

ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

**BULLETIN
DE LA CLASSE
DES SCIENCES**

5^e série - Tome LXVII
1981-4

EXTRAIT

**Équivalence entre la théorie des flux et la théorie des relations
entre proportions de pigments pour la description de la répartition
de l'énergie lumineuse absorbée par les membranes photoactives**

par C. SIRONVAL, R. STRASSER et M. BROUERS
Laboratoire de Photobiologie, Liège, Belgique et
Laboratoire de Bioénergétique, Stuttgart, R.F.A.



BRUXELLES - PALAIS DES ACADÉMIES

**Équivalence entre la théorie des flux et la théorie des relations
entre proportions de pigments pour la description de la répartition
de l'énergie lumineuse absorbée par les membranes photoactives**

par C. SIRONVAL, R. STRASSER et M. BROUERS
Laboratoire de Photobiologie, Liège, Belgique et
Laboratoire de Bioénergétique, Stuttgart, R.F.A.

1. INTRODUCTION

Les relations d'échange d'énergie entre pigments dans une membrane biologique qui reçoit de la lumière peuvent être abordées de diverses manières.

Nous montrons ci-après que la théorie des relations entre les proportions de pigments proposée par Brouers et Sironval [1978] pour interpréter les échanges entre la protochlorophyllide et la chlorophyllide dans les membranes éclairées des étiooplastes, est équivalente à la théorie des flux d'échange d'énergie proposée par Strasser [1978]. Or, la première de ces théories interprète des événements observés lorsqu'on éclaire pour la première fois une feuille étiolée; et la seconde a été conçue pour interpréter des transports d'énergie entre collecteurs de lumière et centres actifs dans une feuille entièrement verte. L'existence d'éléments communs aux événements se produisant dans la feuille verte et dans la feuille étoilée est mise en évidence, en même temps qu'apparaît la connection entre deux manières distinctes de les appréhender.

2. GÉNÉRALITÉS

2.1. — Soit une membrane biologique S baignant dans un environnement caractérisé par un flux lumineux stationnaire quelconque d'intensité I ($\text{Joules.cm}^{-2}.\text{sec}^{-1}$). La membrane échange de la chaleur

et de la matière avec l'environnement; elle réalise éventuellement un travail. Elle se trouve à la température T de l'environnement.

Les molécules de S qui échangent de l'énergie avec la lumière sont par définition des photorécepteurs ou pigments. A l'état stationnaire, la quantité d'énergie lumineuse que les pigments absorbent est à chaque instant égale à la quantité d'énergie qu'ils dissipent. La dissipation peut se faire sous la forme de chaleur transmise par conduction à d'autres molécules de S; sous la forme de travail, ou encore sous la forme d'une émission de lumière. La somme (chaleur transmise + travail réalisé) est une fraction constante de l'énergie lumineuse absorbée; le reste est la lumière réémise. En sorte que le rapport:

$$\phi = \frac{\text{quantité d'énergie lumineuse émise}}{\text{quantité d'énergie lumineuse absorbée}} \quad (1)$$

est constant. Ce rapport définit *le rendement* de la réémission sous forme de lumière de l'énergie lumineuse absorbée.

La membrane S contient des pigments d'espèce X en nombre N_x par cm^2 . L'énergie absorbée par ces pigments à une fréquence ν de la lumière est:

$$M_x (\text{énergie absorbée} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}) = \alpha_{\nu,x} \cdot I \cdot N_x, \quad (2)$$

où $\alpha_{\nu,x} (\text{cm}^2 \cdot \text{molécule}^{-1})$ est le coefficient d'absorption de X à la fréquence ν . Le produit $\alpha_{\nu,x} \cdot I$ est la quantité d'énergie lumineuse absorbée par molécule et par seconde.

Soit $\varepsilon'_{\nu,x}$ ($\text{Joules} \cdot \text{molécules}^{-1} \cdot \text{sec}^{-1}$) la quantité d'énergie que chaque molécule de pigment dissipe à l'état stationnaire sous forme de lumière. Par cm^2 de S, les N_x molécules émettent:

$$M'_x (\text{énergie émise} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}) = \varepsilon'_{\nu,x} \cdot N_x. \quad (3)$$

Cette émission se fait dans toutes les directions.

