adénosine tri-phosphate, vecteur universel de l'énergie dans les êtres vivants. Ce cours se place donc dans le cadre de l'étude de la théorie chemiosmotique proposée par Mitchell il y a une vingtaine d'années. Je rappellerai que la formation d'un gradient électrochimique de protons apparaissant entre les deux faces d'une vésicule fermée est associée au transfert d'électrons se produisant dans les chaînes respiratoire ou chloroplastique.

La première partie du cours a été consacrée à décrire un ensemble d'expériences déjà anciennes qui ont permis d'identifier parmi les nombreuses protéines membranaires l'édifice multi-moléculaire responsable de la synthèse d'ATP. Je rappellerai que l'on peut distinguer dans l'ATPsynthétase un fragment globulaire fortement hydrophile, le facteur F1 qui porte l'ensemble des sites catalytiques fixant les nucléotides et le phosphate. Ce fragment F1 apparaît à la surface des membranes et peut être facilement détaché de celle-ci. Une fois solubilisé, le facteur F1 conserve la propriété d'hydrolyser l'ATP. Un second facteur F0 est intra-membranaire et sert de point d'attache au facteur F1. Ce facteur F0 formé par de petites protéines fortement hydrophobes constitue un canal permettant aux ions hydrogène de traverser la membrane.

Dans la seconde partie du cours ont été discutés les aspects thermodynamiques du processus de synthèse ou d'hydrolyse d'ATP couplées à un pompage de protons transmembranaires. L'accent a été mis en particulier sur le caractère réversible des réactions de synthèse et d'hydrolyse d'ATP,

aspects souvent négligés ou même contestés par certains auteurs au mépris des lois fondamentales de la thermodynamique. Un ensemble d'arguments expérimentaux obtenus par l'étude de matériels très divers (mitochondries, bactéries, chloroplastes) a permis d'établir que la synthèse d'ATP pouvait être induite indifféremment par conversion de l'énergie osmotique ou électrique. De même, l'hydrolyse de l'ATP induit simultanément la formation d'un gradient de protons et d'un potentiel électrique transmembranaire. Ces expériences ont permis d'établir que la synthèse ou l'hydrolyse d'une molécule d'ATP est associée au transfert de trois protons à travers l'ATPsynthétase. Une telle stoechiométrie est remarquablement cohérente avec les données thermodynamiques.

Le cours a ensuite porté sur la caractérisation sur le plan biochimique des facteurs F1 et F0. Ces édifices multi-moléculaires sont formés par l'association de nombreux polypeptides (5 pour le facteur F1, au moins 3 pour le facteur F0). Les caractéristiques de ces différents polypeptides sont analogues pour l'ensemble des ATPsynthétases appartenant à différents matériels biologiques. La stoechiométrie de ces différents polypeptides est cependant un sujet de controverse. Différentes approches biochimiques permettant de déterminer à la fois cette stoechiométrie et la position relative de ces polypeptides dans l'espace ont été discutées en détail. Un accord semble acuellement se faire pour admettre que le facteur F1 comporterait trois exemplaires des deux polypeptides principaux α et β , alors que le facteur F0 comporterait 6 exemplaires d'un protéolipide de petit poids moléculaire.

La dernière partie du cours a été consacrée à discuter les informations expérimentales et les hypothèses les plus récentes concernant le fonctionnement de l'ATPsynthétase membranaire. Il faut souligner que dans ce domaine et en dépit des nombreux travaux consacrés à ce problème, notre compréhension de ces mécanismes reste encore tout à fait rudimentaire. Un certain nombre de conclusions peuvent cependant être dégagées de la masse d'informations souvent confuses ou même contradictoires dont on dispose en ce domaine. En premier lieu, il semble bien établi que l'énergisation de la membrane, c'est-à-dire l'apparition d'un gradient électrochimique de protons induit des changements de conformation significatifs du facteur membranaire F1. Ces changements de conformation s'accompagnent de la libération de nucléotides, ATP ou ADP, à partir de sites dont on ignore encore s'il s'agit de sites régulateurs ou catalytiques. Les expériences du groupe de Boyer suggèrent que les changements de conformation du facteur F1 de l'ATPsynthétase jouent un rôle essentiel dans la conversion de l'énergie présente dans le gradient électrochimique de protons en énergie chimique. La synthèse d'ATP à partir d'ADP et de phosphate se produit probablement au niveau d'un site protéique protégé du milieu environnant sans apport significatif d'énergie libre. Par contre, les réactions de fixation

