



**CENTRO INTERNACIONAL DE ALTOS ESTUDIOS
AGRONOMICOS MEDITERRANEOS**

INSTITUTO AGRONOMICO MEDITERRANEO DE ZARAGOZA

**REponses RADICULAIRES FACE A LA DEFICIENCE EN FER
CHEZ DIFFERENTS GENOTYPES DE TOMATE ET DE BETTERAVE**

Mohamed ZOUARI

**TESIS PRESENTADA Y PUBLICAMENTE
DEFENDIDA EN EL I.A.M.Z. PARA
LA OBTENCION DEL DIPLOMA DE
ALTOS ESTUDIOS DEL C.I.H.E.A.M.**

MASTER OF SCIENCE

Zaragosse, Décembre 1996



000 5162 000 001

P-4-298

0775202

CB-775202 00000 L

TC-1996-3

**REPONSES RADICULAIRES FACE A LA DEFICIENCE EN FER
CHEZ DIFFERENTS GENOTYPES DE TOMATE ET DE BETTERAVE**

Mohamed ZOUARI

Saragosse, Décembre 1996

12-9627



CENTRE INTERNATIONAL DE HAUTES ETUDES AGRONOMIQUES MEDITERRANEENNES
INSTITUT AGRONOMIQUE MEDITERRANEEN DE ZARAGOZA

REPONSES RADICULAIRES FACE A LA DEFICIENCE EN FER
CHEZ DIFFERENTS GENOTYPES DE TOMATE ET DE BETTERAVE

Mohamed ZOUARI

Travail réalisé au Département de Nutrition Végétale, Estación Experimental de Aula Dei, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Zaragoza, sous la direction conjointe des **Drs. Javier ABADIA** et **Anunciación ABADIA**,

et soutenu publiquement le 10 Décembre 1996 devant le jury suivant:

- **Moncef HARRABI**, Département des Sciences de la Production Végétale, Institut National Agronomique de Tunisie, Tunis,
- **Juan José LUCENA**, Département de Chimie Agricole, Géologie et Géochimie, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid,
- **Esteban ALCANTARA**, Département d'Agronomie, Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos, Universidad de Córdoba,
- **Joaquín GOMEZ APARISI**, Unité de Fruticulture, Servicio de Investigación Agraria, Diputación General de Aragón, Zaragoza,
- **Dunixi GABIÑA**, Directeur Adjoint, Institut Agronomique Méditerranéen de Saragosse.

*A mes parents en témoignage de
mon profond amour*

A ma sœur et mon frère

Remerciements

Mes sincères remerciements vont tout d'abord aux Drs. Javier ABADIA et Anunciación ABADIA qui ont bien voulu diriger ce travail au quel ils ont ajouté leur sens pédagogique et leurs qualités morale et professionnelle. Puissent t'-ils trouver ici l'expression de ma reconnaissance.

Mes vifs remerciements vont aussi:

Aux Drs. Robert LEWELLEN, Frits BIENFAIT et Günter SCHOLZ qui nous ont envoyé les semences des géotypes utilisés dans ce travail.

A Aurora POC, Ramzi BELKHODJA, Elena GONZALEZ, Ana Flor LOPEZ, Roberto GRASA, Fermín MORALES, Jamel CHATTI, Namachevayam NEDUNCHEZHIAN et Daniel TOBIAS, camarades du laboratoire pour leurs appui, collaboration et amitié.

A tous les membres du département de Nutrition Végétale, particulièrement Iñaki, Yolanda, Kepa, María, Elena, Marian, José Javier, Luis, Carmen, María Angeles, Marivi et Gloria, pour leur bonne compagnie et sincère amitié.

A Rosita CRISTOBAL, pour sa collaboration lors du traitement des photos présentes dans ce travail.

A Santos SUSIN, pour les suggestions et les idées qu'il m'a apporté.

A Marisol LUIS, qui m'a aidé à apprendre la technique du greffage.

