

COLLOQUE  
INSERM

Vol. 221

# Structures and Functions of Retinal Proteins

Structures  
et fonctions  
des rétino-protéines

Edited by

Jean-Louis Rigaud

 John Libbey  
EUROTEXT

LES EDITIONS  
INSERM 

# Structures and Functions of Retinal Proteins

## *Structures et fonctions des rétino-protéines*

Proceedings of the Vth International Conference on Retinal Proteins  
held in Dourdan (France)  
June 28 - July 3, 1992

Edited by

Jean-Louis Rigaud

LES EDITIONS  
INSERM 

 John Libbey  
EUROTEXT

## Foreword

The Retinal Conferences are organized every two years (Germany, 1984 ; Russia, 1986 ; Japan, 1988 ; USA, 1990) and regroup experts working on retinal chromoproteins providing the opportunity for exchanging opinions on new findings on photoreception and energy transduction in visual cells and bacteria.

Four retinal proteins have so far been identified in the halobacterial branch of archaeobacteria. Two of them (the proton pump bacteriorhodopsin and the chloride pump halorhodopsin) convert light energy into chemical energy and two (sensory rhodopsins I and II) act as photoreceptors sensing the light and allowing the halobacterium cells to move.

On the other hand, rhodopsin is the protein responsible for generating an optic nerve impulse on the visual receptors of the three phyla that possess image-resolving eyes : molluscs, arthropods and vertebrates.

All these proteins form a ring of seven transmembrane helices and have a lysine on the middle of the 7th helix to bind retinal and form a protonated Schiff base. The molecular processes intervening between absorption of the photon by the retinal proteins and the ensuing biological responses can be divided into two sets of events : (1) the sets of events at the level of the photoreceptor molecule leading to production of its activated form ; (2) the subsequent sets of events triggered by these photoactivated forms which lead to ion translocation or formation of signaling state inducing cellular responses such as conductance changes, flagellar motility or generation of electrochemical gradients.

Thus the "Vth International Conference on Retinal Proteins" organized in Dourdan worked to the finality to give general account of the latest achievements in these interdisciplinary fields where photochemical, biophysical, biochemical, molecular biological and physiological aspects are intimately linked.

I wish to express my indebtedness to those 190 "eye and bacterium" scientists who have contributed to the enrichment of the program by their high standard oral and poster presentations. All of them have provided a constructive opportunity for formal and informal but always useful exchange of ideas, suggestions in a cordial atmosphere warmed up by a nice weather and French wine and champagne.

Finally I would like to express the sincere thanks to the academic and research institutions which made possible the organization of the congress through their valuable support and sponsorship.

**Jean-Louis Rigaud**

## **Organizer** **Organisateur**

Jean-Louis Rigaud (*CEA, Saclay*)

## **Local Committee** **Comité local**

M. Chabre (*Nice*)  
E. Padrós (*Barcelona*)  
J.L. Popot (*Paris*)  
M. Seigneuret (*Paris*)  
G. Zaccai (*Grenoble*)

## **International Advisory Committee** **Comité international**

N. Abdulaev (*Russia*)  
R. Bogomolni (*USA*)  
T. Hara (*Japan*)  
R. Henderson (*England*)  
M. Heyn (*Germany*)  
K.P. Hofmann (*Germany*)  
L. Keszthelyi (*Hungary*)  
G. Khorana (*USA*)  
J.K. Lanyi (*USA*)  
D. Oesterhelt (*Germany*)  
V.P. Skulachev (*Russia*)  
T. Yoshizawa (*Japan*)

## Avant-propos

Ces conférences ont lieu tous les deux ans, les précédentes ayant été organisées en Allemagne (1984), en Russie (1986), au Japon (1988) et aux États-Unis (1990). Elles rassemblent les plus grands spécialistes travaillant sur les protéines liant le rétinol, protéines impliquées dans les processus de photoréception et de transduction d'énergie dans les cellules visuelles (rhodopsine) et les bactéries (bactériorhodopsine, halorhodopsine, rhodopsines sensorielles). Ces conférences sont donc caractérisées par la rencontre de deux grands domaines qui, bien que différents au regard de leurs fonctions biologiques, présentent de grandes similarités au regard des mécanismes de photoréception, similarités dues à la structure commune rétinol plus opsrine des protéines impliquées.

