

- Vanden Driessche T., 1980. — Circadian rhythmicity: general properties—as exemplified mainly by *Acetabularia*—and hypothesis on its cellular mechanism. *Arch. Biol.*, **91**, 49-76.
- Vince-Prue D., 1982. — Phytochrome and photoperiodic physiology in plants. In *Biological timekeeping*, J. Brady, ed., Cambridge University Press, London, 101-117.
- Wagner E., 1977. — Molecular basis of physiological rhythms. In *Integration of activity in the higher plants. Symposia of the Society Exptl. Biol.*, **31**, Cambridge University Press, London, 33-72.
- Wilkins M.B., 1959. — An endogenous rhythm in the rate of carbon dioxide output of *Bryophyllum*. I. Some preliminary experiments. *J. Exp. Bot.*, **10**, 377-390.
- Winter K., 1980. — Day/night changes in the sensitivity of phosphoenolpyruvate carboxylase to malate during crassulacean acid metabolism. *Plant Physiol.*, **65**, 792-796.
- Winter K., 1981. — Change in properties of phosphoenolpyruvate carboxylase from the crassulacean acid metabolism plant *Mesembryanthemum crystallinum* after isolation. *Aust. J. Plant Physiol.*, **8**, 115-119.

*Lettre à l'Editeur***Description du transfert de l'énergie dans le Photosystème I à l'aide d'équations qui s'appliquent aux transferts entre pigments dans les feuilles étiolées***

Cyrille SIRONVAL et Michel BROUERS

Laboratoire de Photobiologie, Département de Botanique, Université de Liège, B4000 — Sart Tilman, Liège, Belgique.

(Manuscrit reçu le 19 octobre 1982; accepté le 20 janvier 1983)

Résumé. Il est démontré dans cet article qu'un seul et même ensemble d'équations permet de décrire les transferts d'énergie entre pigments dans la feuille étiolée, d'une part, et entre unités pigmentaires du Photosystème I chez une algue verte *Chlamydomonas reinhardi*, d'autre part. Nous avons antérieurement dérivé ces équations de l'analyse des transferts d'énergie à l'intérieur de groupement de pigments comprenant des proportions variables de protochlorophyllide et de chlorophyllide dans les feuilles étiolées (Brouers et Sironval, 1978). Nous montrons ici que ces équations décrivent aussi les relations de transfert entre unités activables et inactivables du Photosystème I dans un organisme vert. Cette correspondance est établie en utilisant les mesures de Delepelaire et Bennoun (1978) de l'amplitude du changement d'absorption à 515 nm, après un éclair ultra court, et de la section optique des centres du Photosystème I chez des mutants de *Chlamydomonas reinhardi*. **Mots clés :** chlorophylle, protochlorophyllide, transferts d'énergie, unités Photosystème I, centres Photosystème I, théorie des relations entre proportions de pigments.

Abstract. A single set of equations describes energy transfers within units of pigments in etiolated leaves and among Photosystem I units in the green alga *Chlamydomonas reinhardi*. We have previously derived this set of equations which describe the transfer of energy within units containing various proportions of protochlorophyllide and chlorophyllide in dark grown leaves (Brouers and Sironval, 1978). Here we show that these equations also describe the relationships of energy transfer among active and inactive Photosystem I units. The latter relationships were developed using measurements of Delepelaire and Bennoun (1978) of the amplitude of the 515 nm absorption change, 160 μ s after a short actinic flash, and of the cross-sectional area of the photochemical centres of Photosystem I in *Chlamydomonas reinhardi* mutants. **Key words:** chlorophyll, protochlorophyllide, energy transfers, Photosystem I units, Photosystem I centres, theory of inter relationships between pigment proportions.

INTRODUCTION

La théorie des relations de transfert entre proportions de pigments a été introduite pour interpréter la loi du transfert de l'énergie de la protochlorophyllide à la chlorophyllide dans une feuille étiolée qu'on éclaira pour la première fois (Brouers et Sironval, 1978). Le présent travail applique cette théorie à une activité photobiochimique de la photosynthèse observée dans une situation favorable. Cette

* Article dédié à M. le Professeur A. Moyse.

situation se rapporte au transfert de l'énergie entre unités du photosystème I, tel que Delepelaire et Bennoun (1978) l'étudient. La méthode est due à Joliot et Delosme (1974). Elle mesure l'activité du Photosystème I par le changement d'absorbance observé à 515 nm, 160 μ s après un éclair actinique court d'énergie réglable. L'état des centres actifs de ce photosystème se modifie lorsqu'ils manifestent de l'activité, ce qui se traduit par le changement de couleur que l'on mesure.

Delepelaire et Bennoun (1978) disposent d'une collection de mutants de *Chlamydomonas reinhardi* qui comportent des unités photosystème I devenues inactives parce qu'elles sont dépourvues de centres activables. La proportion des unités restées actives pourvues d'un centre activable varie d'un mutant à l'autre. Elle est exprimée par l'activité du mutant lors d'un éclair saturant par rapport à l'activité de la souche sauvage lors de cet éclair. En condition d'éclairement non-saturant, la proportion des unités restées actives chez un mutant donné est plus petite que le rapport entre les activités du mutant et de la souche sauvage. La différence est due aux transferts d'énergie.

Cette situation est l'homologue de celle rencontrée dans une feuille étiolée. Dans ce cas, une certaine proportion (*c*) de chlorophyllide est créée dans la feuille, et la proportion de fluorescence émise par cette chlorophyllide diffère de (*c*). La différence résulte des transferts d'énergie des protochlorophyllides vers les chlorophyllides.

