

Silicium : l'élément longtemps oublié des plantes terrestres

Jean-Georges Barth
(jeangeorges.barth@gmail.com)

Généralités

Le silicium n'existe pas à l'état natif dans la nature. Il est partout présent, sous forme de silicates, de silice ou d'acide silicique, dans les roches, le sol, mais aussi à doses faibles, voire très faibles, dans l'eau et dans l'atmosphère. Pour l'essentiel (90%) la croûte terrestre et le sol sont constitués de silice et de silicates ; la silice à elle seule en représente 50%. Notons que le silicium est totalement noir et opaque à la lumière ; en revanche la silice, le produit de sa réaction avec l'oxygène, est une sorte de cendre blanche ou incolore transparente à la lumière. La silice est un corps solide très dur et un capteur ou un transmetteur de lumière (Steiner Ga 327 ; Benesch et Wilde, 1983).

Le silicium (*Si* dans ce qui suit *) est présent dans toutes les plantes (0,1 à 10% du poids sec) (Hodson et al., 2005). La teneur en silicium varie selon la nature du sol, la saison, la phénophase de la plante, les espèces ou le génotype d'une même espèce. D'une façon générale, le silicium est l'un des éléments minéraux les plus abondants dans les tissus des plantes : la teneur de 0,1% est identique à celle des éléments les plus importants comme le phosphore, le soufre, le calcium ou le magnésium (Epstein, 1994).

En tenant compte de la valeur du rapport des teneurs molaires de silicium et de calcium (Si / Ca), les plantes ont été classées en accumulatrices, moyennement accumulatrices ou non accumulatrices ; certaines d'entre elles semblent même rejeter partiellement le *Si* comme des Fabaceae ou la tomate (Ma, 2001 ; Liang et al., 2007 ; Nikolic et al., cités par Shi et al., 2014) (**). Il est démontré que les plantes primitives (Hépatiques et Mousses, Lycophytes, Equisétophytes pour les plantes à spores ou les Dicotylédones primitives accumulent davantage de silicium que les plantes plus récentes comme les Polypodiophytes (Fougères), les Gymnospermes et les Angiospermes. Parmi ces dernières, les Monocotylédones comportent des familles de plantes fortement accumulatrices comme les Poales (Graminées), les Cyperaceae (*Carex*) et les Arécales (palmiers). Chez les Dicotylédones, les plantes de certains taxons en accumulent de notables quantités, comme les Urticaceae (cf. *Urtica dioica* = ortie dioïque), les Cucurbitaceae (*Cucumis sativa* = concombre) ou les Boraginaceae (*Borago officinalis* = bourrache) (Hodson et al., 2005 ; Curry et Perry, 2007).

Remarque :

* *Si* désigne le silicium sous forme de silice (SiO_2) ou d'acide silicique ($Si(OH)_4$) ; sauf précision le contexte indique au lecteur de quelle forme il s'agit.

** La littérature mentionne le terme de **silice processuelle** pour des plantes considérées comme dépourvues de silice d'après les résultats obtenus avec les anciennes méthodes de dosage. Cette notion ne semble pas correspondre à la réalité. Il conviendrait de vérifier les anciens résultats d'analyses en mettant en œuvre des méthodes modernes comme la spectrométrie à plasma à couplage inductif (l'ICP-AES), qui est environ 500 fois plus sensible que les méthodes colorimétriques (seuil de détection environ 20 $\mu g / L$) (Misund et al., 1999).