Si la rhodopsine et la bactériorhodopsine ont des rôles biologiques très différents, elles présentent cependant de grandes similarités au regard de la première série d'événements, c'est-à-dire au regard des mécanismes de photoréception qui ont amené naturellement les chercheurs à des études expérimentales et théoriques comparatives. D'autre part, la frontière entre les mondes de "l'oeil" et de "la bactérie" s'est largement estompée depuis la découverte récente de rhodopsines sensorielles dans les archaebactéries. Deux rétinol-protéines, SRI et SRII, assurent une vision de la couleur qui permet aux halobactéries de se déplacer vers des micro-environnements favorables. Ces protéines agissent comme les yeux des halobactéries et remplissent la même fonction que les pigments visuels de la rétine des vertébrés (plusieurs composants de la chaîne de transduction du signal ont pu être caractérisés : protéines G, C.GMP. ...). Plus récemment, il a pu être mis en évidence chez *Chlamydomonas* un système visuel contenant la rhodopsine qui agit comme photorécepteur fonctionnel permettant l'orientation de ce micro-organisme à la lumière.

Toutes ces protéines membranaires (rhodopsines, bactériorhodopsine, halorhodopsine, rhodopsines sensorielles) appartiennent à la famille des protéines à sept hélices avec, en leur milieu, un chromophore, le rétinol (tout-trans dans les bactéries, 11-cis dans les pigments visuels) lié de façon covalente à une lysine de la protéine par l'intermédiaire d'une base de Schiff protonée. Dans tous les cas, la lumière provoque une iso-

mérisation du rétinol (*trans* → 13 *cis* dans les bactéries, 11 → *cis* tout *trans* dans les pigments visuels) suivie d'un changement conformationnel qui conduit soit à la translocation d'ions, soit à l'interaction avec des protéines G pour démarrer la cascade visuelle (transducine C GMP phosphodiesterase).

La 5<sup>e</sup> Conférence Internationale sur les rétino-protéines organisée à Dourdan a eu pour objectif de présenter les derniers travaux dans ces domaines interdisciplinaires où photochimie, biophysique, biochimie, biologie moléculaire et physiologie sont intimement interconnectées.

Je tiens à remercier les 190 collègues de nombreux pays qui ont accepté de participer à cette conférence, de présenter oralement et par voie d'affiches leurs derniers travaux et de prendre part activement à toutes les discussions.

Enfin, je voudrais exprimer mes remerciements à toutes les institutions et organismes qui, par leur parrainage et leur soutien, ont permis à cette Conférence de se dérouler dans des conditions idéales.

**Jean-Louis Rigaud**

**With the sponsorship of**  
***Avec le soutien de :***

Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS)  
Commissariat à l'Energie Atomique (CEA)  
Commission of the European Community (CEC)  
Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale (INSERM)  
International Union of Biochemistry and Molecular Biology (IUBMB)  
Ministère de la Recherche et de l'Espace (MRE)  
Organisation des Nations Unies pour l'Education, la Science et la Culture (UNESCO)  
Société Française de Biophysique  
Société Française de Photobiologie  
Université de Paris VII (Laboratoire de Biologie Cellulaire)

**Under the auspices of**  
***Avec le patronage de :***

Société Française de Biochimie et de Biologie Moléculaire

We also thank, for their interest and participation, the following firms :  
Bruker  
Jobin Yvon  
Vegatec

# Contents

## Sommaire

- V Foreword  
VII *Avant-propos*

### I. MOLECULAR STRUCTURE OF RETINAL PROTEINS I. STRUCTURE MOLÉCULAIRE DES RÉTINO-PROTÉINES

#### 3 **T.W. Kahn, D.M. Engelman**

The roles of extramembranous bilayer loops and of retinal in the folding and stability of bacteriorhodopsin

*Rôle des boucles extramembranaires et du rétinol dans le repliement et la stabilité de la bactériorhodopsine*

#### 9 **F.A. Samatey, J.L. Popot, C. Etchebest, G. Zaccai**

Rotational orientation of transmembrane  $\alpha$ -helices in bacteriorhodopsin studied by neutron diffraction

*Orientation rotationnelle des  $\alpha$ -hélices transmembranaires de la bactériorhodopsine étudiée par diffraction de neutrons*

#### 13 **P. Tufféry, J.L. Popot, R. Lavery**

Modelling bundles of transmembrane  $\alpha$ -helices : a test study on bacteriorhodopsin

*Modélisation de l'organisation des  $\alpha$ -hélices transmembranaires : application à l'étude de la bactériorhodopsine*

#### 17 **M. Nina, B. Roux, J.C. Smith**

Ground state potential surface calculations for butadiene and retinal

*Calcul des potentiels de surface à l'état fondamental du butadiène et du rétinol*



