

L'acquisition du fer par les plantes

J.L. Pierre *
M. Fontecave **

Une chimie subtile et vitale, de mieux en mieux contrôlée

I. - Introduction

Le fer est indispensable aux plantes qui dépérissent en cas de carence (chlorose)

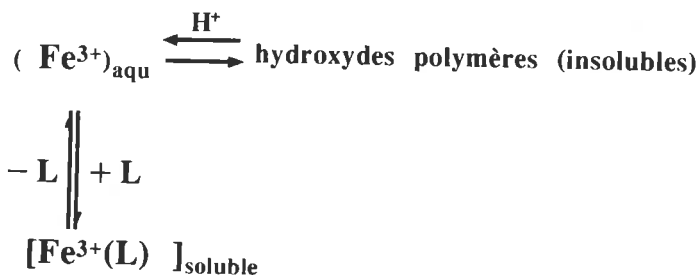
Le fer est indispensable aux plantes pour la biosynthèse chlorophyllienne. Les plantes vertes contiennent donc du fer mais celui-ci n'est pas transporté des anciennes aux nouvelles feuilles, aussi un rapport continu est-il nécessaire [1, 2, 3]. Une récolte type nécessite de 5 à 10 kg de fer à l'hectare. Une carence en fer entraîne la chlorose : les feuilles jaunissent et la plante dépérit. Le problème du fer est connu depuis fort longtemps [3] : ainsi, dès 1843, Gris impliquait l'insuffisance de cet élément dans le jaunissement des plantes vertes [4] ; pour le riz, l'une des cultures fondamentales de l'humanité, la susceptibilité à la carence en fer était déjà discutée en 1914 [5].

Le fer est trop peu soluble, particulièrement dans les sols calcaires, pour subvenir aux besoins de la plante

Le fer est aisément assimilé par la plante à l'état de fer II. Or, en présence d'air, le fer passe à l'état de fer III et forme des polymères d'hydroxyde ferrique très peu solubles [6]. La concentration en ions ferriques n'est que de 10^{-17} au pH physiologique et elle décroît d'un facteur 1 000 par unité de pH supplémentaire. Aussi, la quantité d'ions ferriques présente dans les sols calcaires est-elle insuffisante pour la croissance des plantes. Or ce type de sol représente environ le tiers de la surface terrestre.

Des chélatants organiques (L) peuvent solubiliser le fer

Ces chélatants peuvent être naturels, produits par les plantes elles-mêmes ou par des microorganismes qui colonisent le sol au niveau des racines, ou encore être synthétiques et ajoutés au sol comme fertilisants.



La solubilité du fer est donc accrue par acidification et par chélation, et peut ainsi devenir importante. Le problème de la récupération du fer sous forme de fer chélaté sera discuté plus loin.

Pour subvenir à leur besoin en fer, bactéries et champignons synthétisent des agents chélatants du fer extrêmement performants, les sidérophores

Les microorganismes aérobies (procaryotes et eucaryotes inférieurs) ont résolu le problème de la solubilisation du fer en synthétisant des agents chélatants à haute affinité, les *sidérophores*, pour lesquels les constantes de formation vont de 10^{20} à 10^{52} . Ce sont en général des molécules possédant trois groupes bidentés qui peuvent être des catécholates, des hydroxamates ou des hydroxyacides. Ces sidérophores ont fait l'objet de nombreuses mises au point bibliographiques [7-10]. Compte tenu du rôle des sidérophores bactériens dans la croissance des plantes, nous en présentons ici quelques exemples (figures 1a et b et 2). Les sidérophores sont des molécules de faible masse moléculaire (500 à 1 500) qui forment avec le fer III des complexes octaédriques à haut spin. Les fonctions catécholates et hydroxamates, bases dures, complexent plus fortement le Fe^{3+} que le Fe^{2+} .

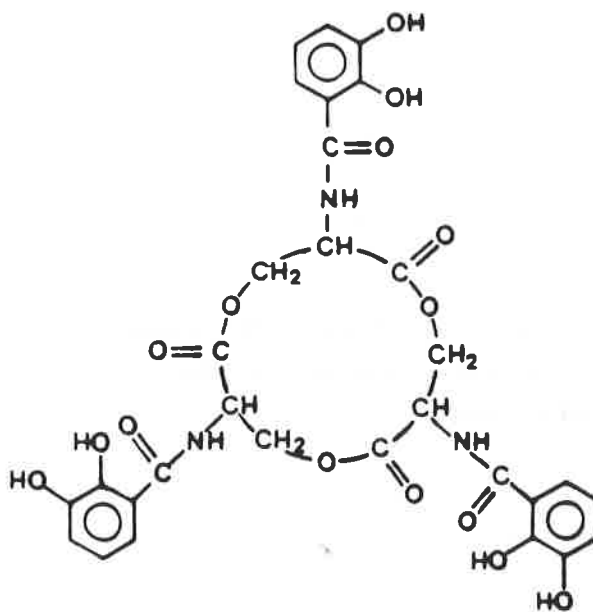
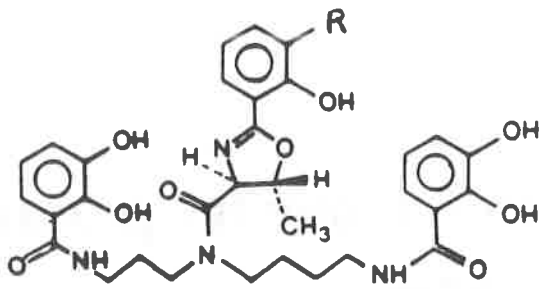


FIGURE 1a. - Un sidérophore catécholique, l'entérobactine.