Absorption, transport et distribution du silicium dans la plante

Le sol constitue la source principale des éléments minéraux nécessaires à l'édification des plantes. Les minéraux siliceux sont avant tout constitués d'aluminosilicates (1/3) et de phytolithes siliceux (2/3), lesquels proviennent des plantes mortes (Conley, 2002 ; Cooke et Leishmann, 2010). L'érosion, c'est-à-dire l'interaction permanente entre ces éléments solides et les phases gazeuses et liquides du sol, permet d'alimenter l'eau du sol en acide silicique, la forme absorbable du *Si*. Les êtres vivants de la biosphère du sol (champignons, bactéries et autres êtres vivants) et les racines des plantes interagissent avec les minéraux du sol et jouent également un rôle important dans la solubilisation du *Si*. Dans l'eau du sol en contact avec les racines, l'acide silicique est largement présent à une concentration comprise entre 0,1 et 0,6 mM, à l'instar de celle de la plupart des nutriments minéraux majeurs comme le potassium, le calcium et les sulfates (Epstein, 1994 ; Hodson, 2005 ; Yamaji et al., 2008 ; Currie et Perry, 2009, Mitani et al., 2011).

Origine de la silice

Dans les temps lointains de l'histoire de la terre, celle-ci était une sorte de masse informe de faible consistance, plus dense et chaude dans son centre ; elle était traversée de la périphérie vers l'intérieur, par des rayons venant du soleil. Il s'agissait de lumière de nature lamellaire semi-substantielle, une sorte de « lumière-silice », simultanément processus et substance. Ces lames de lumière-silice se sont organisées en enveloppes gigantesques semblables aux contours d'immenses cristaux à l'intérieur desquelles sont apparues les plantes des origines. Celles-ci ont fixé un peu de silice sous forme colloïdale : la silice s'est séparée de la lumière, mais est restée totalement transparente. À la fin de chaque cycle, après la mort de ces plantes primitives, la silice était libérée dans le milieu et au fur et à mesure de la succession des cycles, s'accumulait, constituant le matériau pour la formation des continents. Ce phénomène des origines trouve son écho dans l'accumulation dans le sol des phytolithes provenant des plantes mortes. Ces phytolithes se dégradent très lentement, ce qui permet de comprendre que leur étude renseigne sur la flore des ères géologiques ou puisse avoir un intérêt archéologique (Hodson et al., 2005 ; Cooke et Leishmann, 2010).

Le *Si* est absorbé par les racines sous forme d'acide silicique. Les mécanismes d'absorption du silicium et de sa répartition ont été étudiés chez le riz (*Poaceae*) (Ma, 2009 ; Ma et al., 2011). Des transporteurs désignés par les acronymes **Lsi1**, **Lsi2** et **Lsi6** ont été identifiés dans les racines latérales. Lsi1 et Lsi6 sont des protéines membranaires du groupe des **aquaporines** : il s'agit de filtres **sélectifs** mais **passifs**, de l'eau et de quelques substances faiblement polaires dissoutes, comme l'acide silicique. Leur fonctionnement est régi par les mécanismes de l'osmose. Lsi1 est localisé dans la partie corticale des racines latérales fonctionnelles : il est responsable de l'absorption de l'acide silicique du sol. En revanche, Lsi2 est un **transporteur actif** dont le fonctionnement nécessite de l'énergie ; il assure l'export du silicium vers le xylème et maintient sa concentration dans les cellules du cortex racinaire à un niveau bas de telle sorte que l'absorption passive par Lsi1 puisse se poursuivre. Après absorption, le *Si* passe dans le xylème où il est présent sous forme d'acide monosilicique ; des composés organiques de la sève empêchent son dépôt.

Lsi6 est localisé dans les parenchymes proches des vaisseaux xylémiques ; il est responsable du transfert de l'acide silicique hors du xylème et assure sa distribution dans les tissus (Yamaji et al., 2008).

On a identifié des variantes de ces transporteurs selon les espèces (riz, maïs et orge) et différents mécanismes d'absorption actifs ou passifs chez d'autres plantes que les *Poaceae* (Yamaji et al., 2008 ; Epstein, 2009 ; Ma, 2009 ; Cooke et Leishman, 2011 ; Mitani et al., 2011 ; Grégoire et al., 2012). On admet que d'autres

mécanismes d'absorption du *Si* existent ainsi que d'autres transporteurs non encore identifiés.