Divisant (3) par (2), (1) s'écrit:

$$\phi_x = \frac{M'_x}{M_x} = \frac{\varepsilon'_{\nu,x}}{\alpha_{\nu,x} I}$$

si bien que

$$\phi_x I = \frac{\varepsilon'_{\nu,x}}{\alpha_{\nu,x}}. \quad (4)$$

(4) est, dans un flux stationnaire, équivalent à l'égalité:

$$I = \frac{\varepsilon_v}{\alpha_v}$$

qui exprime qu'à l'intérieur d'un milieu dans un état d'équilibre thermodynamique, l'intensité de la lumière est égale au coefficient d'émission divisé par le coefficient d'absorption du milieu [voir Planck, 1912]. A l'équilibre $\phi = 1$; $v' = v$. Le fait que dans une membrane biologique, les pigments ne se trouvent pas à l'équilibre thermodynamique, mais dans des flux d'échange, en particulier de lumière, entraîne

$$\phi \neq 1; v' \neq v.$$

Dans une membrane thylakoïdale: $\phi < 1$; $v' < v$.

2.2. — Admettons que, parmi les travaux réalisés dans le flux I, il en est un consistant dans le fait que des pigments P se transforment irréversiblement en pigments C. A chaque instant,

$$N_p + N_c = N; \quad N \text{ constant.}$$

On définit alors les proportions:

$$\frac{N_p}{N} = p = 1 - c,$$

et

$$\frac{N_c}{N} = c,$$

variables dans le temps.

Supposons que les P se distinguent des C par la fréquence de la lumière qu'ils absorbent et émettent. Les égalités (2), (3) et (4) s'écrivent alors pour les P et les C:

$$M'_p = \varepsilon_{v',p} \cdot N_p = \alpha_{v,p} \cdot I \cdot N_p \phi_p \tag{5.1}$$

$$M'_c = \varepsilon_{v',c} \cdot N_c = \alpha_{v,c} \cdot I \cdot N_c \phi_c. \tag{5.2}$$

Ces expressions forment l'énergie réémise comme une fraction (ϕ_p ou ϕ_c) de l'énergie absorbée. Elles postulent que le pigment qui absorbe est celui qui émet, c'est-à-dire que l'énergie reste localisée là où elle est absorbée.

2.3. — Écrivons (5.2) sous la forme:

$$\frac{1}{\oint_c} M'_c = \alpha_{v,c} \left(\frac{I}{N} N_c \right) N = \alpha_{v,c} \cdot I_c \cdot N = M_c \quad (6.1)$$

qui définit:

$$I_c = \frac{I}{N} N_c.$$

Définissons de même:

$$I_p = \frac{I}{N} N_p.$$

Alors:

$$\frac{1}{\oint_p} M'_p = \alpha_{v,p} \left(\frac{I}{N} N_p \right) N = \alpha_{v,p} \cdot I_p \cdot N = M_p \quad (6.2)$$

de sorte que $I = I_c + I_p$.

(6.1) indique que, *si chacune des N molécules de S se comportait comme un C, l'énergie M_c serait absorbée, et l'énergie M'_c réémise, pour une énergie incidente I_c* . De même, selon (6.2) si chaque molécule se comportait comme un P, l'énergie M_p serait absorbée et l'énergie M'_p réémise, pour une énergie incidente I_p . Autrement dit, I_c (ou I_p) est la quantité d'énergie incidente que les N molécules de S doivent recevoir *en tant que C (ou P)* pour absorber M_c (ou M_p) et émettre M'_c (ou M'_p).

La somme (6.1) + (6.2) donne l'énergie totale absorbée:

$$M = M_c + M_p = (\alpha_{v,c} \cdot I_c + \alpha_{v,p} \cdot I_p) N. \quad (6.3)$$

A un point isosbestique, $\alpha_{v,c} = \alpha_{v,p} = \alpha$ et:

$$M = \alpha I N. \quad (6.4)$$

3. EXPRESSIONS GÉNÉRALES DE LA RÉPARTITION DE L'ÉNERGIE LORS D'UN TRANSFERT

3.1. — La situation est plus compliquée si les P, par exemple, transfèrent aux C tout ou partie de l'énergie qu'ils absorbent. Chaque C émet alors de l'énergie provenant des C *et* des P. Naturellement, la situation inverse, — les C contribuant de l'énergie aux P —, est symétrique; il suffit de retenir une hypothèse pour décrire les choses.

Nous admettons dans ce qui suit l'hypothèse que seuls les P contribuent aux C et nous considérons l'état stationnaire des échanges.