ou de libération de nucléotides au niveau du site catalytique nécessiteraient un apport d'énergie libre qui serait fournie par les changements de conformation intéressant le facteur F1. L'étude de l'assemblage et des propriétés des canaux à protons formés par reconstitution dans des membranes artificielles a également été abordée. Schlinder et Nelson ont pu démontrer que la formation d'un canal transmembranaire, sélectif pour les protons, impliquait l'association d'au moins deux protéo-lipides identiques. Lorsque des concentrations élevées de ces protéo-lipides sont introduites dans la membrane artificielle, des oligomères de grandes dimensions (probablement des hexamères) sont alors formés, oligomères dont la structure serait probablement proche de celle du facteur F0 natif.

L'une des inconnues majeures concernant le fonctionnement de l'ATP-synthétase membranaire reste le mécanisme par lequel le transfert de trois protons à travers cet enzyme coopère pour induire la formation d'une seule molécule d'ATP. Deux types de mécanismes peuvent être envisagés. Dans une première hypothèse, on peut admettre que les trois protons traversent séquentiellement la même molécule d'ATP-synthétase, ce qui implique obligatoirement l'existence de processus de stockage d'énergie, à la suite de chacune des étapes intermédiaires correspondant au passage d'un proton. Dans une seconde classe d'hypothèses, on peut admettre que la fixation des protons sur des sites situés à l'intérieur de la membrane, soit sur le facteur F0, soit sur le facteur F1, est de type coopérative. Lorsque trois protons sont fixés, ils traversent la membrane d'une manière concertée induisant la synthèse d'une molécule d'ATP. Les résultats récents obtenus par Junge et ses collaborateurs apportent des arguments en faveur d'une fixation coopérative de six protons sur des sites appartenant au facteur F0 et localisés au milieu de la membrane.

P. J.

SÉMINAIRES

M. Yves DUPONT (Centre d'Etudes Nucléaires de Grenoble), *Pompes ioniques cationiques des membranes plasmiques.*

M. Alain MARTY (Ecole Normale Supérieure), *Canaux ioniques.*

M. Jean-Michel GALMICHE (Centre d'Etudes Nucléaires de Saclay), *Etude du fonctionnement du facteur de couplage des plantes supérieures.*

M. Jean-Louis RIGAUD, *Intégration de protéines membranaires à des liposomes : applications à la bactériorhodopsine.*

M^{me} M. SOMLO (Centre de Génétique Moléculaire, Orsay), *ATPase mitochondriale : aspect génétique.*

P^r Marten WIKSTROM (Université d'Helsinki, Finlande).

P^r H. STROTMANN (Université de Dusseldorf, Allemagne).

RAPPORT D'ACTIVITÉ DU LABORATOIRE

Les recherches poursuivies au cours de l'année 1983 dans le Service de Photosynthèse de l'Institut de Biologie Physico-Chimique ont essentiellement porté comme les années précédentes sur l'analyse structurale et fonctionnelle de l'appareil photosynthétique. En liaison étroite avec cette ligne de recherche, P. Bennoun, maître de recherche au C.N.R.S., développe avec succès ses recherches qui concernent la génétique et la biologie moléculaire du chloroplaste.

1. PROPRIÉTÉS DES CENTRES PHOTOCHIMIQUES II

Les recherches portant sur la caractérisation sur le plan fonctionnel et biochimique du système photochimique II, qui est directement impliqué dans les mécanismes de formation d'oxygène, ont été poursuivies sur différents types de matériel biologique : particules photoactives isolées à partir des membranes photosynthétiques de l'algue verte *Chlamydomonas reinhardtii*, algues unicellulaires *Chlorella sorokiniana*, chloroplastes isolés de plantes supérieures.