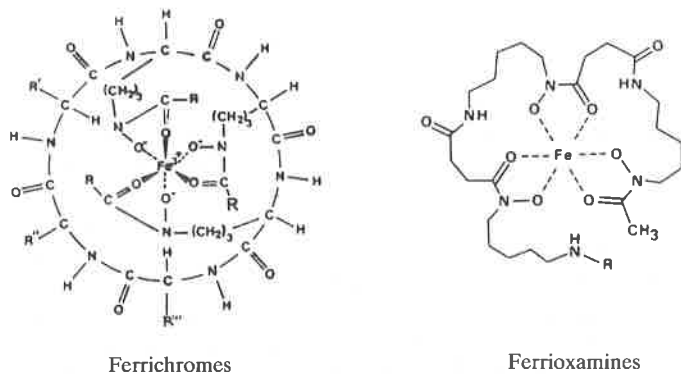
* Laboratoire de chimie biomimétique.

** Laboratoire de chimie bioinorganique, LEDSS, URA CNRS 0332, Université Joseph Fourier, BP 53X, 38041 Grenoble Cedex.



Agrobactine (R = OH) Parabactine (R = H)

FIGURE 1b. - *Sidérophores catécholiques.*



Ferrichromes

Ferrioxamines

FIGURE 2. - *Sidérophores hydroxamiques.*

Certaines plantes croissent normalement dans les sols calcaires ; d'autres au contraire, ne peuvent pas réagir à une carence en fer

Certaines plantes croissent normalement dans les sols calcaires, ce qui implique qu'elles possèdent un moyen de solubiliser le fer III normalement insoluble, présent dans le sol ; d'autres plantes, par contre, sont incapables de réagir au manque de fer en solution. Il s'agit d'un caractère génétique très particulier puisque, parmi différentes variétés d'une même espèce, certaines le possèdent et d'autre non.

Le fer est généralement fourni à la plante par la graine (qui contient suffisamment de fer pour subvenir aux besoins durant la germination) puis par le milieu de croissance au niveau des racines [11]. Bien que le fer soit utilisé dans les parties aériennes de la plante, absorption et transport sont contrôlés dans les racines. Il semble que deux processus fondamentaux soient mis en jeu pour satisfaire le besoin en fer [11-14].

II. - Processus d'acquisition du fer par les plantes (solubilisation et récupération)

Cette acquisition a lieu au niveau de la rhizosphère (interface sol-racine). Dans tous les cas, il existe un *processus non adaptatif* (non spécifique). En outre, les plantes adaptables au manque de fer "soluble" mettent en jeu un *processus adaptatif* dont le mécanisme est induit en réponse à un niveau nutritionnel en fer trop bas et qui cesse dès que ce niveau est suffisant, ce qui évite l'intoxication.

Les procédés non adaptatifs impliquent :

- une diminution du pH de la rhizosphère par libération d'acides organiques, ce qui accroît la solubilité du fer (en outre ces acides peuvent chélater le fer) ;

- un accroissement de l'activité des microorganismes de la rhizosphère qui libèrent des sidérophores pouvant fournir le fer à la plante, ce que nous verrons plus loin.

Les procédés adaptatifs correspondent à deux voies fondamentalement différentes.

Première voie adaptative

Cette voie est comparable au processus non adaptatif et est mise en œuvre par les dicotylédones et les monocotylédones non graminacées. Elle implique :

- l'induction d'une réductase à NADPH, liée à la membrane plasmatique (turboréductase), destinée à réduire les chélates ferriques ;

- la libération de protons aux racines, dirigée par une ATPase induite, ainsi que le relargage de composés réducteurs.

Le pH de la rhizosphère décroît jusqu'à environ 3,7 pendant quelques heures durant lesquelles la solubilité du fer augmente d'un facteur 10^{12} (figure 3). D'autre part, la protonation des chélates ferriques facilite leur réduction. La diminution du pH est accompagnée d'une augmentation de la concentration des composés réducteurs dans la solution nutritive.

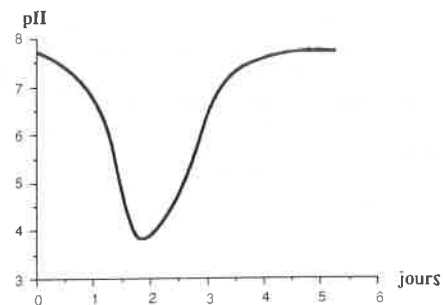


FIGURE 3. - Variation du pH de la rhizosphère (dans des conditions de carence en fer (d'après [16])).