3.2. — Désignons dans ce cas par I_c^t et I_p^t les intensités correspondant aux I_c et I_p définis au § 2.3. Puisque l'énergie migre des P vers les C, on a :

$$I_c^t = I_c + I_p \cdot e_{p,c} \tag{7.1}$$

$$I_p^t = I_p - I_p \cdot e_{p,c}, \tag{7.2}$$

où $e_{p,c}$ est la proportion de I_p qui migre.

Combinant (6.1) à (7.1), et (6.2) à (7.2), on trouve alors :

$$\frac{1}{\phi_c} M_c' = \alpha_{v,c} [I_c + I_p \cdot e_{p,c}] N = M_c$$

$$\frac{1}{\phi_p} M_p' = \alpha_{v,p} [I_p - I_p \cdot e_{p,c}] N = M_p,$$

qui s'écrivent, en introduisant les définitions de I_c et I_p (§ 2.3) :

$$\frac{1}{\phi_c} M_c' = \alpha_{v,c} \cdot I \cdot N \left[\frac{N_c}{N} + \frac{N_p}{N} e_{p,c} \right] = M_c \tag{8.1}$$

$$\frac{1}{\phi_p} M_p' = \alpha_{v,p} \cdot I \cdot N \left[\frac{N_p}{N} - \frac{N_p}{N} e_{p,c} \right] = M_p. \tag{8.2}$$

(8.1) et (8.2) sont les expressions générales pour la répartition de l'énergie émise à l'état stationnaire lorsqu'un pigment P transfère à un autre, C. Elles se réduisent à (5.1) et (5.2) quand le transfert est nul.

Le facteur

$$\left(\frac{N_c}{N} + \frac{N_p}{N} e_{p,c} \right) \text{ ou } \left(\frac{N_p}{N} - \frac{N_p}{N} e_{p,c} \right)$$

est le facteur de répartition de l'énergie. Dans ce facteur, la proportion $e_{p,c}$ d'énergie migrante est identifiée à la proportion des P qui transfèrent.

3.3. — On trouve aisément que lorsqu'il y a transfert des P vers les C, l'énergie totale absorbée vaut:

$$M = [\alpha_{v,c} \cdot I_c^t + \alpha_{v,p} \cdot I_p^t]N = [\alpha_{v,c} \cdot I_c + \alpha_{v,p} \cdot I_p - (\alpha_{v,p} - \alpha_{v,c})I_p \cdot e_{p,c}]N \quad (9)$$

qui se réduit à (6.4) à tout point isosbestique.

En comparant (9) à (6.3), on voit que le transfert provoque une perte aux fréquences telles que $\alpha_{v,p} > \alpha_{v,c}$, et un gain aux fréquences telles que $\alpha_{v,p} < \alpha_{v,c}$, dont la valeur absolue est:

$$\Delta M = (\alpha_{v,p} - \alpha_{v,c})I_p \cdot e_{p,c}$$

4. LA THÉORIE DES RELATIONS ENTRE PROPORTIONS DE PIGMENTS [Brouers et Sironval, 1978].

4.1. — Écrivons (8.1) sous la forme:

$$\left(\frac{1}{\phi_c} \frac{M'_c}{N} \right)_t = \alpha_{v,c} \cdot I \left[\frac{N_c}{N} + \frac{N_p}{N} e_{p,c} \right]. \quad (10)$$

(10) représente un état de la transformation des P en C, observé à un temps t quelconque.

Du fait de son irréversibilité, la transformation s'achève après un certain temps ($t \rightarrow \infty$). Lorsqu'elle est complète: $N_c = N$; $N_p = 0$. Alors (10) devient:

$$\left(\frac{1}{\phi_c} \frac{M'_c}{N} \right)_{t \rightarrow \infty} = \alpha_{v,c} \cdot I. \quad (11)$$

Divisant (10) par (11), on trouve:

$$\frac{(M'_c)_t}{(M'_c)_{t \rightarrow \infty}} = \frac{N_c}{N} + \frac{N_p}{N} e_{p,c} = c + (1 - c)e_{p,c} = i_c. \quad (12)$$

(i_c) est la proportion des pigments P et C qui contribuent à l'émission des C au temps t , puisque c 'est la somme de la proportion (c) des C et de la proportion $(1 - c)e_{p,c}$ des P qui transfèrent de l'énergie aux C au temps t . Selon (12), (i_c) est mesuré par le rapport de l'énergie émise au temps t à l'énergie émise au temps $t \rightarrow \infty$, à la fréquence $\nu'_{,c}$ par les C.