Je voudrais exprimer, de la même manière, ma reconnaissance à l'Institut Agronomique Méditerranéen de Saragosse de m'avoir accordé une bourse pour la réalisation de cette thèse. Ainsi, qu'à la Station Expérimentale d'Aula Dei du Conseil Supérieur de la Recherche Scientifique pour la mise à ma disposition de tous les moyens nécessaires pour la bonne démarche de ce travail d'initiation à la recherche.

Que tous ceux qui m'ont aidé, de près ou de loin, trouvent ici l'expression de ma profonde gratitude.

Résumé

Différents génotypes de tomate et de betterave ont été cultivés en milieu hydroponique et les caractéristiques de leurs réponses face à la carence en Fe ont été étudiées. Cette étude a inclus des critères morphologiques au niveau du système racinaire et aussi un critère physiologique crucial, qui est la capacité de réduction du Fe par les racines. Chez la tomate et en condition de carence en Fe, les types sauvages Bonner Beste et TFER se sont montrés efficaces développant ainsi des racines secondaires avec des zones d'élargissement au niveau de la partie subapicale et augmentant leur capacité de réduction de Fe-EDTA, de 3 à 4 fois par rapport au contrôle, lorsqu'ils reçoivent de faibles quantités de Fe dans le milieu. Cette augmentation n'a pas eu lieu avec 0 μM Fe dans le milieu de culture, indiquant que le Fe joue un rôle dans l'activation de l'enzyme de réduction. Le mutant Chloronerva s'est comporté d'une manière similaire en présence de grandes ou de petites quantités de Fe. Chez ce mutant, le mécanisme de réduction est toujours actif sauf en absence totale de Fe, et par conséquent il est hyperaccumulateur en Fe. Le mutant Tfer s'est montré inefficace puisqu'il n'a pas pu survivre même avec 20 μM Fe. Ce mutant nécessite des quantités beaucoup plus supérieures de Fe pour qu'il puisse croître normalement. Chez la betterave, tous les génotypes (NB1, NB4 et NB1*NB4) se sont montrés efficaces développant ainsi, en absence totale de Fe, une quantité très grande de racines secondaires et réduisant des quantités de Fe entre 15 et 27 fois de plus par rapport aux contrôles. Cependant, le génotype NB4 a montré, au niveau des feuilles, des symptômes de chlorose plus sévères par comparaison aux autres génotypes. La capacité de réduction du Fe, de tomate et de betterave, a été mesurée, aussi, avec une nouvelle technique utilisant les bouts de racines isolés comme matériel végétal. Cette technique a permis de démontrer le haut pouvoir réducteur que possèdent les bouts des plantes chlorotiques et s'est démontré aussi très utile pour l'étude des caractéristiques de réduction chez les espèces étudiées. Cette technique peut constituer un moyen de mesure de la réduction plus avantageux que la technique standard, bien qu'une étude plus complète s'est avérée nécessaire.

Resumen

Diferentes genotipos de tomate y de remolacha han sido cultivados en medio hidropónico y las características de sus respuestas a la deficiencia de hierro han sido estudiadas. Este estudio ha incluido tanto criterios morfológicos a nivel radicular como un criterio fisiológico, la capacidad de reducción de hierro por las raíces. En condiciones de carencia en hierro, los genotipos silvestres de tomate Bonner Beste y TFER se mostraron eficientes, desarrollando raíces secundarias con zonas de ensanchamiento en la parte subapical. Estos genotipos aumentan su capacidad de reducción de Fe-EDTA frente al control de 3 a 4 veces siempre que haya pequeñas cantidades de hierro en el medio. Sin embargo, este aumento no se produce cuando hay $0 \mu\text{M}$ Fe en el medio de cultivo, indicando que el hierro juega un papel importante en la activación de la enzima de reducción. El mutante Chloronerva se ha comportado de una manera similar en presencia de grandes o pequeñas cantidades de Fe, ya que el mecanismo de reducción se encuentra siempre activado, salvo en ausencia total de hierro. Como consecuencia, dicho mutante es hiperacumulador de Fe. El mutante Tfer se ha mostrado ineficiente, dado que no puede sobrevivir en presencia de $20 \mu\text{M}$ Fe, sino que necesita grandes cantidades de hierro para que pueda crecer de una manera normal. Todos los genotipos de remolacha (NB1, NB4 y NB1*NB4) se mostraron eficientes. En ausencia total de hierro, estos genotipos desarrollan una cantidad muy grande de raíces secundarias y reducen entre 15 y 27 veces más Fe que los controles. Sin embargo, el genotipo NB4 ha mostrado síntomas de clorosis foliar más severos que los otros genotipos. La capacidad de reducción de hierro se midió también con una nueva técnica consistente en utilizar puntas de raíces. Esta técnica ha permitido demostrar el alto poder reductor que poseen las puntas de raíces de las plantas cloróticas y se ha demostrado muy útil para el estudio de las características de reducción de las especies estudiadas. Esta técnica puede presentar más ventajas que la técnica estándar para medir la capacidad reductora, si bien un estudio más completo parece necesario.