Constitution de la paroi cellulaire

La paroi constitue une charpente plus ou moins rigide en périphérie de la cellule, constituée principalement de cellulose (polymère ramifié de glucose). La paroi primaire de la cellule jeune (active) est souple, extensible, perméable et permet la croissance cellulaire. Les fibres cellulosiques qui la constituent sont désordonnées, sans orientation particulière. En revanche, la paroi plus âgée, dite paroi secondaire, est une structure définitive, rigide, imperméable, dont les fibres cellulosiques sont orientées. Cette paroi est plus ou moins chargée de lignine. La cellule est morte. Le *Si* constitue un élément important de la paroi. Il s'accumule dans la paroi de la cellule jeune encore active, où il se comporte comme un **agent de réticulation** fortement lié aux polysaccharides constitutifs et assure la stabilité et la robustesse structurelle de la paroi (Epstein, 1994 ; Lüttge et al., 2002 ; Currie et Perry, 2009 ; He et al., 2013).

Formation des dépôts de silice

Lorsqu'il est déposé chez les plantes accumulatrices, le silicium l'est sous forme de polymère de silice hydratée amorphe (**phytolithe d'opale**). Il semble exister une corrélation positive entre transpiration, activité métabolique (photosynthèse) et accumulation de silice. Mais chez les sujets âgés de certaines espèces, les dépôts ont lieu dans le chlorenchyme (tissus contenant les chloroplastes) réduisant ainsi les échanges gazeux et corrélativement les performances de la photosynthèse (bambou) (Bauer et al., 2011).

Le processus de silicification comporte deux stades principaux. Tout d'abord, lorsque la cellule est encore active, l'acide silicique s'accumule dans la paroi primaire (cf. plus haut). La synthèse de la paroi secondaire initie le processus de **mort programmée des cellules**, conduisant au second stade de la silicification, à savoir l'accumulation massive d'acide silicique supplémentaire et sa polymérisation en silice. La silice est déposée dans les cellules après dégradation du protoplasme ; elle l'est davantage en **fin de cycle** (Strüh, 1989 ; Gehlig, 1994 ; Hodson et Sangster cités par Cooke et Leishman, 2011 ; Bauer et al., 2011 ; Law et Exley, 2011), dans des cellules abîmées ou dans des cellules âgées. Le dépôt de silice est intimement associé à la cellulose et apparaît comme un processus analogue à la lignification.

Des sites spécifiques sont dédiés au recueil de la silice, alors que les cellules adjacentes ne le sont pas et peuvent activement la rejeter. La silice est principalement déposée **en périphérie**, dans les parois cellulaires, dans les épidermes et les cellules des gaines autour des faisceaux conducteurs de sève, mais aussi dans les espaces extra- et intercellulaires, par exemple sous forme d'une couche extracellulaire entre épiderme et cuticule. Tous les organes sont concernés : racine, tige, feuilles, trichomes, gaines des vaisseaux conducteurs, appareil reproducteur. Lorsque la teneur en *Si* augmente, d'autres dépôts (communément appelés « corps siliceux ») se forment à l'intérieur de cellules particulières dispersées dans les parenchymes de la plante. Les **dépôts** de silice sont **irréversibles** : une fois déposée, la silice n'est plus utilisable (Epstein, 1994 ; Ma et al., 2001 ; Bauer et al., 2011).

Les trichomes sont des lieux privilégiés de dépôt de silice. Le terme « trichome » désigne communément un ensemble de poils ou un revêtement de poils ; par extension cette définition comporte toute excroissance de la surface de

l'épiderme comme les papilles ou les écailles (Brice 2011). Un exemple connu est celui des fibres du coton où la silice joue un rôle dans leur développement. Dans le cas du concombre (*Cucumis sativus*, Cucurbitaceae), les trichomes consistent en une fine poudre blanche à la surface des fruits. Il est démontré que leur présence est la conséquence de **l'absorption de silicium** par des transporteurs ; une mutation les rend incapables de l'absorber et les concombres sont alors dépourvus de trichomes (Epstein, 1994 ; Mitani et al., 2011).