La réponse de la plante à la carence en fer est temporaire, mais peut être provoquée plusieurs fois. Les composés réducteurs sont des dérivés du catéchol tels que l'acide caféique, susceptibles en outre de chélater le fer. L'acide caféique résulte de la présence de p-coumarate oxydase dans les racines : l'activité de cette enzyme est deux fois plus élevée chez les plantes adaptables que chez les plantes non adaptables (figure 4).

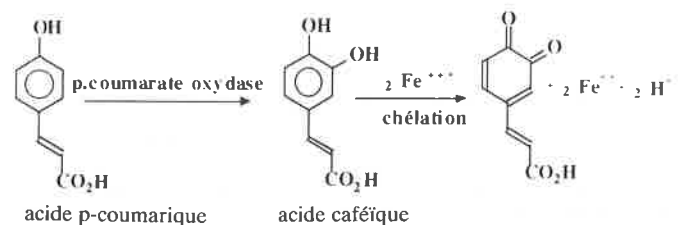


FIGURE 4. - Libération induite d'acide caféique.

Si l'on ajoute de l'acide p-coumarique à la solution nutritive de plantes chlorotiques, celles-ci reverdissent.

La réduction des chélates ferriques extracellulaires est due à une réductase dont la spécificité est faible ; néanmoins, tous les chélates ferriques ne sont pas réduits. Castignetti et Smarelli se sont attachés à démontrer que les réductases mises en jeu étaient des nitrates réductases [15, 17-18]. Néanmoins, Briat (communication personnelle) a montré que des racines de mutants dépourvues de nitrate réductase réduisaient le fer. Une fois réduit au degré d'oxydation II, le fer pénètre les racines, est oxydé en fer III puis chélaté par le citrate et transporté dans la plante. Il faut

noter que cette stratégie adaptative se superpose au système non adaptatif qui fonctionne concomitamment. La figure 5 schématise la stratégie adaptative.

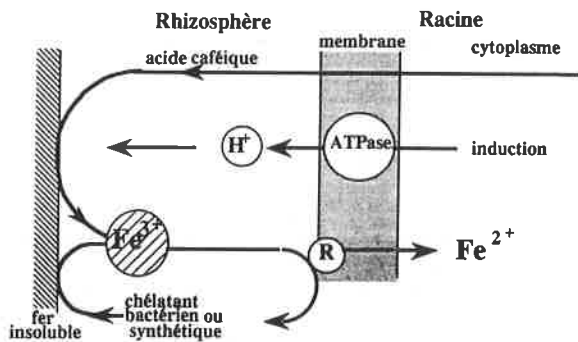


FIGURE 5. - Première voie adaptative (d'après [29]).

Seconde voie adaptative

Cette seconde voie adaptative est mise en œuvre par les graminacées qui produisent, en situation de carence en fer, de manière comparable aux bactéries, un *phytosidérophore* [19]. Un système de transport du phytosidérophore ferrique à travers la membrane est également induit. Cette stratégie se superpose au système non adaptatif ; elle est schématisée sur la figure 6 [13]. On peut supposer que les nitrates réductases sont également impliquées dans la réduction des phytosidérophores ferriques en phytosidérophores ferreux qui libèrent aisément leur fer [15].

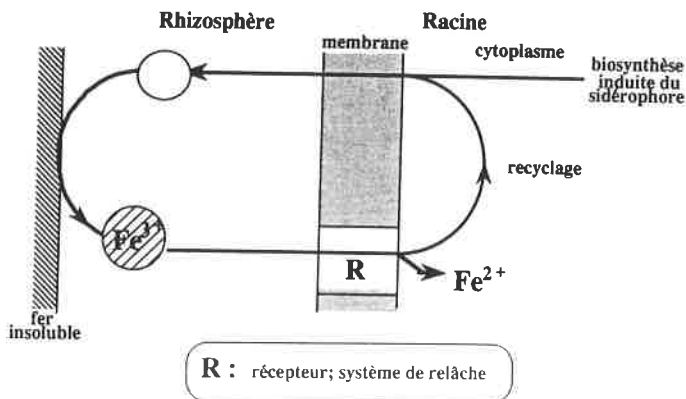


FIGURE 6. - Seconde voie adaptative : les phytosidérophores (d'après [29]).

La figure 7 représente les phytosidérophores connus. Tous ont été isolés au niveau des racines, chez les graminacées en situation de carence en fer. Toutes les synthèses totales ont été réalisées ainsi que diverses études structurales. Les voies biosynthétiques ont été également élucidées. Plusieurs mises au point bibliographiques concernant les phytosidérophores ont été publiées [19-22]. Nous ne présenterons ici que quelques grandes lignes de la chimie de coordination.

L'acide muginéique a été le plus étudié [22] ; sa structure aux rayons X, établie en 1978, montre que tous les atomes de carbone asymétriques possèdent la configuration S. Les structures des complexes avec Cu^{2+} et Co^{3+} ont également été décrites. La figure 8 met en évidence la géométrie octaédrique déformée du complexe cobaltique (d'après [22]).