La mesure de (i_c) et de (c) permet de calculer $e_{p,c}$.

4.2. — Le raisonnement des §§ (3) et (4.1) exclut que lorsque les P contribuent de l'énergie aux C (ou l'inverse), les C contribuent *en même temps* de l'énergie au P (ou l'inverse). On peut l'appliquer à certaines situations réelles dans lesquelles cette exclusion est plausible en première approximation. C'est le cas de la photoréduction de la protochlorophyllide (P) en chlorophyllide (C). Dans ce cas:

- a) les P et C sont des pigments localisés dans des membranes biologiques (les prothylakoïdes des étioplastes de la feuille étiolée);
- b) Les P sont réduits irréversiblement en des C à la lumière;
- c) les C et les P absorbent et émettent de la lumière, et une part de la lumière est utilisée pour la réaction de réduction;
- d) les P contribuent de l'énergie aux C et la contribution inverse n'a pas été démontrée.

Si on pose qu'elle n'a pas lieu, la somme (9) donne la proportion i_c des pigments qui contribuent à l'émission de lumière par les C.

Sironval et Kuiper [1972] ont mesuré i_c conformément à (12) à différents moments de la transformation des P en C à la lumière; ils ont mesuré aux mêmes moments la proportion c des C dans l'ensemble des P et des C de la feuille. Ils ont ainsi établi par l'expérience la relation empirique:

$$(A - i_c)c = Ki_c, \quad (13)$$

où A et K sont des constantes. La forme analytique de cette relation impose: $A - K = 1$, compte tenu des conditions aux limites.

Brouers et Sironval [1978] ont ensuite montré qu'on peut déduire (13) de (12) en donnant à la proportion $e_{p,c}$ la signification de la probabilité qu'un P contribue de l'énergie à un C; ce qui implique:

$$e_{p,c} = \frac{c}{K + c}. \quad (14)$$

Il suffit de remplacer $e_{p,c}$ dans (12) par sa valeur (14) pour trouver la relation empirique de Sironval et Kuiper (13).

4.3. — Ainsi, si on admet (14), la relation (12) est vérifiée par la démonstration expérimentale de (13). Il en va dès lors de même de la relation (8.1). Parce qu'elle manipule exclusivement les proportions c , p , i_c , et $e_{p,c}$, l'interprétation de (13) par Brouers et Sironval est

une théorie des relations entre proportions. Vaughan et Sauer [1974] ont montré indépendamment qu'on doit admettre (14) et ils ont calculé $e_{p,c}$.

5. LA THÉORIE DES FLUX [Strasser, 1978]

La théorie des flux postule que tout ensemble de pigments i dans un arrangement complexe avec d'autres ensembles de pigments, — par exemple au sein d'une membrane biologique —, peut-être représenté à l'aide des variables suivantes:

- a) le flux total d'énergie, E_i , qui excite l'ensemble des pigments i (nombre d'excitations.cm⁻².sec⁻¹);
- b) le flux d'énergie de désexcitation, E_{ij} , qui migre de l'ensemble des pigments i vers un ensemble d'autres pigments j (nombre de désexcitations de i au profit de j .cm⁻².sec⁻¹);
- c) le contenu en énergie, P_i^* , de l'ensemble des pigments i (nombre de i à l'état excité.cm⁻²).

Nous reprenons dans ces définitions les notations et les unités utilisées par Strasser [1978].

Ces variables sont définies par les 3 relations:

$$E_i = J_i + \sum_h E_{hi} \quad (15)$$

$$E_{ij} = E_i \cdot p_{ij} \quad (16)$$

$$[P_i^*] = E_i \cdot \tau_i. \quad (17)$$

(15) décrit l'excitation de l'ensemble des pigments i . E_i est la somme du flux J_i de la lumière incidente absorbée au niveau des pigments i et de tous les flux E_{hi} d'énergie aboutissant aux i en provenance des pigments voisins h .