Abstract

The responses of different genotypes of tomato and sugar beet grown hydroponically to Fe deficiency have been investigated. The criteria studied included morphological changes at the root level and the root capacity to reduce Fe. The wild types of tomato Bonner Beste and TFER were found to be efficient in Fe uptake. Under Fe deficiency, these genotypes developed in the subapical zone of the secondary roots a thickened cortex with roots hairs. Compared to the controls, they increased 3-4-fold their capacity to reduce Fe when some Fe is present in the medium. However, this increase did not occur when Fe is absent in the medium, indicating that Fe could play an important role in the activation of the Fe reduction enzyme. The Chloronerva mutant behaved similarly in the presence of large or small quantities of Fe. The mechanism of Fe reduction was always active in this mutant except in total absence of Fe. As a consequence, this mutant is a Fe hyperaccumulator. The Tfer mutant did not survive even with 20 μ M Fe and was therefore inefficient in Fe uptake. This mutant required large quantities of Fe in the medium for normal development. All sugar beet genotypes (NB1, NB4 and NB1*NB4) were found efficient in Fe uptake, developing in total absence of Fe many secondary roots and increasing their Fe reducing capacity 15 to 27-fold when compared to the controls. However, the NB4 genotype showed more severe symptoms of Fe deficiency in its leaves than the other genotypes. The capacity to reduce Fe in both tomato and sugar beet has been also measured with a new technique using root tips as plant material. This technique has allowed to probe the high Fe reducing capacities of the root tips of chlorotic plants. This technique is expected to be very useful for investigating the reduction features of both species, offering substantial advantages over the standard technique for measuring the Fe reducing capacity, that uses whole plants. However, further research is needed to explore this technique.

Sommaire

	Page
I. Introduction	1
I.a. La nutrition minérale des plantes supérieures	1
I. a.1. Les éléments minéraux nutritifs et leur classification	1
I. a.2. L'absorption des substances minérales	3
I.b. La carence en fer ou chlorose ferrique	4
I. b. 1. Les symptômes de la chlorose	5
I. b.1.1 Les symptômes visuels	5
I. b.1.2 Les symptômes analytiques	6
I. b. 2. Les aspects physiologiques de la chlorose	7
I.c. Les stratégies des plantes pour l'acquisition du fer	8
I.c. 1. La stratégie I	8
I.c. 2. La stratégie II	9
I.d. Les réponses radiculaires face à la déficience en fer	12
I.d.1. Les changements morphologiques induits par la carence en fer	13
I.d.1.1. Structure des racines secondaires et des poils radiculaires	13
I.d.1.2. Formation des cellules de transfert	14
I.d.2. Les changements physiologiques induits par la carence en fer	16
I.d.2.1. Augmentation de la capacité d'extrusion des protons	16
I.d.2.2. Augmentation de la capacité de réduction des chélates de fer	20
I.d.2.3. Augmentation de la capacité de libération des acides organiques	26
I.d.2.4. Augmentation de la capacité de libération des phénols	27
I.d.2.5. Augmentation de la capacité d'accumulation et sécrétion des flavines.....	29
I.e. Génétique de la résistance à la chlorose ferrique et travaux d'amélioration	31
I.f. Mutants et génotypes connus par un comportement spécial face à la déficience en fer	36