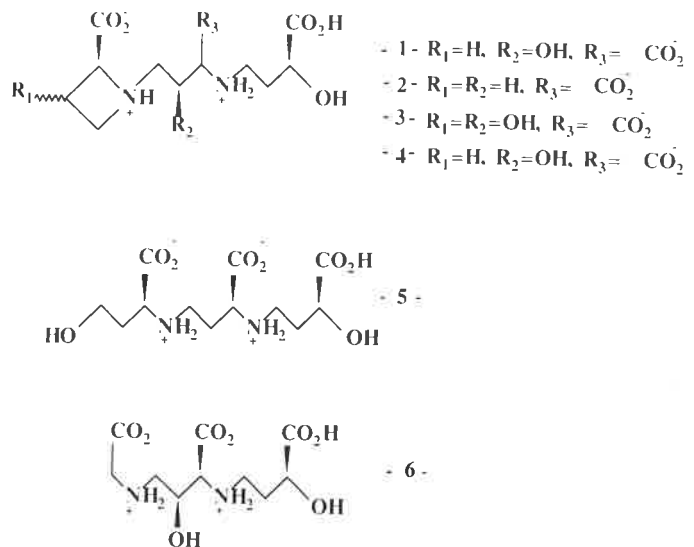


FIGURE 7. - Les phytosidérophores.

1. Acide muginéique (orge, riz, avoine). 2. Acide 2'-désoxymuginéique (blé). 3. Acide 3-hydroxymuginéique (seigle). 4. Acide isomuginéique (orge). 5. Acide avénique (avoine). 6. Acide distichonique (orge).

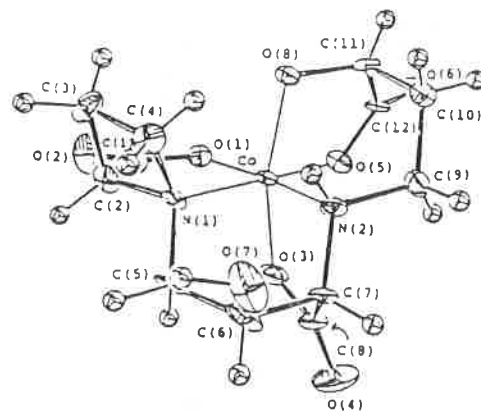


FIGURE 8. - Structure du complexe cobaltique de l'acide muginéique (d'après [22]).

L'acide muginéique est capable de solubiliser Fe^{3+} entre pH 4 et pH 9 ($\log K = 18,1$), mais cette solubilisation est inhibée par les ions cuivriques ($\log K = 18,3$) ; Fe^{2+} est beaucoup moins fortement complexé ($\log K = 8,1$). Au cours de la complexation, six protons sont arrachés, le groupement hydroxyle ne perdant H^+ qu'en présence de Fe^{3+} . Les pK à 20 °C sont de 2,39, 2,76, 3,40, 7,78, 9,55. Les spectres Mössbauer et RPE sont caractéristiques d'un complexe à haut spin. Des études de RMN à haut champ ont été réalisées pour les complexes cobaltiques et zinciques. Le complexe ferrique à pH : 7 est jaune d'or ($\lambda_{\text{max}} = 350 \text{ nm}$, $\epsilon = 1520$; $\lambda_{\text{max}} = 250 \text{ nm}$, $\epsilon = 8350$; $\lambda = 204 \text{ nm}$, $\epsilon = 35000$) (dichroïsme circulaire : 380 nm, $\Delta\epsilon = -2,39$; 270 nm, $\Delta\epsilon = +2,22$; 235 nm, $\Delta\epsilon = +9,11$). Le potentiel de réduction du complexe ferrique est beaucoup plus élevé que dans le cas des sidérophores bactériens et il est aisément réductible par NAD(P)H [-324 mV/NHE] (tableau I).

Le fer d'un phytosidérophore ferrique est capté par la plante beaucoup plus facilement que celui d'un chélateur synthétique ou bactérien. Le complexe pénètre les biomembranes des racines, ce qui ne semble pas être le cas des complexes du Desferal (desferrioxamine B), de l'EDTA ou du citrate par exemple. Un système de récupération du fer des ferriphytosidérophores doit exister chez les graminacées ; au contraire, les concombres, par exemple, captent le fer d'un ferriphytosidérophore à la même vitesse que celui d'un ferrisidérophore bactérien ou synthétique.

TABLEAU I. - Potentiels de réduction des complexes ferriques à pH 7 [22]

	mV/NHE
Acide muginéique	- 102
Entérobactine	- 750
Desferal (desferrioxamine)	- 468
EDTA	+ 120

Les phytosidérophores présentent de nombreux avantages pour le métabolisme des plantes : il s'agit non seulement de l'acquisition du fer nécessaire, mais du contrôle des réactions nocives que le fer peut catalyser. Le fer apporté artificiellement par l'EDTA, par exemple, est rapidement photoréduit et le fer II formé catalyse la formation de radicaux hydroxyles toxiques pour la plante [21]. Walker et Welch ont suggéré que le complexe ferrique de l'acide muginéique ne catalyse pas la réaction d'Haber-Weiss [21].