(16) concerne la désexcitation des i par un flux vers les j ; p_{ij} est la probabilité qu'une excitation présente dans l'ensemble des i s'échappe par la voie de son transfert vers j . C'est le quotient du flux E_{ij} de i vers j par la somme de tous les flux de désexcitation possibles (transfert d'énergie, photochimie, émission de fluorescence, dissipation sous forme de chaleur). Chaque flux particulier de désexcitation est caractérisé par sa constante de vitesse k_{ij} (pour les désexcitations de

second ordre, par le produit de cette constante par la concentration de l'accepteur d'énergie) de sorte qu'on peut écrire:

$$p_{ij} = \frac{E_{ij}}{\sum_h E_{ih}} = \frac{k_{ij}}{\sum_h k_{ih}} = \frac{E_{ij}}{E_i} \quad (18)$$

Enfin, (17) définit le contenu en énergie de l'ensemble des pigments i par unité de surface, comme le produit du flux total d'excitation des i par la durée de vie moyenne τ_i des i excités, — τ_i étant égal à:

$$\tau_i = \frac{1}{\sum_h k_{ih}} \quad (19)$$

De cette manière tout flux de désexcitation de i vers j , — que l'énergie transférée soit utilisée en photochimie, qu'elle soit dissipée en chaleur ou réémise sous forme de fluorescence —, peut être exprimé indifféremment par l'une des égalités:

$$E_{ij} = E_i \cdot \underline{p_{ij}} \quad (20)$$

$$E_{ij} = E_i \cdot \underline{\tau_i} \cdot k_{ij} \quad (21)$$

$$E_{ij} = P_i^* \cdot k_{ij} \quad (22)$$

Tous les systèmes simples ou complexes de pigments sont représentés par les expressions (15 à 17), (20 à 22) dans la théorie des flux.

6. ÉQUIVALENCE DE LA THÉORIE DES RELATIONS ENTRE PROPORTIONS DE PIGMENTS ET DE LA THÉORIE DES FLUX

La théorie des proportions a été développée pour décrire le processus de la photoréduction de la protochlorophyllide en chlorophyllide lors du premier éclaircissement d'une feuille étiolée. Elle manipule des proportions de pigments (protochlorophyllide, P, et chlorophyllide, C) et prend en compte le transfert de l'énergie lumineuse des P vers C démontré par l'expérience.

La théorie des flux s'est construite à partir de données sur le transfert et en général la distribution de l'énergie d'excitation dans l'appareil photosynthétique. Elle décrit de façon générale les flux d'échange dans les membranes thylakoïdales. Elle est applicable en

principe à tout système photobiologique (photosynthèse; vision, etc.; voir Butler, 1978).

Comme on va le voir, les expressions de la théorie des relations entre proportions de pigments sont équivalentes aux expressions de base de la théorie des flux.

6.1. — Écrivons (8.1) sous la forme:

$$\frac{1}{\phi_c} M'_c = \alpha_{v,c} \cdot I \cdot N_c + \alpha_{v,c} \cdot I \cdot N_p \cdot e_{p,c}, \quad (23)$$

et considérons séparément les 2 termes, puis leur somme. Le premier terme est la quantité d'énergie absorbée par les C, par cm^2 et par sec., en l'absence d'un apport des P. C'est le flux d'énergie lumineuse localisée au niveau des C dans la membrane S. Appelons ce flux J_c :

$$\alpha_{v,c} \cdot I \cdot N_c = J_c. \quad (24)$$

Il est égal au produit de la quantité d'énergie ($\alpha_{v,c} \cdot I$) absorbée dans un C par sec., par le nombre N_c de C par cm^2 , et il correspond au flux J_i de l'expression (15) appliqué aux C.

6.2. — Le second terme est l'apport des P aux C. C'est le flux d'énergie lumineuse migrant dans la membrane, — dont les P sont, dans le cas étudié, la source unique et les C l'unique accepteur. Le flux est linéairement dépendant du nombre ($N_p \cdot e_{p,c}$) des P qui contribuent à le former, le coefficient de proportionnalité étant déterminé par l'accepteur C, et égal à la quantité d'énergie que cet accepteur absorbe par sec.