II. Objectifs	41
III. Matériel et méthodes	43
III.a. Description du matériel végétal	43
III.a.1. La tomate	43
III.a.2. La betterave	44
III.b. Méthode de culture: culture en milieu hydroponique	44
III.c. Plan expérimental	49
III.d. Analyse des changements morphologiques	49
III.e. Analyse des changements sur la capacité de réduction du fer	50
III.e.1. Réduction par les racines des plantes entières	50
III.e.2. Réduction avec la technique des bouts de racines	52
III.e.3. Essais de dépendance de pH	54
III.e.4. Evolution de la capacité réductase en fonction du temps	54
III.e.5. Détermination de la linéarité de l'activité réductase en fonction du temps de la réaction	54
III.e.6. Mesure de la réduction en lumière et en obscurité	55
III.f. La technique de greffage	55
IV. Résultats	57
IV.a. La tomate	57
IV.a.1. Caractérisation des changements morphologiques induits par la carence en fer	57
IV.a.2. Changements de la capacité de réduction de fer	67
IV.a.2.1. Localisation de la réduction du fer dans la zone racinaire	67
IV.a.2.2. Description de la capacité de réduction chez les plantes entières contrôles	70
IV.a.2.3. Description de la capacité de réduction chez les plantes entières chlorotiques	73
IV.a.2.4. Capacité de réduction au niveau des bouts de racines	81
IV.a.3. Essais de greffage	87

IV.b. La betterave	91
IV.b.1. Caractérisation des changements morphologiques induits par la carence en fer.....	91
IV.b.2. Changements de la capacité de réduction de fer	97
IV.b.2.1. Localisation de la réduction du fer dans la zone racinaire	97
IV.b.2.2. Evolution de la capacité de réduction chez les plantes entières contrôles et chlorotiques	97
IV.b.2.3. Capacité de réduction au niveau des bouts de racines	104
V. Discussion	111
V.a. Caractérisation des changements du système racinaire de la tomate soumise à une carence en fer	111
V.b. Tomate: variation génotypique dans les réponses de la carence en fer	115
V.c. Caractérisation des changements du système racinaire de la betterave soumise à une carence en fer	117
V.d. Betterave: variation génotypique dans les réponses de la carence en fer	120
V.e. Comparaison entre la tomate et la betterave quant aux réponses de la carence en fer	121
V.f. La technique des bouts de racines pour la mesure de la capacité de réduction induite par la carence en fer	122
VI. Conclusions	125
VII. Références bibliographiques.....	127

Indice des figures

		<u>Page</u>
Fig. 1:	Modèle des réponses racinaires face à la déficience en Fe chez les dicotylédones et les monocotylédones non graminéennes: Stratégie I: R = réductase induite; Tr = transporteur de Fe(II) ; St = H ⁺ stimulateur de la pompe d'ATPase; X = production/libération de chélateurs/réductants (d'après Marschner et Römheld, 1994)	11
Fig. 2:	Modèle des réponses racinaires face à la déficience en Fe chez les graminéennes: Stratégie II: E = synthèse et sécrétion des phytosidérophores; Tr = translocateur de Fe(III) sidérophores dans la membrane plasmatique; structure de l'acide muginéique phytosidérophore et son chélate de Fe(III) correspondant (d'après Marschner et Römheld, 1994)	11
Fig. 3:	Coupe schématique d'une section de racine	13
Fig. 4:	Effet de la carence en Fe sur le développement de la chlorose dans la partie végétative du génotype Bonner Beste. (A): contrôle; (B): chlorotique	59
Fig. 5:	Effet de la carence en Fe sur le développement de la chlorose dans la partie végétative du génotype Chloronerva. (A): contrôle; (B): chlorotique.....	59
Fig. 6:	(A): Parties terminales des plantes de Chloronerva; à droite contrôle, à gauche chlorotique. (B): Morphologie typique d'une feuille de Chloronerva.....	60
Fig. 7:	Effet de la carence en Fe sur le développement de la chlorose dans la partie végétative du génotype TFER. (A): contrôle; (B): chlorotique	60
Fig. 8:	Effet de la carence en Fe sur le développement de la chlorose dans la partie végétative du génotype Tfer. (A): + 80 µM Fe; (B): + 20 µM Fe.....	61
Fig. 9:	Structure de la racine du génotype Bonner Beste. (A): contrôle; (B): chlorotique	63