- 21 S.L. Helgerson, E. Dratz, R.D. Renthal**  
 Evidence for beta-turns in the surface loops and  $\alpha$ -I/ $\alpha$ -II helices in the transmembrane regions of bacteriorhodopsin  
*Mise en évidence de structures bêta dans les boucles de surface et d'hélices  $\alpha$ I- $\alpha$ II dans les régions transmembranaires de la bactériorhodopsine*
- 25 J.Y. Cassim, J.E. Draheim, N.J. Gibson**  
 The *in situ* molecular dynamics of the transmembrane protein bacteriorhodopsin : static or kinetic ?  
*Dynamiques moléculaires in situ de la bactériorhodopsine : statique ou cinétique ?*
- 29 J. Torres, E. Padrós**  
 Fourier-transform infrared estimation of the secondary structure of bacteriorhodopsin integrated into lipid vesicles  
*Estimation de la structure secondaire de la bactériorhodopsine reconstituée en liposomes par IRTF*
- 33 J. Cladera, E. Padrós**  
 Fourier-transform infrared study of the secondary structure of heat-denatured bacteriorhodopsin. Comparison with the native form  
*Etude par IRTF de la structure secondaire de la bactériorhodopsine dénaturée par la chaleur. Comparaison avec la forme native*
- 37 T. Hamanaka, Y. Kito, M. Seidou, K. Wakabayashi, Y. Amemiya**  
 Structure analysis of the live squid photoreceptor by X-ray diffraction  
*Analyse structurale par diffraction de rayons X du photorécepteur de calmar*
- 41 M. Seigneuret, D. Lévy, J.M. Neumann**  
 One-dimensional and multidimensional NMR of bacteriorhodopsin  
*Etudes de la structure de la bactériorhodopsine par RMN à une et plusieurs dimensions*
- 45 L. Pardo, M. Duñach**  
 A preliminar three-dimensional model of rhodopsin  
*Un modèle préliminaire de la structure tridimensionnelle de la rhodopsine*

II. MOLECULAR ANALYSIS OF PHOTORECEPTORS  
II. ANALYSE MOLÉCULAIRE DES PHOTORÉCEPTEURS

- 51 P.A. Hargrave**  
Structure and function of vertebrate rhodopsin  
*Structure et fonction de la rhodopsine des vertébrés*
- 55 C. Venien-Bryan, A. Davies, J.R. Wilkinson, K. Langmack, J. Baverstock, C. Nobes, H.R. Saibil**  
Structure and function of squid rhodopsin  
*Structure et fonction de la rhodopsine de calmar*
- 59 W.J. DeGrip, L.L.J. DeCaluwé, R.G. Foster, J.J.M. Janssen, H.W. Korf, O. Bousché, K.J. Rothschild**  
Identification and molecular analysis of vertebrate visual and non-visual photoreceptor proteins  
*Identification et analyse moléculaire des photorécepteurs visuels des vertébrés*
- 63 L.L.J. DeCaluwé, D.M.F. VanAalten, J. VanOostrum, W.J. DeGrip**  
Studies towards the molecular mechanism of rhodopsin : protein engineering and molecular modeling  
*Etudes du mécanisme moléculaire de la rhodopsine : modélisation moléculaire et ingénierie des protéines*
- 67 T.P. Sakmar, K.Fahmy, T. Chan, M. Lee**  
Mutagenesis studies of rhodopsin phototransduction  
*Etude par mutagenèse de la phototransduction par la rhodopsine*
- 71 T. Yoshizawa**  
Cone visual pigments : structure, evolution and function  
*Pigments visuels des cônes : structure, évolution et fonction*
- 75 A. Carne, S. Conway, J.N. Keen, L.Shu-Hua, R.A. McGregor, P.D. Monk, J. S. Lott, J.D.D. Pottinger, N.J.P. Ryba, A. Sinclair, J.B.C. Findlay**  
Dissecting the squid phototransduction membrane  
*Analyse détaillée des composants membranaires impliqués dans la transduction de la vision chez le calmar*
- 79 P. Towner, W. Gärtner**  
The opsin sequence of the mantid *Sphodromantis* sp.  
*Séquence de l'opsine de l'espèce Sphodromantis*

- 83 **P. Röhlich, A. Szél, V.I. Govardovskii, T. van Veen**  
Two cone types expressing different visual pigments in rodents  
*Deux types de cônes contenant des pigments différents chez les rongeurs*