Exprimons le flux migrant en ne considérant que les P qui en sont la source. L'acte élémentaire de la source est l'abandon, par P, d'un certain quantum q d'énergie (Joule.molec^{-1}) au profit du flux migrant. Désignons par P^* les P qui disposent de q . Ces P^* recèlent q pendant un temps moyen τ_p au terme duquel ils s'en trouvent débarrassés. A l'état stationnaire, le nombre N_p^* des P^* est constant; il s'en génère autant qu'il en disparaît. Il s'en suit que la quantité d'énergie qui transite par les P (par sec. et par cm^2) s'écrit:

$$\frac{N_p^* \cdot q}{\tau_p} = E_p. \quad (25)$$

Une part $e_{p,c}$ du flux E_p forme le flux migrant des P vers les C, le reste étant dissipé par d'autres voies:

$$\frac{N_p^* \cdot q}{\tau_p} e_{p,c} = E_p \cdot e_{p,c}$$

On trouve ainsi que le 2^e terme de (23) s'écrit:

$$\alpha_{v,c} \cdot I \cdot N_p \cdot e_{p,c} = \frac{N_p^* \cdot q}{\tau_p} e_{p,c} = E_p \cdot e_{p,c}. \quad (26)$$

(26) est l'application de l'expression (16) au transfert des P vers les C.

6.3. — L'expression:

$$E_p \cdot \tau_p = N_p^* \cdot q = [P^*] \quad (27)$$

est, quant à elle, l'application de (17) au contenu en énergie lumineuse d'excitation de l'ensemble des pigments P.

Notons que, dans la définition (25) de E_p , rien n'est dit à propos de l'origine de l'excitation des P; le nombre et la nature des sources de cette excitation ne sont pas précisés. En généralisant (25) à n'importe quel pigment et en écrivant:

$$\frac{N_x^* \cdot q_x}{\tau_x} = E_x,$$

on se donne le moyen d'exprimer la somme (23) en tant que flux total d'excitation des C. Tenant compte de (24) et (26), (23) s'écrit alors en abrégé:

$$E_c = J_c + E_p \cdot e_{p,c} \quad (28)$$

(28) est l'application de (15) au flux total d'excitation des C.

7. CONCLUSIONS

Les égalités (12) et (28) traduisent la même réalité dans des langages distincts qui ne se manient différemment.

Dans la théorie des relations entre proportions, chaque terme est une proportion de pigments munis de propriétés définies. Si d'autres pigments interviennent, il faut nécessairement ajouter des termes

à (12). Dans la théorie des échanges d'énergie, les termes sont des flux. Plusieurs contributions peuvent se fondre dans un même flux, pourvu que leur origine soit dans la lumière.

On montrera par ailleurs, que la théorie des flux permet de décrire le cas général du transfert réciproque, lorsqu'au transfert de l'énergie des P vers les C, se superpose un transfert des C vers les P. La théorie des relations entre proportions de pigments peut également être adaptée au cas général. Cependant, la distinction entre les manières des langages apparaît nettement au travers de la résolution du cas général.

La théorie des relations entre proportions de pigments postule une distinction « d'espèce », à caractère « morphologique », entre les organisations moléculaires en relation; et elle conserve cette distinction. La théorie des flux conduit au concept de « groupement » d'un ensemble de sous-unités (Strasser, 1980). Elle permet aussi de décrire des « espèces » à caractère « morphologique » dans l'appareil photosynthétique. Il reste à voir en quoi les « espèces » postulées par la théorie des proportions et par la théorie des flux se correspondent dans une situation donnée.

REFERENCES

- [1] BROUERS, M., SIRONVAL, C., 1978. The reduction of protochlorophyllide into chlorophyllide. VII. Relations between energy transfer, 690 nm fluorescence emission and reduction, a theory. *Photosynthetica*, 12: 399-405.
- [2] BUTLER, W. L., 1978. Energy distribution in the photochemical apparatus of photosynthesis, dans *Annual review of Plant Physiology*, 29: 345-378.
- [3] PLANCK, M., 1959. *The theory of heat radiation*, § 26, p. 25 de la traduction, Dover publications, Inc, New-York.
- [4] SIRONVAL, C., KUIPER, Y., 1972. The reduction of protochlorophyllide into chlorophyllide. IV. The nature of intermediate P₆₈₈₋₆₇₆ species. *Photosynthetica*, 6: 254-275.
- [5] STRASSER, R. J., 1978. The grouping model of plant photosynthesis; dans *Chloroplast Development* (Akoyunoglou *et al.* eds) pp. 513-524, Elsevier, Amsterdam.
- [6] STRASSER, R. J., 1980. The grouping model of plant photosynthesis: Heterogeneity of photosynthetic units in thylakoids; dans *Proc. Fifth International Congress Photosynthesis* (sous presse).
- [7] VAUGHAN, G. D., SAUER, K., 1974. Energy transfer from protochlorophyllide to chlorophyllide during photoconversion of etiolated bean holochrome. *Biochim. Biophys. Acta*, 347: 383-394.