La surface des **spores** et des **élatères** de la prêle des champs (*Equisetum arvense*, Equisetaceae) est recouverte de petites particules contenant des protéines et des polysaccharides. Ces particules sont protégées par un revêtement de silice. Au moment de la germination, les particules enrobées de silice sont détruites et fournissent des substances utiles au développement de la jeune plantule, comme l'arginine et le *Si* que l'on sait nécessaires à sa croissance. En outre, de la silice en quantité importante a été détectée à la pointe du tube de germination de la spore en développement, où elle joue le rôle probable de renforcement et de soutien des tissus lorsque ce tube creuse son chemin dans le sol (Currie et Perry, 2009 ; Law et Exley, 2011).

Alors que la silice minérale n'a pas de forme particulière, les phytolithes de silice ont des configurations d'une **très grande diversité** quant à la morphologie et la taille. Leur formation est fonction de l'espèce et du génotype, et elle est influencée par les conditions du milieu. Cela suppose le rôle de facteurs extrinsèques, notamment celui d'une matrice organique où ces dépôts se forment. Parmi les constituants de cette matrice on a identifié des composés protéiques de structure apparentée à celle du **collagène** et des **polymères sucrés** particuliers (appelés polyolates) dont la configuration spatiale permet des liaisons stables avec le silicium, du type Si-O-C. Parmi ces polymères sucrés, on trouve, entre autres, la cellulose, des pectines, des hémicelluloses (callose) et des xyloglucanes (Epstein, 1994 ; Mann, 2001 ; Currie et Perry, 2007 ; Law et Exley, 2011 ; Belton et al., 2012).

Chez la prêle des champs (*Equisetum arvense*) on a montré que les sites majeurs de dépôt de silice sont ceux où l'on trouve de la callose. *In vitro*, la callose accélère (catalyse) le dépôt de silice, à partir d'une solution diluée (< 2mM) d'acide silicique ; en son absence, aucun dépôt de silice ne se produit. La callose se dépose davantage dans les **organes plus âgés** et l'importance des dépôts de silice est fonction de l'âge des organes (par exemple les cellules de garde et de l'ostiole des stomates) (Law et Exley, 2011). Il en est de même chez le blé (*Triticum aestivum*, Poaceae) où les dépôts de silice se font dans les cellules épidermiques de la face ab-axiale des feuilles de la plante jeune, alors que chez le blé âgé les dépôts ont lieu aussi sur la face ad-axiale. Les parois du sclérenchyme sont des sites secondaires de dépôts autour des vaisseaux conducteurs (Epstein, 1994).

Silicium et croissance de la plante

L'effet lumière de « Si »

Les effets du *Si* sur la croissance peuvent être **directement observables**. À concentration élevée dans le milieu de culture (liquide), le *Si* influence favorablement la croissance du concombre ; ce n'est pas le cas lorsque cette concentration est basse. Ces effets sont semblables à ceux observés par l'exposition des plantes à un ensoleillement intense ; ils se traduisent par l'augmentation de la biomasse racinaire et par l'efficacité accrue de la photosynthèse (Agatia et Besford, cités par Epstein, 1994). Les mêmes effets ont été observés pour le riz. (Ma et al., 2001). Ces observations confirment les travaux de Kolisko (1953), qui montrent que l'ajout de silice finement pulvérisée au milieu de culture, produit sur le développement du blé des effets semblables à ceux résultant de l'exposition à la lumière. Kolisko parle de « **l'effet lumière** » de la silice.