III. MUTAGENESIS STUDIES OF BACTERIORHODOPSIN  
III. ÉTUDES PAR MUTAGÈNESE DE LA BACTÉRIORHODOPSINE

- 89 **M. Dyall-Smith, M. Holmes, M. Kamekura, F. Doolittle**  
Halobacterial vector development and the opportunities for gene expression and analysis  
*Vecteur de développement chez les bactéries halophiles : opportunités pour l'expression et l'analyse génétique*
- 93 **M. Chang, X. Fan, R. Needleman**  
Expression in *H. halobium* of bacteriorhodopsin mutants obtained by site-directed mutagenesis  
*Expression dans Halobacterium halobium de mutants de la bactériorhodopsine obtenus par mutagenèse dirigée*
- 97 **V. Hildebrandt, U. Bauer, N.A. Dencher, G. Büldt, P. Wrede**  
Bacteriorhodopsin precursor is partially processed at the N-terminal end in heterologous *in vitro* and *in vivo* expression systems  
*Le précurseur de la bactériorhodopsine est partiellement «processé» à l'extrémité N-terminale dans des systèmes d'expression in vivo et in vitro*
- 101 **Y. Mukohata, K. Ihara, Y. Miyashita, T. Amemiya, T. Taguchi, M. Tateno, Y. Sugiyama**  
Comparative studies on bacteriorhodopsin-type pumps : basic physicochemical data for proton pumps  
*Etudes comparatives de pompes de type bactériorhodopsine : données physicochimiques de base pour l'étude des pompes à protons*
- 105 **J. Otomo, H. Tomioka, Y. Urabe, H. Sasabe**  
Properties and the primary structures of new bacterial rhodopsins  
*Propriétés et structures primaires de nouvelles rhodopsines bactériennes*

IV. PHOTOCYCLE  
IV. CYCLE PHOTOCHIMIQUE

- 111 **S.P. Balashov, R. Govindjee, M. Kono, E. Lukashov, T.G. Ebrey, Y. Feng, R. K. Crouch, D.R. Menick**  
Arg82Ala mutant of bacteriorhodopsin expressed in *H. halobium* : drastic decrease in the rate of proton release and effect on dark adaptation  
*Mutant Arg82-Ala de la bactériorhodopsine exprimée dans H.halobium : diminution importante de la vitesse de relargage du proton et effet sur l'adaptation à la lumière*
- 115 **R. Govindjee, E. Lukashev, M. Kono, S.P. Balashov, T.G. Ebrey, J. Soppa, J. Tittor, D. Oesterhelt**  
Tyr57Asn mutant of bacteriorhodopsin : M formation and spectral transformations at high pH  
*Mutant Tyr57-Asn de la bactériorhodopsine : formation de l'intermédiaire M et transformations spectrales à haut pH*
- 119 **S.P. Balashov, E.S. Imasheva, N.V. Karneyeva, F.F. Litvin, T.G. Ebrey**  
Conformers and multiple primary photoproducts of bacteriorhodopsin and N intermediate at low temperature  
*Conformères et photoproduits primaires dans le cycle de la bactériorhodopsine. Etude des intermédiaires N à basse température*
- 123 **H. Okazaki, C.W. Chang, T. Akaike, O. Oshida, T. Yasukawa**  
Biological significance of the *trans-cis* isomerization of retinal in proton transfer processes of bacteriorhodopsin  
*Signification biologique de l'isomérisation trans-cis du rétinol dans les processus de transfert du proton dans la bactériorhodopsine*
- 127 **J. Le Coutre, K. Gerwert**  
The azide-effect in D96→N/G mutated bacteriorhodopsins monitored by timeresolved FTIR-difference-spectroscopy  
*Etude par spectroscopie IRTF résolue dans le temps des effets de l'azide sur la bactériorhodopsine mutée D96→N/G*
- 131 **A. Maeda**  
Fourier transform infrared studies on light energy transfer process of bacteriorhodopsin  
*Etudes par spectroscopie IRTF des processus de transfert de l'énergie lumineuse par la bactériorhodopsine*

- 135 P. Ormos, K. Chu, J. Mourant**  
 Infrared spectroscopy of the reactions of the M form of bacteriorhodopsin : conclusions about the mechanism of proton pumping  
*Etude par spectroscopie infra-rouge des réactions de l'état M de la bactériorhodopsine : conclusions sur le mécanisme de pompage de protons*
- 139 W. Eisfeld, M. Stockburger**  
 Optical transient studies on the photochemical cycle of bacteriorhodopsin (0.5  $\mu$ s - 500 ms, pH 4-10)  
*Etudes par spectroscopie optique transitoire du cycle photochimique de la bactériorhodopsine (0,5  $\mu$ s-500 ms ; pH 4-10)*
- 143 C. Pusch, R. Diller, W. Eisfeld, R. Lohrmann, M. Stockburger**  
 The light-induced proton-pump of bacteriorhodopsin studied by resonance Raman and optical transient spectroscopy  
*Etudes par spectroscopie optique transitoire et par résonance Raman du pompage de protons par la bactériorhodopsine*
- 147 R. Lohrmann, M. Stockburger**  
 Evidences for structural changes at the chromophoric site of bacteriorhodopsin during the K-to-L transition  
*Mise en évidence de changements structuraux au site du chromophore de la bactériorhodopsine lors de la transition K-L*
- 151 M. Rohr, P. Schulenberg, W. Gärtner, S.E. Braslavsky**  
 Detection of conformational changes during the photocycle of bacteriorhodopsin by laser-induced optoacoustic spectroscopy (LIOAS)  
*Détection de changements conformationnels lors du photocycle de la bactériorhodopsine : analyse par spectroscopie opto-acoustique induite au laser (LIOAS)*
- 155 B. Hessling, G. Souvignier, K. Gerwert**  
 A new approach to analyse kinetic data of bacteriorhodopsin, factor analysis and decomposition  
*Une nouvelle approche de l'analyse des études cinétiques de la bactériorhodopsine : analyse des facteurs et décomposition*
- 159 L.A. Drachev, A.D. Kaulen, A.Y. Komrakov**  
 Relationship of M-intermediates in bacteriorhodopsin photocycle  
*Relation entre les intermédiaires M dans le cycle photochimique de la bactériorhodopsine*