Après avoir défini les termes employés et signalé les hypothèses faites, nous exprimons les variables des expériences de Delepelaire et Bennoun (1978) à l'aide de proportions de centres. Nous formulons ensuite les expressions mathématiques qui relient les variables, et nous interprétons les données expérimentales. Le fait que la théorie des proportions s'applique à la fois aux systèmes pigmentaires de la feuille étiolée et de l'algue verte *Chlamydomonas* souligne le caractère général de la théorie, en même temps que l'existence de traits communs aux situations concernées.

Définitions

L'activité photobiochimique émane de complexes entre chlorophylles et protéines, appelés « centres » (déf. 1). Les qualités suivantes sont attribuées aux centres (déf. 2) : un centre est dit « touché » lorsqu'il a absorbé de la lumière lors d'un éclair. Un centre est dit « activé » lorsqu'il a manifesté une activité lors d'un éclair. Un centre est « activable » lorsqu'il est trouvé activé après avoir été touché. Un centre activable et touché est donc activé.

Dans ce qui suit, le mot « centre » désigne une unité Photosystème I. Lorsqu'une telle unité n'est pas susceptible de manifester d'activité à la lumière, nous l'appelons « centre inactivable ». Dans le cas contraire, nous l'appelons « centre activable ». Nous évitons ainsi le contresens d'une unité sans centre, qui serait contraire à la définition de l'unité en tant qu'ensemble de pigments transférant de l'énergie vers un centre.

Un éclair est d'énergie « saturante » lorsqu'on ne peut pas démontrer une activité plus grande en augmentant son énergie (déf. 3). On admet alors que tous les centres activables sont touchés par l'éclair. L'énergie saturante est notée (*S*). Les énergies non-saturantes sont notées (*s*).

Les souches de *Chlamydomonas* sont dites « mutantes » (*m*) lorsqu'on y trouve des centres activables et des centres inactivables (déf. 4). Lorsque le nombre de centres inactivables est nul, la souche est non-mutante, ou encore « sauvage ». Il n'y a qu'une souche sauvage (*w*).

Hypothèses

On admet que, dans un volume plastidial unitaire, tant chez les mutants que chez la souche sauvage : (a) l'activité observée lors d'un éclair est directement proportionnelle au nombre de centres activés (hyp. 1); (b) le nombre total des centres est le nombre *N* des centres activables chez la souche sauvage (hyp. 2); (c) les centres sont distribués au hasard (hyp. 3).

Nombre total des centres

Les définitions et les hypothèses précédentes impliquent que dans un volume plastidial *V* suffisamment grand le nombre total (*N*) des centres est le nombre de centres activés chez la souche sauvage (*w*) à énergie saturante (*S*) de l'éclair :

$$N = N_s^w \quad (1)$$

Chez un mutant *m*, *N* est égal à la somme du nombre de centres activables, plus le nombre de centres inactivables :

$$N = N_{\text{activables}}^m + N_{\text{inactivables}}^m \quad (2)$$

(1) et (2) impliquent :

$$N_s^w = N_{\text{activables}}^m + N_{\text{inactivables}}^m \quad (3)$$

Proportions de centres

Tenant compte de (1), et en vertu des définitions et hypothèses (déf. 2, déf. 3, hyp. 1), les proportions suivantes rapportées à un volume *V* donné, sont les deux variables fondamentales des expériences :

La proportion (*h*) des centres touchés, activables ou non activables à l'énergie *s* de l'éclair :

$$h_s = N_s^w / N = N_s^w / N_s^w \quad (4)$$

Pour déterminer *h_s*, on utilise le fait que tous les centres touchés sont activés chez la souche sauvage, dépourvue de centres inactivables. *h_s* ne dépend que de l'énergie de l'éclair, et varie de 0 à 1 lorsque *s* varie de 0 à *S*.

La proportion (*c*) des centres activables, touchés ou non chez un mutant donné *m* :

$$c^m = N_s^m / N < 1. \quad (5)$$

Pour déterminer *c^m*, on utilise le fait que tous les centres activables sont activés à énergie saturante de l'éclair. Chez la souche sauvage, désignée par l'indice *w* :

$$c^w = N_s^w / N = 1 \quad (6)$$

c^m ne dépend que de la souche choisie et varie de 0 à 1, du mutant limite dépourvu de centres activables, à la souche sauvage dépourvue de centres inactivables. En combinant les proportions fondamentales (4), (5) et (6), les centres se répartissent en 4 types dans les proportions données au tableau 1.

Tableau 1. Tableau des proportions de centres rencontrés et des symboles utilisés pour les représenter (Table of proportions of various centres and of symbols used for their representation).

Catégories de centres	Proportions correspondantes	Expressions des proportions au moyen des rapports entre nombre de centres chez :	
		la souche sauvage	les mutants
Fondamentales touchés	h_s	$\frac{N_s^w}{N}$	$\frac{N_s^m}{N}$
activables	c^m ^c	$\frac{N_s^w}{N} = 1^a$	$\frac{N_s^m}{N} < 1$
Dérivées touchés activables ^b	$h_s c^m$	$\frac{N_s^w}{N}$	$\frac{N_s^w}{N} \cdot \frac{N_s^m}{N}$
touchés inactivables	$h_s (1 - c^m)$	0^d	$\frac{N_s^w}{N} \cdot \left(1 - \frac{N_s^m}{N}\right)$
non-touchés activables	$(1 - h_s) c^m$	0^d	$\left(1 - \frac{N_s^w}{N}\right) \cdot \frac{N_s^m}{N}$
non-touchés inactivables	$(1 - h_s) (1 - c^m)$	0^d	$\left(1 - \frac{N_s^w}{N}\right) \cdot \left(1 - \frac{N_s^m}{N}\right)$

^a par l'égalité (1). ^b ces centres sont nécessairement activés (déf. 2). ^c c^m s'écrit c^w lorsqu'il s'agit de la souche sauvage. ^d il n'y a pas de centres inactivables chez la souche sauvage ($1 - c^w = 0$).