L'efficacité de la photosynthèse est caractérisée par l'augmentation de la biomasse racinaire, par des feuilles plus épaisses et mieux positionnées pour capter la lumière solaire, par leur couleur verte plus sombre, par le retard de leur sénescence, par l'augmentation très nette de la quantité de chlorophylle et de RUBISCO (+50% ; ribulose bis phosphate carboxylase oxygénase). La RUBISCO est l'une des enzymes les plus importantes du monde vivant qui catalyse la première étape du cycle de Calvin de la photosynthèse (fixation du CO₂ sur un substrat carboné préexistant, le ribulose bis-phosphate). Kolisko (1953) rajoute à ces critères le raccourcissement des entre-nœuds, la dimension plus réduite de la première feuille.

Port de la plante et disposition foliaire

La corrélation entre richesse en silice et **robustesse mécanique** de la plante est constamment observée ; elle résulte de l'incorporation de silice dans la paroi cellulaire, voire de dépôts sous forme de phytolithes (voir plus haut). Le *Si*, agent de réticulation, améliore les propriétés mécaniques de la paroi et garantit le maintien de la forme cellulaire. Les plantes cultivées dans des solutions nutritives ou en plein champ, auxquelles on a fourni du silicium en quantités suffisantes, résistent à la verse, ne s'affaissent pas, ne penchent pas ou n'ont pas tendance à être prostrées. Elles maintiennent un **port érigé** et une **disposition foliaire** qui sont favorables à la **captation de la lumière** et au bon **fonctionnement de la photosynthèse**, ce qui favorise la croissance de la plante (Adatia et Besford cités par Epstein, 1994 ; Kleiber et al., 2015). La fumure azotée perturbe le positionnement des feuilles d'autant plus qu'elle est importante ; ceci entraîne une baisse de la captation de la lumière et de la croissance. Ces effets sont corrigés par l'apport de *Si* (Ma et al., 2001).

***Si* et produits carbonés**

Le *Si* peut être une **alternative à la cellulose et à la lignine** et son incorporation dans la paroi est économique du point de vue énergétique. En effet, on estime que le coût énergétique de son incorporation est inférieur au dixième de celui de l'incorporation de la lignine ou de la cellulose, des dérivés carbonés produits par la photosynthèse. Le *Si* est un matériau abondamment disponible, qui permet d'économiser les ressources carbonées résultant de la photosynthèse et de les orienter vers les processus de croissance : **ce que fait le silicium, le carbone n'a plus à le faire** (Cooke et Leishmann, 2011).

Le *Si* contribue donc indirectement à augmenter la vitesse de croissance en permettant au carbone d'être utilisé pour le développement de nouvelles feuilles. Les plantes aquatiques fournissent un exemple intéressant. Sous l'eau, la captation de la lumière est moins facile et les rendements de la photosynthèse sont faibles : la silice assure alors le rôle structurel (mécanique) normalement dévolu aux composés carbonés et permet ainsi de les utiliser plus efficacement dans les processus de croissance. Cette stratégie d'épargne des ressources carbonées a également pu être à l'œuvre pendant le Miocène, caractérisé par une faible teneur atmosphérique en CO₂, où le *Si* a élaboré des structures de soutien (Remer, 1996 ; Cooke et Leishmann, 2011).

La **longévité foliaire** est corrélée négativement avec la teneur en *Si* et avec divers paramètres biochimiques et physiologiques, dont le rendement maximum de la photosynthèse et la vitesse de croissance relative (Cooke et Leishmann, 2011).

Les feuilles à vie courte (cf. Poaceae), grâce au silicium, développent une stratégie favorable à la croissance en optimisant l'utilisation des ressources carbonées et des nutriments : le rendement photosynthétique est maximum et la croissance relative est importante. En revanche, les feuilles à vie longue (cf. Dicotylédones, plus pauvre en *Si*), préfèrent la lignine au *Si* et connaissent des coûts de construction élevés, qu'elles compensent par une activité photosynthétique prolongée. La corrélation négative entre longévité des feuilles et leur concentration

en *Si* est une généralité dans le monde des plantes. C'est le cas des annuelles par rapport aux vivaces, comme aussi des buissons ou des arbres à feuilles caduques comparés à ceux à feuilles persistantes.