- 163 **A.D. Kaulen, L.A. Drachev, S.V. Dracheva**  
M-type intermediate formation during 13-*cis* bacteriorhodopsin photocycle and light-dark adaptation  
*Formation d'un intermédiaire de type M lors du cycle photochimique et de l'adaptation à la lumière*
- 167 **L.V. Khitrina, L.A. Drachev, S.V. Eremin, A.D. Kaulen, A.A. Khodonov**  
M-intermediate in the 13-*cis*-cycle of bacteriorhodopsin analogs  
*Formation d'un intermédiaire de type M dans le cycle 13 cis d'analogues de la bactériorhodopsine*
- 171 **I.V. Chizhov, M. Engelhard, A.V. Sharkov, B. Hess**  
Two quantum absorption of ultrashort laser pulses by the bacteriorhodopsin chromophore  
*Absorptions de deux quanta par le chromophore de la bactériorhodopsine lors d'impulsions laser ultracourtes*
- 175 **Z. Tokaji, Z. Dancsházy**  
Light density controls the mechanism of the photocycle of bacteriorhodopsin  
*La densité de la lumière contrôle les mécanismes du cycle photochimique de la bactériorhodopsine*
- 179 **N.M. Kozhevnikov**  
Dynamic holograms in bacteriorhodopsin : theory and application for phase-modulated optical beams detecting  
*Hologrammes dynamiques : théorie et application de la bactériorhodopsine pour un détecteur à faisceaux optiques modulés en phase*
- 183 **S. Scherling, H. Sigrist**  
Engineering of a light-sensitive molecular device  
*Ingénierie d'un système moléculaire sensible à la lumière*

- V. BACTERIORHODOPSIN, HALORHODOPSIN :  
ION TRANSLOCATION, CHARGE MOVEMENT
- V. BACTÉRIORHODOPSINE, HALORHODOPSINE :  
TRANSLOCATION D'IONS ET MOUVEMENTS DE  
CHARGES
- 189 M. Ikonen, A. Sharonov, N. Tkachenko, H. Lemmetyinen**  
The photovoltage of bacteriorhodopsin in X- and Z-type mono-  
layers and Z-type multilayer Langmuir-Blodgett film  
*Le potentiel induit par la lumière de la bactériorhodopsine incor-  
porée dans des couches monomoléculaires de type X ou Z, et dans  
des films multicouches Langmuir-Blodgett de type Z*
- 193 C. Gergely, G. Váró**  
Charge motions in the D85N and D212N mutants of bacteriorho-  
dopsin  
*Mouvements de charges dans les mutants D85N et D212N de la  
bactériorhodopsine*
- 197 A. Dér, R. Tóth-Boconádi, S. Száraz**  
Electric signals and the photocycle of bacteriorhodopsin  
*Signaux électriques et cycle photochimique de la bactériorhodop-  
sine*
- 201 S. Moltke, M.P. Heyn, M.P. Krebs, R. Mollaaghababa,  
H.G. Khorana**  
Low pH photovoltage kinetics of bacteriorhodopsin with replace-  
ments of Asp-96, -85, -212 and Arg-82  
*Potentiels induits par la lumière à bas pH : études sur la bactério-  
rhodopsine mutée sur Asp96, Asp85, Asp212 et Arg82*
- 205 P. Scherrer, U. Alexiev, H. Otto, M.P. Heyn, T. Marti,  
H.G. Khorana**  
Proton movement and surface charge in bacteriorhodopsin detec-  
ted by selectively attached pH-indicators  
*Mouvements de protons et charges de surface dans la bactériorho-  
dopsine étudiée par des indicateurs de pH sélectifs*
- 213 N.A. Dencher, J. Heberle, G. Büldt, H.D. Höltje, M. Höltje**  
Active and passive proton transfer steps through bacteriorhodop-  
sin are controlled by a light-triggered hydrophobic gate  
*Les étapes dans les transferts actifs et passifs de protons au tra-  
vers de la bactériorhodopsine sont contrôlés par une barrière hy-  
drophobe déclenchée par la lumière*