Caractérisation du donneur secondaire d'électrons, Z, du Photosystème II

La chlorophylle photoactive du photosystème II (P 680) est associée à un donneur secondaire susceptible de transférer un électron en un temps inférieur à 100 nanosecondes. Plusieurs auteurs avaient suggéré que le donneur secondaire Z serait une dihydroquinone et plus probablement une dihydroplastoquinone. L'oxydation de cette dihydroquinone conduirait à la formation d'un radical cationique suivant la réaction $QH_2 \rightarrow QH_2^+ + e^-$. L'espèce QH_2^+ est effectivement un oxydant dont le potentiel est suffisamment positif pour permettre la décomposition de l'eau et la production d'oxygène. Bruce Diner et Catherine de Vitry ont analysé les changements d'absorption induits dans l'ultra-violet et dans le visible par l'oxydation de l'espèce Z. Les spectres obtenus présentent des bandes caractéristiques des quinones

dans la région ultraviolette du spectre. Des travaux sont actuellement en cours pour tenter d'extraire cette quinone qui est vraisemblablement liée covalentement à une protéine.

Des études comparables ont été réalisées *in vivo* par Jérôme Lavergne sur un mutant de *Chlorella Sorokiniana* ne comportant pas de centres photochimiques I et dont la concentration des centres réactionnels II est particulièrement élevée par rapport au nombre total des chlorophylles. Des signaux spectroscopiques liés à l'oxydation de l'espèce Z ont été observés dans la région bleue du spectre, changements d'absorption très semblables à ceux mesurés dans le cas des particules isolées du photosystème II. Ces signaux semblent provoqués par un effet électrochromique local induit par la présence d'une charge positive sur l'espace Z qui perturberait les propriétés d'absorption des molécules voisines. Une analyse plus fine des résultats obtenus suggère qu'il pourrait exister deux molécules Z de propriétés analogues branchées en parallèle sur la chlorophylle photochimique. Ces deux molécules Z seraient associées à deux chaînes de transfert d'électrons indépendantes dont chacune permettrait la décomposition d'une molécule d'eau.

2. MÉCANISME DE TRANSFERT D'ÉLECTRONS ENTRE LES DEUX PHOTOSYSTÈMES

Dans l'hypothèse proposée initialement par Hill et Bendall, les électrons produits au niveau des accepteurs de la réaction photochimique II sont transférés aux donneurs du Photosystème I par une chaîne de transports qui comporte plusieurs molécules de plastoquinone, probablement diffusant librement dans la phase lipidique de la membrane. Selon la théorie chemiosmotique, cette chaîne de transfert d'électrons est organisée selon deux boucles électrogéniques fonctionnant en série, le transfert d'un électron depuis le Photosystème II jusqu'au Photosystème I s'accompagnant du pompage de deux protons depuis la face externe vers la face interne de la membrane photosynthétique. Ce modèle relativement simple ne rendait pas compte de nombreux résultats expérimentaux, et en particulier de l'existence d'une boucle électrogénique supplémentaire. Cette réaction électrogénique avait été mise en évidence dans notre laboratoire dans le cas d'algues vivantes et par Velthuys, dans le cas de chloroplastes de plantes supérieures. On sait maintenant que le transfert d'électrons depuis le Photosystème II jusqu'au Photosystème I fait intervenir un troisième complexe membranaire, le complexe cytochrome b6-f, composant commun à l'ensemble des appareils membranaires convertisseurs d'énergie (membranes bactériennes, mitochondries, chloroplastes). Les transferts d'électrons entre le Photosystème II et le complexe cytochrome b6-f sont assurés par un transporteur mobile dans la phase lipidique de la membrane, la plastoquinone, alors que les transferts