Transposition des faits dans le langage de la théorie des proportions

Proportion (i) des centres activés

La théorie définit dans le volume V la proportion :

$$i_s^m = N_s^m / N \tag{7}$$

des centres activés lorsque le mutant m reçoit un éclair d'énergie $s < S$. Elle affirme que cette proportion est égale à la proportion des centres qui participent à l'activité lors de l'éclair. Cette dernière comporte deux parts : les centres touchés et activables, directement activés, à quoi s'ajoute la fraction des centres touchés et inactivables qui transfèrent l'énergie absorbée vers des centres activables non-touchés, activés par transfert. Ce transfert a lieu de centre à centre, de sorte qu'un centre donneur correspond à un centre accepteur. L'expérimentation est conçue pour l'observer, soit du côté donneur, soit du côté accepteur. La théorie écrit la relation : $i^m = f(c^m, h_s)$.

Expériences concevables

Deux types d'expériences sont concevables si on exclut la variation simultanée de c et de h . Dans les expériences de type 1 (fig. 1), on fait varier h_s , la proportion des centres touchés. Pour indiquer que c^m est constant, on le note c_α . On dit alors que la proportion des centres qui contribuent à l'activité, parmi les centres activables en proportion c_α constante, est la somme de la proportion des touchés, plus la fraction e_α des non-touchés qui acceptent de l'énergie par transfert à partir des touchés inactivables. Ce transfert est noté α pour signaler qu'il est exprimé dans (8) par les activables non-touchés qui acceptent l'énergie transférée :

$$i_\alpha = i_s^m / c_\alpha = h_s + (1 - h_s) e_\alpha \tag{8}$$

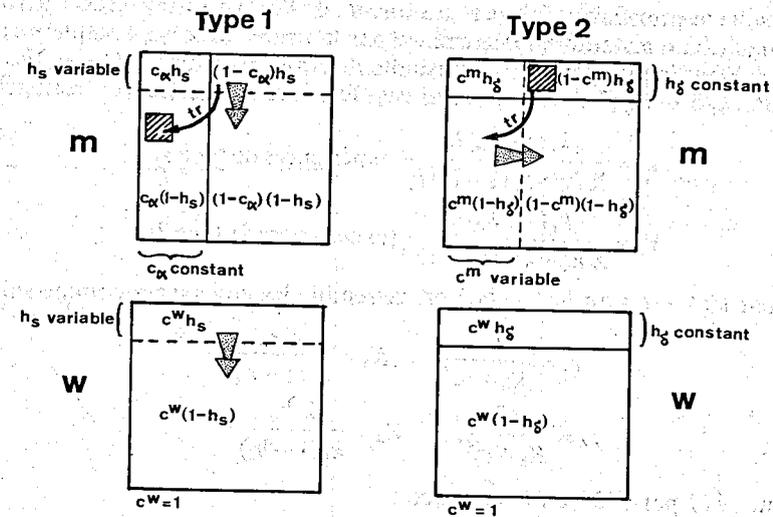


Figure 1. Schéma des 2 types d'expériences concevables (Diagram of two types of conceivable experiments).

Dans le type 1, la proportion de centres touchés h_s est variable et le mutant m est choisi (c_α constant). Le transfert de l'énergie (flèche tr) est observé à partir de centres activables non-touchés symbolisés par le carré hachuré. Dans le type 2, la proportion des centres activables c^m est variable et la proportion des centres touchés h_g est constante. Le transfert de l'énergie (flèche tr) est observé à partir de centres touchés inactivables symbolisés par le carré hachuré. La formulation des proportions est reprise du tableau 1. Les indices α et δ désignent les proportions maintenues constantes.

Dans les expériences de type 2 (fig. 2), on fait varier c^m , la proportion des centres activables, et on maintient constant h_s , la proportion des centres touchés. Pour indiquer que h_s est constant, on le note h_g . On dit alors que la proportion des centres qui contribuent à l'activité, parmi les centres touchés en proportion h_g constante, est la somme de la proportion des activables, plus la fraction e_δ des inactivables qui transfèrent de l'énergie vers les centres non-touchés activables. Ce transfert est noté δ pour signaler qu'il est exprimé dans (9) par les inactivables touchés qui donnent l'énergie transférée :

$$i_\delta = i_s^m / h_g = c^m + (1 - c^m) e_\delta \tag{9}$$

Fraction des centres participant au transfert

Les égalités (8) et (9) sont complétées en explicitant e_α et e_δ . La théorie affirme que ces fractions sont égales au rapport de la constante de vitesse du transfert à la somme de cette constante et de toutes les constantes de vitesse avec lesquelles elle est en compétition.