Fig. 10:	Structure de la racine du génotype Chloronerva. (A): contrôle; (B): chlorotique	63
Fig. 11:	(A): Structure de la racine du génotype TFER en milieu chlorotique. (B): Structure de la racine du génotype Tfer en milieu contrôle	64
Fig. 12:	Effet de la carence en Fe sur les changements dans la structure des bouts de racines du génotype Bonner Beste. (A): contrôle; (B): chlorotique	64
Fig. 13:	Structure des bouts de racines du génotype Chloronerva. (A): contrôle; (B): chlorotique	66
Fig. 14:	(A): Bout de racine d'une plante chlorotique du génotype TFER. (B): Bout de racine d'une plante contrôle du génotype Tfer	66
Fig. 15:	Bouts de racines après une expérience de réduction avec le génotype Bonner Beste. (A): chlorotique; (B): contrôle	68
Fig. 16:	Bouts de racines après une expérience de réduction avec le génotype Chloronerva. (A): chlorotique; (B): contrôle	68
Fig. 17:	Bouts de racines après une expérience de réduction avec le génotype TFER. (A): chlorotique; (B): contrôle	69
Fig. 18:	Evolution avec le temps de la capacité de réduction des génotypes Bonner Beste et Chloronerva contrôles (+Fe) ($n \geq 2$; moyenne \pm SE).....	71
Fig. 19:	Evolution avec le temps de la capacité de réduction des génotypes TFER et Tfer contrôles (+Fe) ($n \geq 2$; moyenne \pm SE).....	71
Fig. 20:	Linéarité de l'absorbance par poids frais de la racine en fonction du temps de réaction chez le Bonner Beste (A), le TFER (B) et le Chloronerva (C) en traitement contrôle (+Fe) à pH 6,0	72
Fig. 21:	Activité réductase chez le contrôle (20 μ M Fe) et le chlorotique (0 μ M Fe) du génotype Bonner Beste ($n \geq 2$; moyenne \pm SE)	74

Fig. 22:	Capacité réductase chez le contrôle (40 μM Fe) et le chlorotique (0 μM Fe) du génotype TFER ($n \geq 2$; moyenne \pm SE).....	74
Fig. 23:	Effet de l'ajout d'une petite quantité de Fe (2 μM) dans le milieu de culture sur l'augmentation de la réductase avec le génotype Bonner Beste ($n \geq 2$; moyenne \pm SE).....	75
Fig. 24:	Effet de l'ajout de 2 μM de Fe dans le milieu nutritif sur l'évolution de la réductase en fonction du temps chez le génotype Bonner Beste ($n \geq 2$; moyenne \pm SE).....	76
Fig. 25:	Effet de l'addition séquentielle de petites quantités de Fe (0,5 μM) sur l'évolution de la capacité réductrice en fonction du temps de culture avec le génotype TFER ($n \geq 2$; moyenne \pm SE).....	78
Fig. 26:	Effet de l'addition séquentielle de petites quantités de Fe (0,5 μM) sur l'évolution de la capacité réductrice en fonction du temps de culture avec le génotype Bonner Beste ($n \geq 2$; moyenne \pm SE).....	78
Fig. 27:	Linéarité de l'absorbance par poids frais de la racine en fonction du temps avec des plantes chlorotiques de Bonner Beste à pH 6,0.....	79
Fig. 28:	Différence dans la linéarité de l'absorbance par poids frais de la racine en lumière et en obscurité avec des plantes contrôles et chlorotiques de Bonner Beste à pH 6,0.....	80
Fig. 29:	Effet de l'addition de 2 μM de Fe sur l'activation de la réductase au niveau des bouts de racines du génotype Bonner Beste ($n \geq 2$; moyenne \pm SE).....	82
Fig. 30:	Effet de l'addition séquentielle de petites quantités de Fe (0,5 μM) sur l'évolution de la capacité réductrice en fonction du temps de culture au niveau des bouts de racines du génotype Bonner Beste ($n \geq 3$; moyenne \pm SE).....	82
Fig. 31:	Différence dans la capacité de réduction entre les bouts de racines coupées sur les racines secondaires (Type 2) et celles coupées sur les racines nouvellement formées (Type 1) chez le génotype Bonner Beste ($n = 8$; moyenne \pm SE).....	83