entre le complexe cytochrome b6-f et le Photosystème I sont assurés par un second transporteur, la plastocyanine, qui diffuse librement dans la phase aqueuse située à l'intérieur des membranes photosynthétiques. D'après Mitchell, le complexe cytochrome b-f est impliqué dans une boucle électrogénique supplémentaire (cycle Q), qui permettrait à la fois l'oxydation de la dihydroplastoquinone et la réduction des donneurs du système photochimique I. Le mécanisme du pompage de protons associés au transfert d'électrons se produisant dans le complexe cytochrome b6-f est cependant le sujet de très nombreuses controverses, certains auteurs supposant avec Mitchell qu'il s'agit d'un type particulier de boucle électrogénique (cycle Q) ; d'autres comme Wikstrom, envisageant l'intervention de véritables pompes à protons transmembranaires. P. Joliot et A. Joliot ont entrepris l'étude des réactions de transfert d'électrons intéressant le complexe b-f, en mesurant la cinétique des variations de l'état d'oxydo-réduction du cytochrome b, ainsi que de l'ensemble des donneurs d'électrons primaires et secondaires du Photosystème I (cytochrome f, plastocyanine, chlorophylle P 700). Lorsque des chloroplastes placés dans des conditions oxydantes sont illuminés par une série d'éclairs, les molécules de dihydroplastoquinone susceptibles de participer à la réduction du cytochrome b et des donneurs d'électrons ne peuvent être formées que par le fonctionnement du système photochimique II. Deux éclairs successifs sont nécessaires pour former une molécule de plastoquinol par centre. A la suite de cet éclair, et conformément à l'hypothèse du cycle Q, la réoxydation des molécules de plastoquinone est associée à la réduction parallèle du cytochrome b et des donneurs du Photosystème I. Une même molécule alimente donc en parallèle deux chaînes de transfert d'électrons distinctes. Un électron reste stocké sur le cytochrome b pendant des temps très supérieurs à l'intervalle d'obscurité séparant deux éclairs. Lorsqu'une nouvelle molécule de plastoquinol est formée par le quatrième éclair, un électron est transféré, comme dans la réaction précédente, au donneur du système photochimique I. Le second électron coopère avec l'électron stocké sur le cytochrome b pour réduire une molécule de plastoquinone localisée près de la face externe de la membrane. Cette réaction transmembranaire serait à l'origine d'une augmentation relativement lente du potentiel de membranes. Les résultats obtenus s'inscrivent de manière satisfaisante dans l'hypothèse du cycle Q. Les expériences portant sur la mesure des transferts d'électrons intervenant à l'intérieur cytochrome b6-f et au niveau des donneurs primaires et secondaires du Système I mettent cependant en évidence de nombreuses contradictions concernant les valeurs des constantes d'équilibre de ces différentes réactions d'oxydo-réduction. Il apparaît en effet que les valeurs de potentiel d'oxydo-réduction du cytochrome b et du cytochrome f sont susceptibles de varier dans de larges proportions en fonction des conditions expérimentales. Ces résultats paradoxaux ont été interprétés en admettant que le cytochrome b et le cytochrome f, qui sont inclus dans le même complexe protéique et qui ne peuvent échanger direc-

tement des électrons sont cependant assez proches l'un de l'autre pour subir des influences électrostatiques réciproques qui modifieraient les valeurs apparentes de leur potentiel d'oxydo-réduction. Ainsi, la présence d'une charge positive sur le cytochrome f faciliterait la réduction du cytochrome b et vice versa. Des recherches sont actuellement en cours pour déterminer la signification physiologique éventuelle des interactions électrostatiques entre transporteurs d'électrons intégrés dans le même complexe protéique.