$$e_{\alpha \text{ ou } \delta} = \frac{\text{constante de vitesse du transfert } (\alpha \text{ ou } \delta)}{\Sigma k_n + \text{constante de vitesse du transfert } (\alpha \text{ ou } \delta)} \tag{10}$$

où Σk_n comprend toutes les constantes en compétition avec le transfert. Σk_n ne dépend pas de la manière d'exprimer le transfert dans (8) ou (9). Par contre, la constante de vitesse du transfert en dépend. Sa valeur n'est fixée qu'à l'intérieur d'une expérience donnée (énergie de l'éclair et mutant donnés). Lorsque le transfert est observé au travers de l'énergie reçue par un centre accepteur, la constante du transfert est déterminée par la proportion des donneurs autour de l'accepteur. Par

contre, lorsque le transfert est observé au travers de l'énergie transférée à partir d'un centre donneur, la constante est déterminée par la proportion des accepteurs autour du donneur. Dans le premier cas, la constante du transfert vaut : $k_t(1-c_\alpha)h_s$, tandis qu'elle vaut : $k_t(1-h_\delta)c^m$ dans le second cas. Dès lors, la fraction e s'écrit selon les cas :

$$e_\alpha = \frac{k_t(1-c_\alpha)h_s}{\Sigma k_n + k_t(1-c_\alpha)h_s} \text{ (expériences de type 1)}$$

$$e_\delta = \frac{k_t(1-h_\delta)c^m}{\Sigma k_n + k_t(1-h_\delta)c^m} \text{ (expériences de type 2)}$$

Divisant par $k_t(1-c_\alpha)$ ou $k_t(1-h_\delta)$, on rassemble les constantes comme suit :

$$e_\alpha = \frac{h_s}{K_\alpha + h_s}; \quad K_\alpha = \frac{\Sigma k_n}{k_t(1-c_\alpha)} \quad (11)$$

$$e_\delta = \frac{c^m}{K_\delta + c^m}; \quad K_\delta = \frac{\Sigma k_n}{k_t(1-h_\delta)} \quad (12)$$

En divisant (11) par (12) on trouve que :

$$\frac{K_\alpha}{K_\delta} = \frac{1-h_\delta}{1-c_\alpha} \quad (13)$$

On trouve de même que :

$$K = \Sigma k_n/k_t = K_\alpha(1-c_\alpha) = K_\delta(1-h_\delta) \quad (14)$$

Expression graphique des résultats expérimentaux

En éliminant e_α de (8) et (11), et e_δ de (9) et (12), on obtient des expressions que l'expérience doit vérifier. Dans les expériences de type 1 :

$$h_s = \frac{K_\alpha i_\alpha}{A_\alpha - i_\alpha}; \quad A_\alpha = K_\alpha + 1; \quad (15)$$

et dans les expériences de type 2 :

$$c^m = \frac{K_\delta i_\delta}{A_\delta - i_\delta}; \quad A_\delta = K_\delta + 1. \quad (16)$$

On linéarise (15) et (16) pour obtenir :

$$\frac{A_\alpha}{K_\alpha} - \frac{i_\alpha}{K_\alpha} = \frac{i_\alpha}{h_s}; \quad (17)$$

$$\frac{A_\delta}{K_\delta} - \frac{i_\delta}{K_\delta} = \frac{i_\delta}{c^m} \quad (18)$$

La figure 1 de Delepelaire et Bennoun (1978) représente une expérience de type 1. Elle concerne un mutant pour lequel $c_\alpha \cong 0.15$. On trouve la variable h_s dans la figure en divisant l'activité de la souche sauvage à chaque énergie s de l'éclair par l'activité de la même souche à l'énergie S en accord avec (4). La figure permet de calculer i_α^m , à partir de l'activité du mutant à chaque énergie s de l'éclair; on divise cette activité par celle de la souche sauvage à l'énergie S en accord avec (7). On dérive ensuite i en divisant par c selon (8). Les données des auteurs ont permis d'établir ainsi le graphe de la relation (17) (fig. 2).

La figure 2 de Delepelaire et Bennoun (1978) représente une expérience de type 2. Selon la légende de cette figure, les données sont obtenues à l'aide d'éclairs d'énergie constante et faible pour laquelle $h_\delta \cong 0,25$ (la légende dit que l'énergie de l'éclair vaut 4% de S , et dans ce cas, $h_\delta = 0,25$ d'après la figure 1 des auteurs). Les