- 217 G. Thiedemann, J. Heberle, N.A. Dencher**  
 Bacteriorhodopsin pump activity at reduced humidity  
*Activité de pompe de la bactériorhodopsine dans une humidité réduite*
- 221 J. Heberle, N.A. Dencher**  
 The surface of the purple membrane : a transient pool for protons ?  
*La surface de la membrane pourpre : un réservoir transitoire de protons*
- 225 F. Sepulcre, E. Padrós**  
 Fluorescence studies on the surface potential of deionized forms of purple and bleached membranes  
*Etudes par fluorescence du potentiel de surface des formes désionisées de la membrane pourpre et de la membrane blanchie*
- 229 V.P. Skulachev**  
 Rhodopsins : from ion pumps to specialized photoreceptors  
*Les rhodopsines : des pompes ioniques aux récepteurs photosensibles spécialisés*
- 233 T.J. Walter, M.S. Braiman**  
 FT-IR difference spectroscopy of halorhodopsin in the presence of different anions  
*Etude par IRTF de l'halorhodopsine en présence de différents anions*
- 237 H. Tomioka, N. Kamo, K. Fujikawa, H. Sasabe**  
 Absorbance change of a C-50 carotenoid, bacterioruberin related to Cl<sup>-</sup> translocation in a Cl<sup>-</sup> pump, halorhodopsin  
*Relations entre le changement d'absorbance d'un caroténoïde C50 (bactériorubérine) et le transport de chlore dans une pompe à chlore (halorhodopsine)*

VI. STRUCTURE AND FUNCTION OF RETINAL  
 VI. STRUCTURE ET FONCTION DU RÉTINAL

- 243 A.H. Chen, F. Derguini, P. Franklin, S. Hu, K. Nakanishi, B.R. Silvo, J. Wang**  
 The triggering process of visual transduction  
*Les processus de déclenchement de la transduction de la vision*



- 247 A.S. Ulrich, I. Wallat, M.P. Heyn, A. Watts**  
 Evidence for a curved retinal in BR from solid-state  $^2\text{H}$ -NMR  
*Mise en évidence par RMN du solide d'un rétinale incurvé dans la bactériorhodopsine*
- 251 R.S.H. Liu, L.U. Colmenares**  
 $^{19}\text{F}$ -NMR in studies of fluorinated visual pigment analogs. A method for detecting neighbouring groups or empty space in a binding site  
*RMN du fluor 19 d'analogues de pigments visuels fluorés : une méthode pour détecter des groupes voisins ou un espace vide dans un site de liaison*
- 255 T. Hara, R. Hara, I. Hara-Nishimura, M. Nishimura, A. Terakita, K. Ozaki**  
 The rhodopsin-retinochrome system in the squid visual cell  
*Le système rhodopsine-rétinochrome dans les cellules visuelles de calmar*
- 259 I. Hara-Nishimura, M. Kondo, M. Nishimura, R. Hara, T. Hara**  
 Structural comparison of retinal photopigments in cephalopods  
*Comparaison de la structure des pigments rétiniens photosensibles des céphalopodes*
- 263 N. Sekiya, A. Kishigami, F. Tokunaga, T. Takahashi, K. Yoshihara**  
 A structural study of retinochrome using fluorinated retinal analogues  
*Une étude structurale du rétinochrome à l'aide d'analogues fluorés du rétinale*
- 267 I.M. Pepe, C. Cugnoli, J.N. Keen, J.B.C. Findlay**  
 Retinal photoisomerase from honeybee compound eye : physiological role  
*Rôle physiologique de la photo-isomérase du rétinale de l'oeil d'abeille*
- 271 C. Cugnoli, R. Fioravanti, O. Golisano, I.M. Pepe**  
 Retinal photoisomerase from honeybee compound eye : enzymic mechanism  
*Mécanismes enzymatiques de la photo-isomérase du rétinale de l'oeil d'abeille*

**275 I.B. Fedorovich, K.M. Grant, A.M.J. Brennan, M.A. Ostrovsky, C.A. Converse**  
Photodamage to interphotoreceptor retinoid-binding protein  
*Dommage induit par la lumière sur l'IRBP (interphotoreceptor retinoid-binding protein)*

**277 J. Schwemer, F. Spengler**  
Opsin synthesis in blowfly photoreceptors is controlled by an 11-*cis* retinoid  
*La synthèse de l'opsine dans les récepteurs à la lumière de la mouche dorée est contrôlée par un 11 cis-rétinoïde*

VII. RHODOPSINS : STRUCTURE-FUNCTION  
VII. RHODOPSINE : STRUCTURE-FONCTION

**283 R.R. Birge, R.B. Barlow Jr, J.R. Tallent**  
On the molecular origins of thermal noise in vertebrate and invertebrate photoreceptors  
*Origines moléculaires du bruit thermique dans les photorécepteurs de vertébrés et d'invertébrés*