Jérôme Lavergne a abordé l'étude des transferts d'électrons intéressant le complexe cytochrome b₆-f sur un mutant de *Chlorella sorokiniana* dépourvu de système I et dont le contenu en chlorophylle est particulièrement faible. Ces mutants isolés et caractérisés par P. Bennoun sont des matériels particulièrement favorables pour analyser les changements d'absorption photo-induits. Jérôme Lavergne a mis en évidence une réduction du cytochrome b₆ lié à un déplacement d'équilibre redox sous l'effet d'un potentiel de membrane. Une molécule de cytochrome b, localisée près de la face interne de la membrane, reçoit un électron d'un transporteur G, localisé près de la face externe, et dont la nature biochimique est inconnue. L'apparition d'un potentiel de membrane photoinduit, positif à l'intérieur, négatif à l'extérieur de la membrane, induit le transfert d'un électron de l'intermédiaire G au cytochrome b. L'intermédiaire G et le cytochrome b seraient des éléments essentiels de la boucle électrogénique dont l'intervention a été proposée par Mitchell dans l'hypothèse du Cycle Q.

3. PROPRIÉTÉS DE L'APPAREIL PIGMENTAIRE COLLECTEUR D'ÉNERGIE

Les recherches portant sur les propriétés fonctionnelles et structurales de l'appareil collecteur d'énergie, et plus particulièrement sur le mécanisme des transferts d'excitation électronique ont été poursuivies activement. Francis-André Wollman et Philippe Delepelaire ont abordé l'étude des mécanismes de régulation de la distribution de l'énergie d'excitation entre les deux photosystèmes sur l'algue verte *Chlamydomonas reinhardtii*. On sait en effet depuis les travaux de Bennet que la réduction des plastoquinones induites sur les chloroplastes isolés active une quinase membranaire qui phosphoryle un complexe protéique, LHC, antenne périphérique normalement associée au système photochimique II. Cette phosphorylation induit ultérieurement un déplacement des complexes protéiques du LHC qui se traduit par une augmentation du nombre de pigments connectés au système photochimique I au détriment des pigments connectés au système photochimique II. Aucune démonstration n'avait cependant été apportée qu'un tel mécanisme pouvait jouer un rôle régulateur *in vivo*. F.A. Wollman et P. Delepelaire ont tout d'abord mis au point des méthodes permettant de

moduler *in vivo* l'état d'oxydo-réduction des plastoquinones de la chaîne photosynthétique de l'algue verte *Chlamydomonas*. Lors de la transition plastoquinone oxydée - plastoquinone réduite, une phosphorylation importante des polypeptides du complexe LHC est détectée par marquage radioactif. Parallèlement, le nombre de pigments collecteurs associés au Photosystème I augmente dans des proportions considérables confirmant ainsi la signification physiologique des phénomènes mis en évidence par Bennet sur des chloroplastes isolés.

4. GÉNÉTIQUE ET BIOLOGIE MOLÉCULAIRE DU CHLOROPLASTE

L'un des résultats marquants obtenus cette année a été la caractérisation du gène de la protéine associée à l'accepteur secondaire du système photochimique II effectuée par P. Bennoun, P. Delepelaire, B. Diner, en collaboration avec l'équipe de J.D. Rochaix de l'Université de Genève. Un mutant chloroplastique, isolé par P. Bennoun, qui présente une résistance accrue vis-à-vis des herbicides a été analysé. Ces inhibiteurs sont connus pour se fixer sur une protéine de 32 Kd qui porte également un accepteur secondaire quinonique de système photochimique II. Le gène de cette protéine a été isolé et séquencé. Les souches sauvages et mutantes ne présentent qu'une seule différence qui correspond au remplacement d'une sérine dans la souche sauvage par une alanine dans la souche mutante. Cette substitution a lieu dans une région de la protéine qui est totalement identique chez les algues et les végétaux supérieurs. Ces résultats suggèrent que le même site de la protéine 32 Kd est impliqué dans la fixation des herbicides et de l'accepteur secondaire quinonique du système photochimique II. Une telle interprétation est en accord avec les résultats de l'analyse fonctionnelle qui suggère que les herbicides agissent en déplaçant la quinone accepteur secondaire.

LISTE DES PUBLICATIONS

B.A. DINER and R. DELOSME. *Oxidation-reduction properties of the electron acceptors of Photosystem II. I. Redox titration of the flash-induced carotenoid band shift of C550 and of the variable fluorescence yield in spinach chloroplasts* (Biochim. Biophys. Acta, 722, 443-451, 1983).