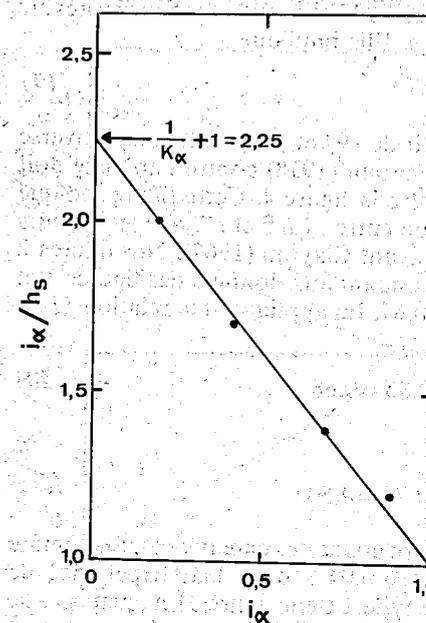


Fig. 2

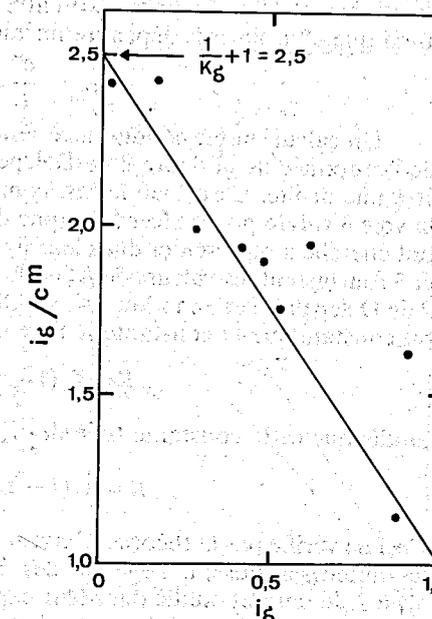


Fig. 3

Figure 2. Graphe de la relation (17) donnant chez un mutant, en ordonnée, le rapport de la proportion des centres activés à la proportion des centres touchés (i_α/h_s), en fonction de la proportion des centres activés (i_α en abscisse) (Linear relationship expressed by equation (17). On the ordinate: the ratio between the fraction i_α of activated Photosystem I centres and the fraction h_s of hit Photosystem I centres. On the abscissa: the fraction i_α of activated Photosystem I centres).

Les points indiqués sont calculés à partir des résultats repris à la figure 1 de l'article de Delepelaire et Bennoun (1978).

Figure 3. Graphe de la relation (18) donnant, en ordonnée, pour une énergie de l'éclair donné, le rapport de la proportion des centres activés à la proportion des centres activables (i_δ/c^m), en fonction de la proportion des centres activés (i_δ en abscisse) chez une série de mutants (Linear relationship expressed by equation (18). On the ordinate: the ratio between the fraction i_δ of activated Photosystem I centres and the fraction c^m of active centres. On the abscissa: the fraction i_δ of activated Photosystem I centres).

Les points indiqués sont repris de la figure 2 de Delepelaire et Bennoun (1978).

mutants fournissent la variable trouvée à l'abscisse de la figure 2 des auteurs. Les valeurs de c^m s'échelonnent de $c^m = 0,05$ à $c^m = 1$ (la souche sauvage). Les auteurs donnent i_δ/c^m en ordonnée. La théorie des relations entre proportions appelle ce rapport, la grandeur relative de l'unité de transfert. Les auteurs l'appellent la section optique relative. Le graphe de la relation (18) (fig. 3) utilise les données des auteurs.

Vérifications des prévisions théoriques

Selon la théorie, les fonctions $i_\alpha/h_s = f(i_\alpha)$ et $i_\delta/c^m = f(i_\delta)$ sont linéaires (égalités (17) et (18)).

Les données expérimentales le vérifient aux erreurs de mesure près (fig. 2 et 3). La précision des données devraient cependant être accrue pour apprécier correctement la correspondance entre l'expérience et la théorie. La théorie prévoit aussi que c^m/i_δ devrait dépendre linéairement de c . Elle implique :

$$\frac{c^m}{i_\delta} = \frac{K}{A_\delta} + \frac{c_m}{A_\delta} \quad (19)$$

Un calcul simple conduit à ce résultat à partir de (9) et (12). Dès lors, l'inverse de l'ordonnée de la figure 2 de Delepelaire et Bennoun (1978) contre l'abscisse doit être une droite. C'est bien le cas, comme le montre la figure 4. Cette figure indique la voie à suivre pour tracer le graphe de la relation entre : i_δ/c^m et c^m , que les auteurs ont cherché à représenter dans leur figure 2 en suivant Clayton (1967). Nos figures 2 et 3 fournissent les valeurs de K_α et de K_δ correspondant aux données des figures 1 et 2 de Delepelaire et Bennoun : $K_\alpha = 0,80$ et $K_\delta = 0,67$. En appliquant la relation (14), on constate que la constante K tirée de K_α vaut :

$$K = K_\alpha(1 - c_\alpha) = 0,8 \times 0,85 = 0,68 \quad (20)$$

tandis que cette constante tirée de K_δ vaut :

$$K = K_\delta(1 - h_\delta) = 0,67 \times 0,75 = 0,50. \quad (21)$$

Ceci ne vérifie pas la théorie. L'erreur provient cependant des expériences. Si, comme les auteurs le disent, l'énergie des éclairs est $s = 0,04$ S dans leur expérience de type 2, le mutant étudié dans leur expérience de type 1 (leur figure 1) ne peut pas se placer à l'endroit qui lui revient dans le graphe de leur figure 2. Il se place au point noté d'une étoile (*) dans notre figure 4A. Pour que ce mutant trouve la place attendue, s doit être égal à 0,01 S. Mais alors, selon la figure 1 des auteurs, $h_\delta = 0,05$. Cette nouvelle valeur donne :

$$K = K_\delta(1 - h_\delta) = 0,67 \times 0,95 = 0,64 \quad (22)$$

en accord avec (20).

Conséquences

Aire des mutants

Lorsqu'on connaît la valeur de K , on peut écrire les graphes limites pour $c_\alpha \rightarrow 0$ dans une expérience de type 1, ou pour $h_\delta \rightarrow 0$ dans une expérience de type 2. Ces graphes coïncident avec la droite AB (fig. 5) dans la superposition du plan d'abscisse i_α et d'ordonnée $[i_\alpha/h_s]-1$ au plan d'abscisse i_δ et d'ordonnée $[i_\delta/c^m]-1$. Chaque expérience particulière du type 2 est représentée dans le plan $i_\alpha, [i_\alpha/h_s]-1$ par un graphe de la relation (23) dérivée de (17) :

$$\frac{1}{K_\alpha}(1 - i_\alpha) = \frac{i_\alpha}{h_s} - 1 \quad (23)$$

(L'expérimentateur fait varier h_s de 1 à 0; il mesure i_α ; c_α est fixé par le choix d'un mutant). Le graphe est une droite atteignant l'ordonnée au point $1/K_\alpha$ quand i_α atteint 0, pour $h_s \rightarrow 0$. Puisque le choix du mutant fixe c_α , il détermine un K_α en accord avec