**287 M. Tsuda, M. Nakagawa, T. Iwasa, S. Kikkawa**  
Light induced conformational changes of octopus rhodopsin  
*Changements conformationnels induits par la lumière dans la rhodopsine de pieuvre*

**291 Y. Shichida**  
Changes in chromophore-opsin interaction in the photobleaching processes of visual pigments  
*Changements dans l'interaction opsine-chromophore lors du blanchiment par la lumière des pigments visuels*

**295 D. Garcia-Quintana, P. Garriga, M. Duñach, J. Manyosa**  
The role of the Cys110 -Cys187 disulfide bond in rhodopsin investigated spectrophotometrically  
*Le rôle du pont disulfure Cys110-Cys187 dans la rhodopsine. Etude spectrophotométrique*

**299 T. Iwasa, N.G. Abdulaev, M. Nakagawa, S. Kikkawa, M. Tsuda**  
Cysteine residues in rhodopsins  
*Les résidus cystéines dans les rhodopsines*

- 303 N. Virmaux, L. Menguy, N. Boukra, G. Nullans, A. van Dorsselaer, P.F. Urban**  
Phospholipids associated with rhodopsin purified by concanavalin-A sepharose  
*Purification par chromatographie sur sépharose-concanavaleine A des phospholipides liés à la rhodopsine*

VIII. BACTERIAL SENSORY RHODOPSINS : PHOTOTAXIS  
VIII. RHODOPSINES SENSORIELLES DES BACTÉRIES :  
PHOTOTAXISME

- 309 J.L. Spudich**  
Phototransduction by sensory rhodopsin I  
*Phototransduction par la rhodopsine sensorielle (SRI)*
- 313 W. Marwan, M. Montrone, D. Oesterhelt**  
Signal transduction in *Halobacterium halobium* mediated by the switch factor fumarate  
*La transduction du signal lumineux dans Halobacterium halobium est régulée par le fumarate*
- 317 B. Scharf, M. Engelhard, F. Siebert**  
A carboxyl group is protonated during the photocycle of the photophobic receptor psR-II from *Natronobacterium pharaonis*  
*Protonation d'un groupe carboxylique au cours du photocycle du récepteur psR-II de Natronobacterium pharaonis*
- 321 Y. Imamoto, Y. Shichida, J. Hirayama, H. Tomioka, N. Kamo, T. Yoshizawa**  
Chromophore configuration and photoreaction cycle of phoborhodopsin from *Natronobacterium pharaonis*  
*Configuration du chromophore et cycle photochimique de la phoborhodopsine de Natronobacterium pharaonis*
- 325 E. Ferrando, D. Oesterhelt**  
A molecular genetic approach for studying the halobacterial photoreceptor sensory rhodopsin I  
*Une approche par génétique moléculaire de l'étude de la rhodopsine sensorielle (SRI) d'Halobacterium halobium*

- 329 J.A.W. Heymann, W.A. Havelka, D. Oesterhelt**  
 Overexpression of halorhodopsin : new perspectives for structure-function studies  
*Surexpression de l'halorhodopsine : nouvelles perspectives pour des études de relation structure-fonction*
- 333 S.I. Bibikov, R.N. Grishanin, A.D. Kaulen, W. Marwan, D. Oesterhelt, V.P. Skulachev**  
 Direct evidence for the involvement of membrane potential changes in the photosensory transduction of halobacteria  
*Mise en évidence directe de changements de potentiels membranaires dans les processus de transduction du signal photosensible chez les halobactéries*

IX. RHODOPSIN-LIKE PIGMENTS IN *CHLAMYDOMONAS*  
 IX. PIGMENTS DE TYPE RHODOPSINE CHEZ  
 CHLAMYDOMONAS

- 339 L. Keszthelyi**  
 Light excited electric signals from *Chlamydomonas*  
*Signaux électriques induits par la lumière chez Chlamydomonas*
- 343 O.A. Sineshchekov, E.G. Govorunova, A. Dér, L. Keszthelyi**  
 Retinal-induced photoelectric responses in *Chlamydomonas reinhardtii* "blind" mutants  
*Réponses photo-électriques induites par le rétinol dans des mutants "aveugles" de Chlamydomonas reinhardtii*
- 347 I. Dumler, S. Korolkov, M. Garnovskaya**  
 Rhodopsin-like pigment and G-proteins in the eyespot of *Chlamydomonas reinhardtii*  
*Pigments de type rhodopsine et protéines G dans l'ocelle de Chlamydomonas reinhardtii*
- 351 A. Mirshahi, A. Nato, D. Lavergne, G. Ducreux, J.P. Faure, M. Mirshahi**  
 Chloroplastic membrane-bound arrestin-like immunoreactive proteins in tobacco and *Chlamydomonas* cells  
*Protéines de la membrane chloroplastique des cellules de tabac et de Chlamydomonas présentant des analogies immunoréactives avec l'arrestine*