B.A. DINER and R. DELOSME. *Oxidation-reduction properties of the electron acceptors of Photosystem II. II. Redox titration at various pH of the flash-induced formation of C550 in Chlamydomonas Photosystem II particles*

lacking the secondary quinone electron acceptor (*Biochim. Biophys. Acta*, 722, 452-459, 1983).

G. BABCOCK, D. GHANOTAKIS, B. KE and B.A. DINER. *Electron donation to Photosystem II reaction center preparations* (*Biochim. Biophys. Acta*, 723, 276-286, 1983).

P. BENNOUN. *Effects of mutations and of ionophore on chlororespiration in Chlamydomonas reinhardtii* (*F.E.B.S. Letters*, 156, 363-365, 1983).

J. OLIVE, F.A. WOLLMAN, P. BENNOUN and M. RECOUVREUR. *Localization of the core and peripheral antennae of Photosystem I in the thylakoid membranes of Chlamydomonas reinhardtii* (*Biol. Cell.*, 48, 81-84, 1983).

H.J. DEN BLANKEN, A.J. HOFF, A.J.P.M. JONGENELIS and B.A. Diner. *High-resolution triplet-minus-singlet absorbance difference spectrum of Photosystem II particles* (*F.E.B.S. Letters*, 157, 21-27, 1983).

J. LAVERGNE. *Membrane potential-dependent reduction of cytochrome b6 in algal mutant lacking Photosystem I centers* (*Biochim. Biophys. Acta*, 725, 25-33, 1983).

P. DELEPELAIRE. *Characterization of additional thylakoid membrane polypeptides synthesized inside the chloroplast in Chlamydomonas reinhardtii* (*Photobiochem. Photobiophys.*, 6, 279-291, 1983).

C. DE VITRY, F.A. WOLLMAN et P. DELEPELAIRE. *Stoichiométrie des polypeptides du thylakoïde chez Chlamydomonas reinhardtii* (*C.R. Acad. Sci, Paris*, 297, 277-280, 1983).

P. JOLIOT and A. JOLIOT. *Electron transfer on the acceptor side of Photosystem II*. (In : *The Oxygen Evolving System of Photosynthesis*. Academic Press, Japan. Inc., pp. 359-368, 1983).

F.A. WOLLMAN and P. DELEPELAIRE. *Correlation between changes in light energy distribution and changes in thylakoid membranes. Polypeptide phosphorylation in Chlamydomonas reinhardtii* (*J. Cell. Biol.*, 98, 1-7, 1984).

C. DE VITRY and B.A. DINER. *Photoaffinity labeling of the azidoatrazine receptor site in reaction centers of Rhodospseudomonas sphaeroides* (*F.E.B.S. Lett.*, 167, n° 2, 327-331, 1984).

P. DELEPELAIRE. *Partial characterization of the biosynthesis and integration of the Photosystem II reaction centers in the thylakoid membrane of Chlamydomonas reinhardtii* (*E.M.B.O. J.*, 3, n° 4, 701-706, 1984).

A. VERMEGLIO and P. JOLIOT. *Light-induced absorption changes in intact cells of Rhodospseudomonas sphaeroides. Evidence for interaction between*

photosynthetic and respiratory electron transfer chains (Biochim. Biophys. Acta, 764, 226-232, 1984).

P. JOLIOT and A. JOLIOT. *Mechanisms of the electron transfer between the two photosystems* (Proceedings of the VIth International Congress on Photosynthesis. August 1-6 1983. Brussels. Advances in Photosynthesis Research Ed. C. Sybesma, pp. 1.4.299-1.4.406, 1984).

B.A.DINER and C. DE VITRY. *Optical spectrum and kinetics of the secondary electron donor, Z, of Photosystem II* (Proceedings of the VIth International Congress on Photosynthesis. August 1-6 1983. Brussels. Advances in Photosynthesis Research. Ed. C. Sybesma, pp. 1.4.407-1.4.411, 1984).