Dans les **biotopes pauvres** en nutriments disponibles, les feuilles sont à vie longue, ce qui correspond à une stratégie permettant d'augmenter le rendement d'utilisation des nutriments et des ressources carbonées. En outre, la longévité foliaire est reliée aux capacités de défense contre les herbivores : les feuilles à vie longue produisent des substances dissuasives, comme des tanins ou de la lignine en grande quantité. Par contre les feuilles à vie courte peuvent obtenir le même effet par l'accumulation de silice.

Atténuation des déséquilibres nutritionnels

L'ajout de *Si* au milieu de culture peut aussi **atténuer des déséquilibres nutritionnels** et améliorer ainsi la croissance. C'est ce que l'on observe lorsque la composition en phosphore et en zinc du milieu de culture du concombre est déséquilibrée. L'effet obtenu est le même qu'en corrigeant les concentrations de zinc et de phosphore du milieu (Epstein, 1994). Le *Si* apporté en quantité suffisante optimise l'utilisation interne du phosphore par le riz cultivé sur des sols carencés. Inversement, une teneur tissulaire excessive en phosphore a un effet négatif sur la croissance par inactivation du zinc, un élément important pour la croissance des plantes, en inhibant l'activité d'enzymes et en générant une pression osmotique intracellulaire anormale. L'apport de *Si* diminue l'absorption du phosphore et corrige ces effets délétères (Ma et al., 2001 et 2011).

Le *Si* peut aussi modifier l'absorption des nutriments du milieu, même si sa composition est satisfaisante (Kleiber et al., 2015). Ainsi, le *Si* influence l'absorption de nutriments comme le fer, le zinc, le potassium et le phosphore (Ma et al., 2001). Dans le cas du riz, la croissance est augmentée par l'ajout de *Si* (1,66mM) ; l'effet observé est corrélé à la diminution de la teneur en calcium dans les feuilles du riz. D'autres résultats confirment l'observation précédente avec des plantes non accumulatrices comme la luzerne (*Medicago sativa*, Fabaceae) ou le canola (*Brassica napus* L., Brassicaceae), ainsi qu'avec des plantes accumulatrices telles que le phragmite commun (*Phragmites australis*, Poaceae), le coton (*Gossypium hirsutum* L., Malvaceae) et le blé. Le silicium **réduit l'absorption du calcium** en renforçant la bande de Caspary par des dépôts de silice, de lignine ou de subérine (Ma et Takashi, cités par Epstein, 1994 ; Mehrabanjoubani et al., 2015). Ces observations sont conformes à celles de Steiner (GA312 et GA327) selon lesquelles les effets de *Si* et calcaire sont antagonistes.

Autres effets de *Si* sur le développement

Les effets positifs du *Si* ajouté en grandes quantités au milieu de culture peuvent porter sur des **aspects spécifiques du développement** d'une plante, sans que l'on constate d'effets sur sa croissance. Ils peuvent par exemple porter sur le rendement reproductif qui se traduit par l'augmentation du nombre de semences viables. Ainsi chez le brome faux-seigle (*Bromus secalinus*, Poaceae), les pousses tardives de racines, de tiges, de feuilles et d'inflorescences se développent de la même manière, quelle que soit la concentration de silicium du milieu nutritif, mais le rendement reproductif est augmenté en présence de silicium en grandes quantités. Il en est de même chez le blé (*Triticum aestivum*, Poaceae) où les rendements en grains sont d'autant plus importants que les épis sont davantage silicifiés (Hodson et Sangster cités par Epstein, 1994).

Le rôle favorable du *Si* sur la croissance peut être **démonstré indirectement** par des expériences d'atténuation d'effets toxiques. Ainsi, le manganèse, un

oligoélément, devient toxique à concentration élevée. Dans ces conditions l'orge pousse mal. Mais lorsque le milieu est additionné de « Si », sa croissance est nettement améliorée, la biomasse des racines et des pousses est environ doublée, comparée à celle des plantes cultivées en son absence (Epstein, 1994 ; Kleiber et al., 2015).