(14). Il y a autant de graphes de (23) que de mutants. Dans le plan considéré (fig. 5), ces graphes atteignent tous l'ordonnée entre $1/K_\alpha = 0$ et $1/K_\alpha = 1/K$. Selon (14), le point $1/K_\alpha = 0$ est atteint dans le cas de la souche sauvage, considérée comme le mutant limite $c_\alpha = 1$; tandis que le point $1/K_\alpha = 1/K$ est atteint pour le mutant limite $c_\alpha \rightarrow 0$. Par ailleurs, les graphes (23) atteignent tous l'abscisse au point 1 (fig. 5) puisque par définition $i_\alpha \rightarrow 1$ quand $h_s \rightarrow 1$, quel que soit le mutant. On

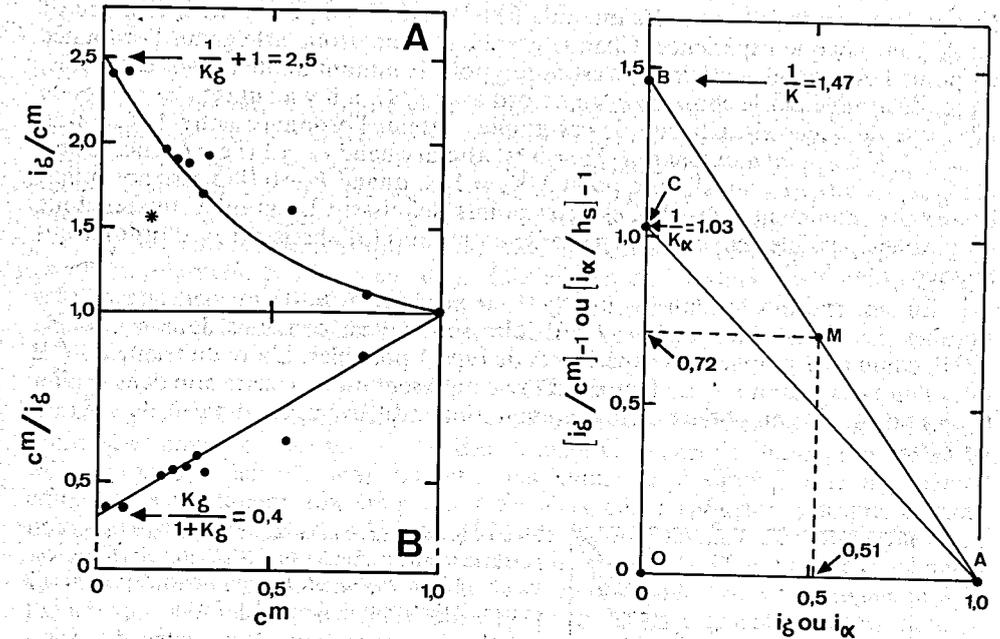


Fig. 4

Fig. 5

Figure 4. Méthode pour déterminer la courbe reliant les points expérimentaux de la figure 2 de Delepelaire et Bennoun (1978). Dans la partie supérieure (A), les points sont repris de Delepelaire et Bennoun (1978) et la courbe dessinée est calculée à partir de l'équation (19) de la droite représentée dans la partie inférieure (B) (A graphic method for determining the curve through the experimental points shown in the figure 2 of Delepelaire and Bennoun (1978). In the upper figure (A), the points are reproduced from this figure 2 and the curve shown is calculated from the equation of the line in the lower figure (B).

Figure 5. Méthode graphique pour passer des résultats d'une expérience de type 2 (droite AB) à ceux d'une expérience de type 1 (droite AC) (A graphic method for predicting the result of any experiment of type 1 (line AC) from the result of the limit experiment of type 2 (line AB)).

La droite A est le graphe limite de la relation (18) pour une intensité de l'éclair infiniment faible. Nous montrons dans le texte comment passer du point M sur AB, qui représente le mutant M dans une expérience de type 2, au graphe de la relation (17) pour ce même mutant dans une expérience de type 1. Les graphes de (17) pour tous les mutants possibles s'inscrivent dans la surface AOB. Cette surface est l'« aire des mutants ».

voit ainsi que, tandis que h_s varie de 0 à 1, le mutant limite $c_\alpha \rightarrow 0$ parcourt la droite AB du point B au point A, tandis qu'à l'opposé la souche sauvage $c_\alpha = 1$ parcourt l'abscisse du point 0 au point 1. Les graphes de toutes les expériences de type 1 possibles sont ainsi contenus dans le triangle AOB de la figure 5.

La description de la section qui précède s'applique *mutatis mutandis* pour les expériences de type 2 représentées dans le plan : $(i_s, [i_s/c^m]-1)$. On dérive alors de (18) le graphe de la relation (24) :

$$\frac{1}{K_s}(1-i_s) = \frac{i_s}{c^m} - 1 \quad (24)$$

L'expérimentateur fait varier les mutants de $c^m \rightarrow 0$ à $c^m = 1$; il mesure i_s et il choisit un h_s pour chaque expérience. Chaque graphe est une droite atteignant l'ordonnée au point $1/K_s$ quand i_s atteint 0, c'est-à-dire pour le mutant limite $c^m \rightarrow 0$. Cette fois, K_s est déterminé par le choix de h_s en accord avec (14) et il y a autant de graphes de (24) que de t_s choisis. Chacun de ces graphes atteint l'ordonnée entre $1/K_s = 0$ et $1/K_s = 1/K$. Le point d'ordonnée $1/K_s = 0$ est atteint quand $h_s = 1$ (l'expérience utilise alors des éclairs saturants), et le point $1/K_s = 1/K$, quand $h_s \rightarrow 0$ (l'expérience utilise des éclairs infiniment faibles). Ces deux points définissent les graphes limites, tous les graphes possibles concourant par ailleurs au point d'abscisse 1 et d'ordonnée 0 lorsque $c^m \rightarrow c^w = 1$.