III. - Le fer, les microbes et les plantes

... ou la bataille du fer "à coups de sidérophores" [23-27]

Certains des microorganismes, qui colonisent les racines, stimulent la croissance de certaines plantes (pommes de terre, betteraves à sucre, radis, etc.), sont assistés par un *Pseudomonas*. Divers sidérophores microbiens ou fongiques ont été détectés dans le sol des prairies ou des forêts, tels la desferrioxamine B, des ferrichromes, de l'acide rhodotorulique, à des concentrations variant de 20 à 200 nM ; ces sidérophores captent le fer du sol [28-29].

Certaines plantes assimilent le fer des ferrisidérophores des microorganismes qui colonisent le sol des racines

Ainsi, diverses expériences réalisées avec du ⁵⁵Fe ont montré que le tournesol, le sorgho et la tomate assimilaient le fer de la ferrioxamine B [30-31] ; l'avoine et la tomate assimilent celui du ferrichrome [32-33] ; le haricot vert et le petit pois, celui de l'agrobactine [34] et la tomate celui de l'acide rhodotorulique [35]. Des tomates peuvent résister à la carence en fer si certaines bactéries sont présentes dans la rhizosphère [36]. Diverses plantes assimilent le fer des pseudobactines (cf. par exemple [37]). Les nitrates réductases des plantes supérieures seraient impliquées dans l'acquisition du fer à partir des ferrisidérophores bactériens [15].

Attention ! tous les sidérophores ne sont pas aptes à fournir le fer aux plantes...

Ainsi, la synthèse chlorophyllienne est ralentie dans le maïs et les petits pois si l'on ajoute de la pseudobactine à la solution nutritive [38] : non "reconnue", celle-ci prive la plante de fer. Par contre, certains chélates synthétiques, tels l'acide éthylène-diamine di-ortho hydroxyphényl-acétique (EDDHA), peuvent s'avérer supérieurs aux sidérophores naturels pour fournir du fer au sorgho, par exemple [39], mais ce phénomène n'est pas général.

Certains microorganismes sont pathogènes pour la plante, par sécrétion de toxines ; la plante peut être protégée contre cette toxicité par d'autres microorganismes

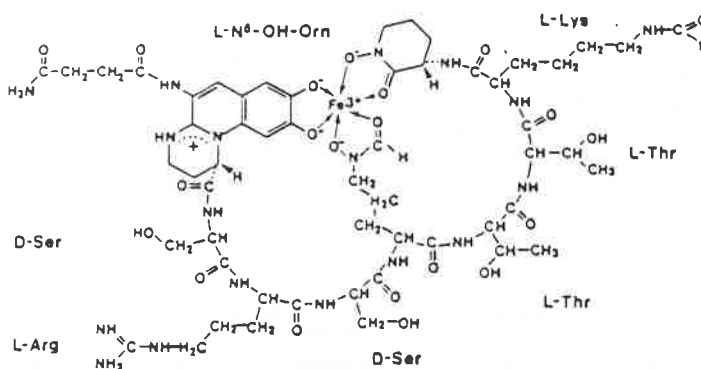
Les sidérophores des *Pseudomonas* bénéfiques sont plus performants que ceux des microorganismes pathogènes, privant ces derniers de fer et inhibant leur croissance [24-25, 41, 43, 45]. Par

contre, il existe des *Pseudomonas* délétères dont les sidérophores privent la plante de fer.

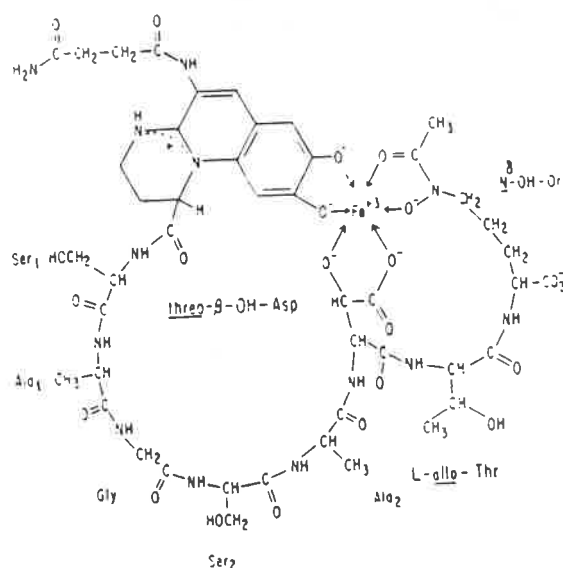
La compétition pour le fer entre microorganismes pathogènes et microorganismes bénéfiques se règle "à coups de sidérophores" : ceux-ci exercent un véritable contrôle biologique de la plante [24-25, 27, 40-45].

Certains microorganismes ont une membrane cellulaire qui "reconnait" le ferrisidérophore d'une autre bactérie dont ils détournent ainsi le fer, sans qu'il y ait compétition au niveau de la capture du fer par les sidérophores respectifs [45].