- 355 A. Razaghi, F. Borgese, B. Fiévet, R. Motais, A. Nato, J. Oliver, A. Vandewalle, M. Mirshahi, J.P. Faure**  
Proteins related to retinal S-antigen (arrestin) in non photosensitive cells  
*Protéines présentant des analogies avec l'arrestine (rétinal S-antigène) dans des cellules non photosensibles*

X. SIGNAL TRANSDUCTION

X. TRANSDUCTION DU SIGNAL LUMINEUX

- 361 H.E. Hamm, N.O. Artemyev, J.S. Mills, N.P. Skiba, H.M. Rarick, C. Lambert, E.A. Dratz**  
Sites and mechanisms of interaction of rod G protein with rhodopsin and cGMP phosphodiesterase  
*Sites et mécanismes d'interaction de la protéine G rod avec la rhodopsine et la phosphodiesterase cGMP*
- 365 R.R. Rando**  
Posttranslational modifications of retinal G proteins  
*Changements post-translationnels des protéines G de la rétine*
- 369 A. Plangger, R. Paulsen**  
Phosphorylation of rhodopsin in fly photoreceptor membranes is controlled by the light-dependent binding of an arrestin homolog  
*La phosphorylation de la rhodopsine des membranes photoréceptrices de la mouche est contrôlée par une liaison d'un homologue de l'arrestine*
- 375 J. Kibelbek, D.C. Mitchell, B.J. Litman**  
The effect of rhodopsin phosphorylation on the formation and decay of metarhodopsin and rhodopsin-G<sub>t</sub> interactions  
*L'influence de la phosphorylation de la rhodopsine sur la formation et la disparition de la métarhodopsine et sur les interactions rhodopsine-protéine G*
- 379 F. Bruckert, C. Pfister**  
Binding of Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup> and Tb<sup>3+</sup> to bovine retinal arrestin  
*Liaison du calcium, du magnésium et du terbium à l'arrestine de la rétine bovine*

- 383 F. Pages, P. Deterre, C. Pfister**  
The fast GTP hydrolysis by transducin bound to phosphodiesterase  
*L'hydrolyse rapide du GTP par le complexe transducine-phosphodiesterase*
- 387 P. Catty, C. Pfister, F. Bruckert, P. Deterre**  
The retinal phosphodiesterase-transducin complex : membrane binding, subunits interactions and activity  
*Le complexe phosphodiesterase-transducine dans la rétine : liaison à la membrane, interaction des sous-unités et activité*
- 391 K.W. Koch**  
Recovery of the photoresponse in vertebrate photoreceptors : role of  $Ca^{2+}$ -dependent regulation of guanylate cyclase  
*Récupération de la réponse à la lumière dans les photorécepteurs des vertébrés : rôle de la régulation dépendante du calcium de la guanylate cyclase*
- 395 O. Goureau, M. Lepoivre, F. Mascarelli, Y. Courtois**  
Nitric oxide synthase activity in bovine retina  
*Activité de la syntase d'oxyde nitrique dans la rétine bovine*
- 399 J.A. Clausen, L. Kelly, M. Brown, E. O'Gara, A. Delaney, A.D. Blest**  
A 23 kDa  $Ca^{2+}$ -binding putative cysteine protease in arthropod rhabdomeres  
*Une protéine de poids moléculaire 23000 liant le calcium chez Arthropod rhabdomeres*
- 403 R. Hardie, B. Minke**  
Light-activated channels in *Drosophila* are coded by the *trp* gene  
*Les canaux ioniques activés par la lumière sont codés par le gène *trp* chez la drosophile*
- 407 R.H. Lee, B. Lieberman, H. Yamane, D. Bok, B.D.K. Fung**  
Purification and identification of the  $\beta\Gamma$ -transducin complex of cone photoreceptor cells  
*Purification et identification du complexe transducine  $\beta\Gamma$  des cellules photoréceptrices des cônes*

- 411 Y. Kito, K. Narita, M. Seidou, M. Michinomae, K. Yoshihara, J.C. Partridge, P.J. Herring**  
A blue sensitive visual pigment based on 4-hydroxyretinal is found widely in mesopelagic cephalopods  
*Un pigment visuel rendu sensible au bleu par le 4-hydroxyrétinal existe chez les céphalopodes mésopélagiques*
- 415 G. Wolbring, W. Haase, N.J. Cook**  
Immunolocalization of protein kinase A in bovine retina  
*Localisation par immunologie de la protéine kinase A de la rétine bovine*
- 419 Author index**  
*Index des auteurs*
- 421 List and address of participants**  
*Liste et adresse des participants*