En superposant le plan $(i_s, [i_s/c^m]-1)$ au plan $(i_s, [i_s/h_s]-1)$ on constate que les graphes des expériences de type 2 possibles se trouvent contenus dans le triangle AOB , comme les graphes des expériences de type 1 possibles. L'aire du triangle AOB est « l'aire des mutants ». La figure 6 est une représentation de cette aire dans le plan (i_s, h_s) ou (i_s, c^m) ; on obtient cette représentation indifféremment à partir de (15) ou de (16).

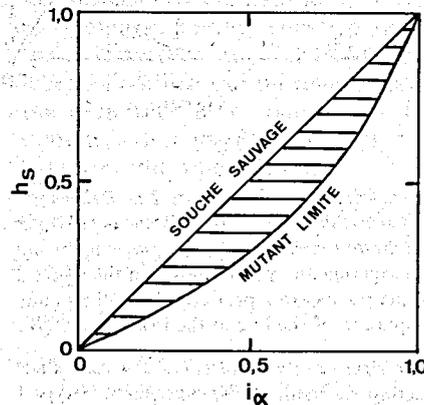


Figure 6. Représentation de l'« aire des mutants » possibles (partie hachurée) dans le plan (i_s, h_s) (Représentation of the « area of the possible Photosystem I mutants » (hatched) in the (i_s, h_s) plane).

Chez la souche sauvage, la proportion des centres activés i_a est toujours égale à la proportion des centres touchés h_s . Il n'en va pas de même chez les mutants. Chez ces derniers, plus la proportion de centres inactivables s'accroît, plus la proportion de centres activés grandit par rapport à la proportion de centres touchés. Dans le plan (i_s, h_s) chaque mutant particulier suit une hyperbole qui passe entre la droite représentant la souche sauvage et l'hyperbole du mutant limite chez lequel la proportion des centres activables c^m tend vers zéro.

Génératrice des mutants

Soit un point M le long de AB (fig. 5) dans le plan $(i_s, [i_s/c^m]-1)$. Dans ce plan, AB décrit l'expérience de type 2 limite, $h_s \rightarrow 0$, et M représente un mutant. La valeur de c^m correspondant à M , s'obtient à partir de l'abscisse et de l'ordonnée. Dans le cas particulier de M , $i_s = 0,51$ et $[i_s/c^m]-1 = 0,72$, d'où on déduit $c^m = 0,3$. Le graphe du mutant M dans une expérience de type 1 est ensuite facilement tracé dans le plan $(i_a, [i_a/h_s]-1)$. A cet effet, c_a est fixé à 0,3; on en déduit que $K_a = 0,97$ en appliquant (20) et en utilisant la valeur connue de K (0,68). Dans le plan $(i_a, [i_a/h_s]-1)$ le graphe recherché atteint l'ordonnée au point $1/K_a = 1,03$ pour $i_a \rightarrow 0$. Il atteint l'abscisse,

comme tous les graphes possibles, au point $i = 1$. On l'a tracé sur la figure 5. On génère ainsi, à partir de la droite AB tracée dans le plan $(i_s, [i_s/c^m]-1)$, les graphes de n'importe quel mutant dans le plan $(i_a, [i_a/h_s]-1)$. Dans ce sens, AB peut être considéré comme la « génératrice des mutants ». Dans la mesure où il existe, l'interprétation d'un continuum des mutants est étrangère à la théorie qui se limite à le supposer.

Probabilité intrinsèque du transfert

La connaissance de K conduit au rapport :

$$p = \frac{k_t}{\sum k_n + k_t} \quad (25)$$

Dans le cas présent, ce rapport vaut $1/1,68 = 0,6$. C'est la probabilité qu'un centre inactivable touché se désactive par transfert lorsqu'il est entièrement entouré de centres activables non-touchés. C'est aussi, à l'inverse, la probabilité qu'un centre activable non-touché reçoive de l'énergie par transfert lorsqu'il est entièrement entouré de centres inactivables touchés. On tire ces conclusions de (11), (12) et (14); p est une caractéristique intrinsèque du transfert d'énergie considéré. La théorie n'interprète pas la valeur de p . Elle permet de l'évaluer. Ceci est dû au fait qu'elle ne concerne pas le mécanisme du transfert. Il faut recourir à des considérations extérieures à la théorie pour discuter des circonstances qui déterminent p .

CONCLUSION

Nous avons appliqué des équations décrivant les transferts de l'énergie lumineuse dans les étioplastes à des transferts d'énergie lumineuse dans le Photosystème I chez *C. reinhardi*, et nous avons ainsi montré que les mêmes équations s'appliquent aux deux cas. Ceci n'est pas surprenant, puisque, comme nous l'avons prouvé (Sironval *et al.*, 1981), la théorie des flux d'échange (Strasser, 1978; Butler, 1978), conçue pour représenter les transferts d'énergie entre pigments collecteurs de lumière et centres actifs dans les chloroplastes, est équivalente à la théorie des relations de transfert entre proportions de pigments utilisées dans le présent article. On trouve constamment le même type d'organisation des transferts entre pigments pendant le verdissement à partir de l'état étioilé (Sironval, 1982). Les principes qui délimitent des « unités de transfert » sont constamment les mêmes et paraissent généralisables à l'organisation des pigments dans les membranes, quel que soit le stade du développement.