Les *Pseudomonas* pathogènes ou protecteurs mettent en jeu des pyoverdines (également appelées pseudobactines) de structures voisines [24, 27, 46] (figure 9). Abdallah (qui avait été le premier à en décrire les purifications et à en étudier les propriétés physico-chimiques [47]) a élucidé la structure de nombreuses pyoverdines [48-49]. Le rôle de la pyoverdine_{ps} a été récemment mis en évidence de façon directe [50] ; c'est un sidérophore fluorescent (pigment jaune-vert) produit par un *Pseudomonas* dans des conditions de carence en fer. La pyoverdine complexe Fe³⁺ avec une constante d'association de 10²⁵ à pH : 7 et de 10³² à pH : 10. Les pyoverdines sont stables, l'alternance d'acides L et D entraînant le fait qu'elles ne soient pas hydrolysées par la chymotripsine ou la pepsine.



Pyoverdine de bactérie bénéfique



Pyoverdine de bactérie pathogène

FIGURE 9. - Pyoverdines ferriques.

Il faut remarquer que lorsque l'on qualifie un sidérophore de pathogène pour la plante, cela signifie que ce sidérophore permet la croissance de la bactérie pathogène en lui fournissant du fer, mais nous n'avons pas explicité en quoi consistait le caractère pathogène proprement dit. Dans certains cas, cette toxicité peut encore être liée au fer : il a été montré que certaines toxines bactériennes ou fongiques telles les stemphylotoxines étaient aptes à complexer le fer (sans pour autant fonctionner comme sidérophore) [51-52]. *Stemphylium botrysum* est un champignon pathogène de la tomate qui produit les toxines de la figure 10 ; leur biosynthèse est régulée par le fer et la stoechiométrie du complexe ferrique est de 3 : 1 (3 ligands pour 1 fer) avec des constantes d'association apparentes de $1,7 \cdot 10^{24}$ et $1,6 \cdot 10^{24}$ à pH 7. Ces stemphylotoxines sont supposées complexer le fer en cas de statut normal en fer, alors que les sidérophores ne sont produits et n'interviennent qu'en situation de carence (d'ailleurs, en cas de carence en fer, *stemphylium botrysum* produit des sidérophores classiques [53]).

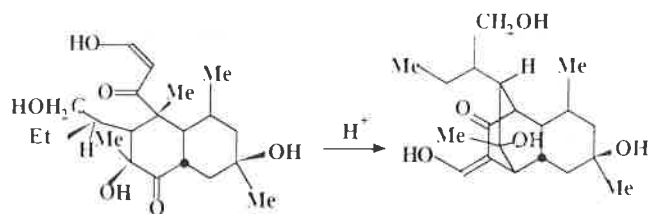


FIGURE 10. - *Stemphylotoxines*.

IV. - Conclusion

Les sidérophores correspondent à une réponse évolutionniste à l'apparition de l'oxygène. Alors qu'en son absence le fer II est soluble aux pH physiologiques, en milieu aérobie le fer devient fer III et forme des polymères insolubles ; à mesure que l'atmosphère devenait oxydante, le fer précipitait et la production des sidérophores s'avérait nécessaire pour solubiliser cet élément nutritif essentiel. Il devenait également nécessaire de réguler l'évolution du fer qui facilite la conversion de l'oxygène en radicaux hydroxyles très toxiques. Les bactéries ont précédé les plantes au cours de l'évolution ; ce sont donc ces dernières qui ont dû s'adapter aux conditions créées dans le sol par les microorganismes. Toutes les plantes ne sont pas adaptées, ce qui pose des problèmes majeurs à l'agriculture.

L'amélioration du rendement des cultures est un problème vital. L'importance de la nutrition des plantes en vue de la production d'aliments tant pour l'homme que pour l'animal, de fibres, de combustibles renouvelables, de principes actifs de médicaments ou simplement du point de vue ornemental, est évidente. Le manque de fer "utilisable" est l'une des causes essentielles de la non fertilité des sols. L'adjonction de chélatants constitue la *solution chimique* ; cette solution est onéreuse et non sans danger : les chélates permettant aussi le développement d'organismes pathogènes ; en outre, cette solution est temporaire. *La sélection et le développement de plantes possédant un potentiel génétique mieux adapté* constitue une voie plus subtile, visant à rendre la plante adaptable au manque de fer, caractère génétique possédé naturellement par un certain nombre de plantes. *Le contrôle génétique de la rhizosphère* peut constituer l'apport le plus fondamental pour la protection et pour la croissance des plantes. La microbiologie de la rhizosphère est complexe mais, grâce à la connaissance chimique des sidérophores, on peut aujourd'hui envisager de "manipuler" la microflore des racines. En utilisant des espèces capables de "vaincre" les microorganismes nocifs qui envahissent les racines, d'importantes augmentations de rendements peuvent être espérées pour les cultures. Les manipulations génétiques doivent permettre d'obtenir des bactéries aptes à remplir ce rôle au mieux, la génétique moléculaire des sidérophores étant assez bien élucidée [25]. Contrôler l'écosystème correspondant à la rhizosphère peut constituer l'apport le plus important à la protection et à la croissance des plantes. L'intérêt

écologique de cette voie est évident : une plante n'est réellement influencée que par son environnement immédiat et il n'est pas utile de saturer tout le sol d'eau ou d'ajouter des fertilisants sur toute la surface : ceux-ci ne sont vraiment nécessaires qu'en petites quantités aux racines (cf. [16]).