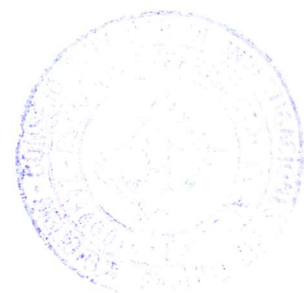


Fig. 32:	Dépendance de pH avec les bouts de racines chez le génotype Bonner Beste (n ≥ 4; moyenne ± SE)	84
Fig. 33:	Dépendance de pH avec les bouts de racines chez le génotype TFER (n ≥ 6; moyenne ± SE).....	85
Fig. 34:	Dépendance de pH avec les bouts de racines des plantes chlorotiques chez le génotype Chloronerva (n = 5; moyenne ± SE).....	85
Fig. 35:	Comparaison entre les valeurs de réduction en milieu déficient en Fe obtenues avec les racines entières (R) et la technique des bouts de racines (BR) avec tous les génotypes de tomate (n ≥ 3; moyenne ± SE).....	86
Fig. 36:	(A): Partie foliaire de Tfer/Chloronerva à 10 jours du greffage. (B): Racine de Chloronerva greffée avec le Tfer à 10 jours du greffage	89
Fig. 37:	(A): A gauche, une plante greffée de Chloronerva/Bonner Beste à 15 j du greffage, à droite, une plante de Chloronerva non greffée. (B): Disparition du jaunis- sement internervaire des feuilles de Chloronerva greffées sur Bonner Beste.....	89
Fig. 38:	(A): Bouts de racines de Chloronerva/Bonner Beste chlorotique après une expérience de réduction. (B): Bouts de racines de Chloronerva/Bonner Beste contrôle après une expérience de réduction	90
Fig. 39:	Feuilles du génotype NB1. (A): contrôle; (B): chlorotique.....	93
Fig. 40:	Feuilles du génotype NB4. (A): contrôle; (B): chlorotique	93
Fig. 41:	Feuilles du génotype NB1*NB4. (A): contrôle; (B): chlorotique.....	94
Fig. 42:	(A): Partie du système racinaire du génotype NB1 en milieu chlorotique. (B): Système racinaire du génotype NB4 en milieu chlorotique	94
Fig. 43:	Système racinaire du génotype NB1*NB4. (A): contrôle; (B): chlorotique	95
Fig. 44:	(A): Bouts de racines d'une plante chlorotique du génotype NB1. (B): Bouts de racines d'une plante chlorotique du génotype NB4	95

Fig. 45:	Différence de grandeur et d'accumulation de flavines (jaunissement) entre les bouts de racines du génotype NB1 (à gauche) et du génotype NB4 (à droite)	96
Fig. 46:	Bouts de racines d'une plante chlorotique du génotype NB1*NB4.	96
Fig. 47:	Bouts de racines après une expérience de réduction avec le génotype NB1*NB4. (A): chlorotique; (B): contrôle	98
Fig. 48:	Linéarité de l'absorbance par poids frais de la racine en fonction du temps de réaction chez l'hybride Monohil (A), le génotype NB1 (B) et le génotype NB4 (C) avec des plantes chlorotiques à pH 6,0	100
Fig. 49:	Effet du premier pH de la réaction sur la dépendance du pH: essai mené avec l'hybride Monohil (n ≥ 2; moyenne ± SE).....	102
Fig. 50:	Linéarité de l'absorbance par poids frais de la racine en fonction du temps chez l'hybride Monohil (A), le génotype NB1 (B) et le génotype NB4 (C) avec des plantes chlorotiques à pH 6,0 et à pH 7,0.....	103
Fig. 51:	(A): Dépendance de pH avec des bouts de racines isolés de NB1*NB4 contrôles et chlorotiques (n ≥ 10; moyenne ± SE pour les (-Fe) et n ≥ 3; moyenne ± SE pour les (+Fe). Les mesures sont faites entre les jours 8 et 18 en culture). (B): Rapport de réduction chlorotique face à contrôle.	104
Fig. 52:	Absorbance par poids frais de la racine en fonction du temps de réaction avec des bouts de racines isolés à pH 5,2 et à pH 7,2 (n = 3; moyenne ± SE)	106
Fig. 53:	Capacité de réduction au niveau des bouts de racines des plantes chlorotiques du génotype Monohil en fonction de la concentration en BPDS à deux pH distincts (n ≥ 3; moyenne ± SE)	108