Le transfert d'énergie que nous avons considéré est dirigé vers des centres Photosystème I chez *C. reinhardi*. Lorsque certains de ces centres sont rendus inactivables ou sont manquants à la suite d'une mutation, le transfert intervient pour assurer un apport supplémentaire aux centres restant activables. Ceci accroît la « section optique » des centres activables, ou encore la grandeur de l'unité de transfert qui les entoure. Pour simplifier, nous avons appelé « centres activables » les unités formées autour d'un centre activable, et « centres inactivables » les unités potentielles ne manifestant pas, par elles-mêmes, d'activité Photosystème I. Nous avons trouvé que le transfert d'énergie des secondes vers les premières a lieu avec une probabilité intrinsèque $p = 0,6$.

Cette probabilité est une propriété du transfert étudié. Elle devrait dépendre des rapports morphologiques entre pigments dans la membrane thylakoïdale. Si ces rapports, et plus généralement n'importe quel élément propre au mécanisme même du transfert, étaient altérés, l'aire de la figure 6 devrait être modifiée. La théorie donne alors le moyen de calculer la nouvelle probabilité intrinsèque du transfert, et définit les expériences à réaliser pour obtenir les grandeurs nécessaires au calcul.

BIBLIOGRAPHIE

- Brouers M. et 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.
- Butler W.L., 1978. — Energy distribution in the photochemical apparatus of photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **29**, 345-378.
- Clayton R.K., 1967. — An analysis of the relation between fluorescence and photochemistry during photosynthesis. *J. Theor. Biol.*, **14**, 173-186.
- Delepelaire P. et Bennoun P., 1978. — Energy transfer and site of energy trapping in photosystem I. *Biochim. Biophys. Acta*, **502**, 183-187.
- Joliot P. et Delosme R., 1974. — Flash induced 519 nm absorption change in green algae. *Biochim. Biophys. Acta*, **357**, 267-284.
- Sironval C., Strasser R. et Brouers M., 1981. — Equivalence 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. *Bull. Classe Sc., Acad. Roy. Belg.*, **67**, 248-259.
- Sironval C., 1982. — Application of the theory of the relations between pigments to the description of energy transfers at the early stages of thylakoid membrane greening. *Proc. FEBS meeting on cell function and differentiation*, Athènes (sous presse).
- Strasser R., 1978. — The grouping model of plant photosynthesis. Dans *Chloroplast Development*, G. Akoyunoglou et J.H. Argyroudi-Akoyunoglou, éd., Elsevier, North-Holland Biochemical Press. Amsterdam, 513-524.

Letter to the Editor

Reflections on the proper description of photobiological charge exchange processes*

Helmut METZNER

Institut für Chemische Pflanzenphysiologie der Universität, Corrensstraße 41, D-7400 Tübingen, Federal Republic of Germany.

(Received for publication October 21, 1982; accepted March 16, 1983)

Abstract. The internal volume of thylakoids is too small to justify a thermodynamic treatment of the energy transducing processes. Macrophysical terms like hydrogen ion concentrations, proton gradients and redox potentials are meaningless. To characterize the primary light-induced events we have to know the potential of the excited species. Whether these will act as electron donors or acceptors depends not only on their ionization energies respectively electron affinities but also on the solvation energies of the resulting species. *Key words:* electron affinities, energy transduction, ionization energies, redox potentials, thylakoids.

Résumé. Le volume interne des thylakoïdes est trop petit pour justifier un traitement thermodynamique des processus de transduction d'énergie. Des termes de macrophysique, tels que concentration en ions, gradient de protons et potentiel redox sont sans signification. Pour caractériser les événements primaires induits par la lumière on doit connaître le potentiel des espèces excitées. Leur comportement comme donneurs ou comme accepteurs d'électrons dépend non seulement de leurs énergies d'ionisation et leurs affinités électroniques respectives, mais aussi de l'énergie de solvation des espèces résultantes. Mots clés : affinité électronique, transduction d'énergie, énergie d'ionisation, potentiel redox, thylakoïdes.

Abbreviations. Acc, electron acceptor; Don, electron donor, the subscripts "ads" and "solv" characterize the adsorbed respectively solvated (hydrated) species; Ox, oxidized component; Red, reduced component of a reversible redox system; S₀, energy state of the unexcited molecule.

INTRODUCTION

Photobiochemical processes are usually described with terms of classical electrochemistry, which is inseparably connected with thermodynamics. This again is a reasonable treatment for macroscopic systems. Living cells, however, ask for a different approach. Their reactions cannot suitably be enforced into the framework of essentially macrophysical disciplines.

Whereas in a gas or a dilute solution the reacting species are statistically distributed, they are *in vivo* incorporated into (or adsorbed to) membranes. By this peculiarity the movements of donors and acceptors as well as of sensitizers are restricted to a plane. Even if there is a fast two-dimensional diffusion within their surface, membranes may be regarded as supramolecular structures, the components of which have more or less defined mutual (average) distances. To describe membrane-bound processes the laws of solid-state physics are therefore in some

* Article dedicated to Professor A. Moyse.