Enfin, il faut remarquer que le fer peut aussi être un facteur de toxicité important, non dans le sol, en milieu aérobie où il fait défaut, mais dans les terrains inondés, les étangs et autres milieux aquatiques où les racines sont soumises à des taux de fer II très élevés, mais certaines plantes ont le moyen de lutter contre cette toxicité... en oxydant le fer II en fer III [16] !...

Remerciements

Nous remercions M.A. Abdallah (Laboratoire de chimie des substances naturelles, chimie microbienne, Université Louis Pasteur, Strasbourg) et J.P. Laulhière (Laboratoire de biologie moléculaire végétale, Université Joseph Fourier, Grenoble) pour leurs critiques et suggestions concernant ce manuscrit.

Références

- [1] J.C. Brown, *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, **1956**, 7, 171-190.
- [2] J.C. Brown, *Adv. Agron.*, **1961**, 13, 329-369.
- [3] A. Wallace, *J. Plant Nutr.*, **1982**, 5, 277-288.
- [4] E. Gris, *C.R. Acad. Sc. Paris*, **1843**, 17, 679.
- [5] P.L. Pile, J.O. Carrero, *J. Agr. Res.*, **1914**, 7, 83-88.
- [6] W.S. Schneider, *Comments Inorg. Chem.*, **1984**, 3, 205-222.
- [7] J.B. Neilands, *Ann. Rev. Biochem.*, **1981**, 50, 715-725.
- [8] R.C. Hider, *Structure and Bonding*, **1984**, 58, 25-87.
- [9] G. Winkelmann, D. Van-der-Helm, J.B. Neilands (eds) : *Iron Transport in microbes, Plants and Animals*, VCH, **1987**.
- [10] B.F. Matzanke, G. Muller, K.N. Raymond, in : *Iron Carriers and Iron Proteins* (T.M. Loehr ed.), VCH, **1989**, 1-121.
- [11] J.C. Brown, in : *Bioorganic Chemistry II* (K.N. Raymond ed.), ACS Ser. 162, **1977**, 93-103.
- [12] H.F. Bienfait, Biochemical basis of iron efficiency reactions in plants, in : [9], 339-349.
- [13] V. Romheld, Existence of two different strategies for the acquisition of iron in higher plants, in : [9], 353-374.
- [14] H.F. Bienfait, Iron-efficiency reactions of monocotyledonous and dicotyledonous plants, in : *Iron, Siderophores and Plant Diseases* (T.R. Swinburne ed.), Nato ASI ser. 117, **1986**, 21-27.
- [15] D. Castignetti, J. Smarrelli, *F E B S Letters*, **1986**, 209, 147-151.
- [16] R.A. Olsen, R.B. Clark, J.H. Bennett, *American Scientist*, **1981**, 69, 378-384.
- [17] J. Smarrelli, D. Castignetti, *Biochem. Biophys. Acta*, **1986**, 882, 337-342.
- [18] D. Castignetti, J. Smarrelli, *Biochem. Biophys. Res. Comm.*, **1984**, 125, 52-58.
- [19] Y. Sugiura, K. Nomoto, *Structure and Bonding*, **1984**, 58, 107-135.
- [20] H. Ripperberger, K. Schreiber, *Heterocycles*, **1982**, 17, 447-461.
- [21] C.D. Walker, R.M. Welsh, *J. Plant Nutr.*, **1986**, 9, 523-534.
- [22] K. Nomoto, Y. Sugiura, S. Tagaki, Mugineic Acids, Studies on Phytosiderophores, in : [9], 401-425.
- [23] J.B. Neilands, S.A. Leong, *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, **1986**, 37, 187-208.
- [24] J. Leong, *Ann. Rev. Plant. Phytopathol.*, **1986**, 24, 187-209.
- [25] B.C. Hemming, *J. Plant Nutr.*, **1986**, 9, 505-521.
- [26] D.E. Crowley, C.P.P. Reid, P.J. Szaniszlo, Microbial siderophores as iron sources for plants, in : [9], 375-386.
- [27] L.A. de Weger, B. Schippers, B. Lugtenberg, Plant growth stimulation by biological interference in iron metabolism in the rhizosphere, in : [9], 387-400.
- [28] P.E. Powell, G.R. Cline, C.P. Reid, P.J. Szaniszlo, *Nature*, **1980**, 287, 833-834.
- [29] V. Romheld, E.M. Marschner, *Plant Physiol.*, **1986**, 80, 175-180.