Indice des Tableaux

	<u>Page</u>
Tableau 1: Valeurs de réduction avec Fe-EDTA ou Fe-HEDTA par des racines intactes chez des plantes de Stratégie I (valeurs données en nmol Fe réd (g PF) ⁻¹ min ⁻¹)	25
Tableau 2: Récapitulation des travaux des programmes d'amélioration pour la résistance à la chlorose ferrique chez différentes espèces cultivées	35
Tableau 3: Quantités et concentrations de Fe-EDTA données aux plantules en préculture selon les espèces et les génotypes	47
Tableau 4: Quantités et concentrations de Fe-EDTA données aux plantes contrôles en période de culture selon les espèces et les génotypes	47
Tableau 5: Composition des différentes solutions utilisées dans la culture hydroponique	48
Tableau 6: Quelques paramètres de croissance à 15 jours en traitement (-Fe) et (+Fe) des différents génotypes de tomate (n ≥ 3; moyenne ± SE)	57
Tableau 7: Activité réductase avec les contrôles (20 μM Fe) et les chlorotiques (0 μM Fe) chez tous les génotypes de betterave (n ≥ 4; moyenne ± SE)	99
Tableau 8: Dépendance de pH (à pH 6,0 et à pH ≥ 6,5) avec tous les génotypes de betterave contrôle et chlorotique (n ≥ 4; moyenne ± SE)	101
Tableau 9: Réduction produite par des composés libérés dans le milieu par des bouts de racines isolés des plantes chlorotiques à pH 5,5 et à pH 7,0 (n = 3; moyenne ± SE)	106
Tableau 10: Valeurs brutes réelles et valeurs estimées de réduction en fonction du pH avec des bouts de racines provenant des plantes chlorotiques de l'hybride NB1*NB4	107

Abréviations

A	Absorbance
AOA	Acide aminooxyacétique
AR	Activité réductrice
ATP	Adénosine 5'-triphosphate
BPDS	Acide 4,7-diphényl-1,10-bathophénanthroline disulfonique
CCCP	Protonophore carbonyle cyanide m-cyclophenylhydrazone
chl a	Chlorophylle a
chl b	Chlorophylle b
DCCD	Dicyclohexyl-carbodiimide
DTPA	Acide diéthylenetriamine-pentaacétique
EDTA	Acide éthylènediamine-tétraacétique
FeCN	Ferricyanide
HEDTA	Acide hydroxyéthyléthylènediamine-triacétique
HPLC	Chromatographie liquide de haute performance
K _m	Constante de Michaelis Menten
Mes	Acide 2-(N-morpholine)-éthanesulfonique
min	Minute
NA	Nicotianamine
NADH	Dinucléotide de nicotianamide et adénine réduit
NADPH	2'-phosphodinucléotide de nicotianamide et adénine réduit
PAR	Radiation photosynthétiquement active
PDTS	Acide 3-(2-pyridyl)-5,6-diphényl-1,2,4-triazine-4',4''- disulfonique
Rbfl	Riboflavine
rpm	Rotations par minute
SE	Erreur standard
Tes	Acide N-tris-(Hydroxyméthyle)-méthyl-2-amino- éthanesulfonique
μE	MicroEinstein (micromole de photons)