Si comme amendement

Le rôle du *Si* a été **expérimenté en plein champ** avec des plantes de grande culture comme le riz (*Oriza sativa*, Poaceae) et la canne à sucre (*Saccharum* sp., Poaceae) sur des sols très particuliers, comme les **histosols** des Everglades (sols tourbeux, riches en matières organiques peu décomposées) ou comme les **ultisols** (sols lessivés des forêts tropicales humides, pauvres et infertiles, contenant peu de silicium). Les résultats ont montré que l'amendement par des silicates augmente la teneur en silicium des plantes (canne à sucre, riz, orge) et le rendement dans des proportions allant de 50 à 100%. C'est pourquoi la fertilisation par des silicates est devenue pratique courante pour ces cultures (Epstein, 1994).

Silice et atténuation des stress

Le *Si* chez les plantes déclenche un large éventail de défenses naturelles qui permettent d'atténuer les effets de **stress abiotiques**, toxicité des métaux lourds, sécheresse, excès d'eau, vent, températures extrêmes, salinité, déséquilibre nutritionnel ou les effets de **stress biotiques** dus aux insectes et autres herbivores, nématodes ou champignons, bactéries et virus. Le stress abiotique affecte toute la plante, ou au moins l'appareil racinaire ou la tige dans leur totalité, alors que le stress biotique est une agression localisée. Dans ce dernier cas et contrairement au stress abiotique, on admet que des mécanismes de transmission de signaux à longue distance jouent un rôle important. Chez les plantes accumulatrices, ces effets sont corrélés avec le dépôt de silice dans les tissus ; une accumulation importante semble nécessaire (Epstein, 1994 et 2009 ; Ma et al., 2001 ; Richmond et Sussman, 2003 ; Currie et Perry, 2007 ; Liang et al., 2007 ; Yamaji et al., 2008 ; Cooke et Leishman, 2011 ; Ma et al., 2011 ; Mitani et al., 2011).

Atténuation de la toxicité des métaux lourds et de métalloïdes toxiques

A l'heure actuelle la pollution du sol par des métaux lourds devient préoccupante. L'apport de *Si* au milieu de culture en **atténue la toxicité** selon des mécanismes complexes internes et externes, et améliore la croissance des plantes. L'atténuation de la toxicité peut résulter de la réduction de l'absorption racinaire, de la co-précipitation avec le *Si* dans la paroi ou le cytoplasme, de la distribution plus homogène dans le parenchyme foliaire. L'insolubilisation des minéraux toxiques entraîne la diminution significative de leur absorption, de leur transport dans les tissus et de leur interférence dans les réactions biochimiques. A cela s'ajoute la réduction de la peroxydation membranaire par la production accrue d'antioxydants enzymatiques et chimiques. Les mécanismes externes diminuant l'absorption racinaire résultent de la formation des complexes Si-Métal insolubles (cas de l'aluminium- Al^{3+}) ou des complexes avec des dérivés phénolés libérés en grandes quantités sous l'influence du *Si* (Epstein, 1994 ; Liang et al., 2007 ; Ma et al., 2001 et 2011 ; Ali et al., 2013 ; He et al., 2014 ; Kleiber et al., 2015).