- [30] G.R. Cline, C.P. Reid, P.E. Powell, P.J. Szaniszló, *Plant Physiol.*, **1984**, *76*, 36-40.
- [31] E. Stutz, *Experientia*, **1964**, *20*, 430-431.
- [32] P.E. Powell, P.J. Szaniszló, G.R. Cline, C.P. Reid, *J. Plant Nutr.*, **1982**, *5*, 653-673.
- [33] J.A. Orlando, J.B. Neilands, in : *Chemistry and Biology of Hydroxamic Acids* (Kehl ed.), Karger, Basel, **1982**, 123-129.
- [34] J.O. Becker, E. Messens, R.W. Hedges, *F.E.M.E.S., Microbiol. Ecol.*, **1985**, *31*, 171-176.
- [35] G.W. Miller, J.C. Pusshnick, J.C. Brown, T.E. Emery, V.D. Jolley, K.Y. Warnick, *J. Plant Nutr.*, **1985**, *8*, 249-264.
- [36] F. Duss, A. Mozafar, J.J. Oertli, W. Jaeggi, *J. Plant Nutr.*, **1986**, *9*, 587-598.
- [37] E. Jurkevitch, Y. Madar, Y. Chen, *J. Plant Nutr.*, **1986**, *9*, 535-545.
- [38] J.O. Becker, R.W. Hedges, E. Messens, *Applied Environ. Microbiol.*, **1985**, *49*, 1090-1093.
- [39] J. Matocha, C.P. Reid, P.J. Szaniszló, *J. Plant Nutr.*, **1986**, *9*, 599-606.
- [40] S.A. Leong, J.B. Neilands, *Arch. Biochem. Biophys.*, **1982**, *218*, 351-359.
- [41] J.W. Kloepper, J. Leong, M. Teintze, M.N. Schroth, *Nature*, **1980**, *286*, 885-886.
- [42] J.W. Kloepper, J. Leong, M. Teintze, M.N. Schroth, *Curr. Microbiol.*, **1980**, *4*, 317-320.
- [43] M.N. Schroth, J.G. Hancock, *Science*, **1982**, *216*, 1376-1381.
- [44] A.J. Anderson, D. Guerra, *Phytopathology*, **1985**, *75*, 992-995.
- [45] J.S. Buyer, J. Leong, *J. Biol. Chem.*, **1986**, *261*, 791-794.
- [46] S. Wendenbaum, P. Demange, A. Dell, J.M. Meyer, M.A. Abdallah, *Tetrahedron Lett.*, **1983**, 4877-4880.
- [47] J.M. Meyer, M.A. Abdallah, *J. Gen. Microbiol.*, **1978**, *107*, 319-328.
- [48] P. Demange, S. Wendenbaum, A. Bateman, A. Dell, M.A. Abdallah, Bacterial siderophores : structure and physicochemical properties of pyoverdins and related compounds, in : [9], 167-187.
- [49] M.A. Abdallah, Pyoverdins and Pseudobactins, in : *Microbial Iron Chelates* (G. Winkelmann ed.), CRC Press Inc., Boca Raton, sous presse.
- [50] Y.S. Cody, D.C. Gross, *Appl. Environ. Microbiol.*, **1987**, *53*, 928-934.
- [51] I. Barash, S. Manulis, Y. Kashman, J. Springer, M.H. Chen, J. Clardy, G.A. Strobel, *Science*, **1983**, 1065-1067.
- [52] G. Manulis, Y. Kashman, D. Netzer, I. Barash, *Phytochemistry*, **1984**, *23*, 2193-2198.
- [53] G. Manulis, Y. Kashman, I. Barash, *Phytochemistry*, **1987**, *26*, 1317-1320.

Stages de formation permanente du Centre Scientifique d'Orsay

- **Pharmacologie et toxicologie moléculaires : M-4 : Toxicologie moléculaire - Relations structure - Activité toxique**

2-6 novembre 1992

Public intéressé

Ingénieurs, chercheurs et techniciens des industries chimiques et pharmaceutiques. Enseignants et chercheurs des laboratoires du secteur public.

Objectif

Donner à des chimistes ou à des biochimistes les éléments essentiels pour une compréhension moléculaire de la toxicologie. Permettre une approche chimique de la toxicologie moléculaire.

Programme

Bases moléculaires de la toxicologie. Toxicocinétique. Toxicodynamie. Système de défense. Organotoxicité. Immunotoxicité. Stratégie d'évaluation de la toxicité. Sources d'information.

Responsable scientifique : André Picot (UPS 831, Gif-sur-Yvette).

- **Le risque chimique en laboratoire et sa prévention**

23-26 novembre 1992

Public intéressé

Même public que le stage M-4 (cf. ci-dessus).

Objectif

Donner à des personnes, travaillant dans des laboratoires, les éléments essentiels pour évaluer les risques liés à la manipulation de substances chimiques et à assurer la prévention.

Programme

Notions de chimie et de biologie cellulaire. Risques physico-chimiques. Risques toxiques. Quelques classes de toxiques (solvants, réactifs...). Prévention collective et individuelle. Sources d'information.

Responsables scientifiques : André Picot (CNRS), Hervé Janiaut (CIS-Bio, Saclay), Geneviève Lamotte (Université Paris Sud).

Renseignements

Université Paris Sud XI, Formation permanente d'Orsay, Les Algorithmes, 91405 Orsay Cedex.
Tél. : (1) 69.35.60.00 - Fax : (1) 69.41.16.64.