P. TAPIE, S. ACKER, C.J. ARNTZEN, Y. CHOQUET, P. DELEPELAIRE, B. DINER, F.A. WOLLMAN and J. BRETON. *Orientation of absorbing and fluorescing dipoles in various PS1 and PS2 particles* (Proceedings of the VIth International Congress on Photosynthesis. August 1-6 1983. Brussels. Advances in Photosynthesis Research. Ed. C. Sybesma, pp. 1.6.693-1.6.696, 1984).

V. PETROULEAS and B.A. DINER. *A temperature dependence of the Fe^{2+} -Q acceptor in PSII particles by Mossbauer spectroscopy* (Proceedings of the VIth International Congress on Photosynthesis. August 1-6 1983. Brussels. Advances in Photosynthesis Research. Ed. C. Sybesma, pp. 1.2.195-1.2.198, 1984).

P. JOLIOT and A. JOLIOT. *Electron transfer between the two photosystems. I. Flash excitation under oxidizing conditions (Biochim. Biophys. Acta, 765, 210-218, 1984).*

P. JOLIOT and A. JOLIOT. *Electron transfer between the two photosystems. II. Equilibrium constants (Biochim. Biophys. Acta, 765, 219-226, 1984).*

J. LAVERGNE. *Absorption changes of Photosystem II donors and acceptors in algal cells (F.E.B.S. Lett., 173, 1-14, 1984).*

J. ERICKSON, M. RAHIRE, P. BENNOUN, P. DELEPELAIRE, B. DINER and J.D. ROCHAIX. *Herbicide resistance in Chlamydomonas reinhardtii results from a mutation in the chloroplast gene for the 32 kilodalton protein of Photosystem II (Proc. Ntl. Sci. U.S.A., 81, 3617-3621, 1984).*

B.A. DINER, C.C. SCHENCK and C. DE VITRY. *Effect of inhibitors, redox state and isoprenoid chain length on the affinity of ubiquinone for the secondary acceptor binding site in the reaction centers of photosynthetic bacteria (Biophys. Biochem. Acta, 766, 9-20, 1984).*

C. DE VITRY. *Etude fonctionnelle et structure des centres réactionnels photosynthétiques des bactéries et du Photosystème II : rôle des quinones* (Thèse de Troisième Cycle. Université Pierre et Marie Curie, Paris 6, mars 1984).

PARTICIPATION A DES CONGRÈS ET COLLOQUES

— F.E.B.S. Winter School « Biogenesis of Cellular Compartments ». Maria Alm, Salzbourg, Autriche. 27 février-5 mars 1983. Francis-André WOLLMAN.

— VI^e Congrès International de Photosynthèse. Bruxelles, 1-6 août 1983. Bruce DINER, Jacqueline GIRARD-BASCOU, Pierre JOLIOT, Anne JOLIOT, Ulla LARSEN, Jérôme LAVERGNE, Catherine DE VITRY, Francis-André WOLLMAN.

— Société Française de Biophysique. « Structure Physique des Systèmes Biologiques ». Gif-sur-Yvette, 22-24 septembre 1983. Pierre JOLIOT.

— RIKEN International Symposium. « Photosynthetic water oxidation and PSII photochemistry ». Tokyo, Japon, 15-17 mars 1983. Pierre JOLIOT.

— Gordon Conference « Physicochemical aspects of Photosynthesis ». Kentura, Californie, U.S.A., 6-11 février 1983. Bruce DINER.

— Société de Chimie Biologique. Congrès de Printemps. « Expression génétique des protéines secrétées ou intégrées aux Membranes » Grenoble, 12-14 mars 1984. Philippe DELEPELAIRE.

— XII^e Aharon Katchalsky Conference. « Plant Molecular Biology ». Jérusalem, Israël, 8-13 janvier 1984. Pierre BENNOUN, Philippe DELEPELAIRE.

Séjour à l'étranger

— Séjour en République Populaire de Chine de Pierre JOLIOT et Anne JOLIOT sur invitation de l'Académie des Sciences de Chine. 7-26 octobre 1983.