Silicium et toxicité de métaux et de métalloïdes : quelques exemples

L'atténuation de la toxicité des métaux par le *Si* a été étudiée chez de nombreuses plantes pour différents métaux. La toxicité du manganèse et sa correction par le *Si* a été largement étudiée avec l'orge (*Hordeum vulgare*, Poaceae), le haricot (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae), le concombre (*Cucumis sativus*, Cucurbitaceae), la tomate (*Solanum lycopersicum*, Solanaceae ; Kleiber et al., 2015). Il en est de même de la toxicité d'autres éléments, parmi lesquels le chrome, l'aluminium ou le cadmium étudiée chez l'orge (Ali et al., 2013), le sorgho (*Sorghum bicolor*, Poaceae), le soja (*Glycine max*, Fabaceae), la tomate (*Solanum lycopersicum*, Solanaceae), chez l'épinette blanche (*Picea glauca*, Pinaceae) chez le riz et le maïs (*Zea mays*, Poaceae).

La silène commune (*Silene vulgaris* subsp. *humilis*, Caryophyllaceae) est très tolérante aux métaux lourds. Les effets des métaux toxiques (Zn et Sn) sont neutralisés par les mécanismes décrits plus haut. Chez *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) on observe des co-précipités de silice et de zinc dans les vacuoles cytoplasmiques des cellules du mésophylle ou dans le noyau.

Sous forme d'arséniate ou d'arsénite, l'arsenic du sol (dû au volcanisme, à l'industrie minière, aux centrales thermiques au charbon et à certains pesticides), empêche la germination des semences et l'élongation des tiges de tomate. L'effet toxique est fonction de la structure génétique de la variété de tomate. L'addition de silicate de calcium au milieu de culture atténue cette toxicité (Marmioli et al., 2014).

***Si* et salinité :**

Il s'agit principalement de la salinité due aux sels de sodium à concentration élevée. La salinité endommage fortement les membranes plasmiques et vacuolaires ainsi que celle du chloroplaste. L'effet du *Si* porte sur la **correction des dommages membranaires** : réduction de la perméabilité, inhibition de la peroxydation des lipides, diminution de la concentration tissulaire de sodium et augmentation de celle du potassium et du calcium, stockage du sodium dans les vacuoles. Il s'ensuit la réduction du **stress osmotique**, l'augmentation de l'absorption racinaire de l'eau et de l'efficacité de son utilisation (réduction de l'évapotranspiration). Globalement les **fonctions trophiques** sont stimulées : activité de la racine, amélioration du rendement photosynthétique (augmentation de l'approvisionnement en CO₂) et augmentation significative de la biomasse. La correction par le *Si* des effets négatifs de la salinité a été observée pour le riz, le blé, l'orge, le concombre, la tomate ou encore de *Prosopis juliflora* (Mimosoïdeae) (Ma et al., 2001 et 2011 ; Habibi et al., 2014).

***Si* et sécheresse**

La sécheresse ralentit la croissance, diminue l'élongation des tiges, diminue l'expansion du limbe et les mouvements stomatiques, augmente la concentration des espèces oxygénées réactives (ROS) qui endommagent les lipides membranaires (plasmique, vacuolaire, chloroplastique) et les protéines de la photosynthèse. L'apport de *Si* corrige ces effets négatifs, en modifiant les mêmes aspects physiologiques et biochimiques que dans le cas de salinité excessive. Il est à remarquer que les effets du *Si* ne sont explicites qu'en cas de sécheresse : on n'observe pas de différences significatives entre plantes alimentées ou non en *Si*, si l'apport d'eau est suffisant (Gong et al., 2005 ; Hattori et al., 2005 ; Ma et al., 2001 et 2011 ; Katz et al., 2013 ; Habibi et Hajiboland, 2013 ; Shi et al., 2014 ; Cao et al., 2015). La formation d'une couche sous-cuticulaire de silice précipitée est un autre moyen contribuant à atténuer les effets de la sécheresse en réduisant l'évaporation (Ma et al., 2001 ; Bauer et al., 2011).

***Si* et herbivores**

Il existe de nombreux moyens de défense contre les herbivores (mammifères, insectes folivores, suceurs et perceurs), parmi lesquels les épines, les aiguillons, les trichomes, les raphides, la dureté des cellules épidermiques. Le *Si* fait partie de ces mécanismes de défense **physiques**. Les dépôts de silice, le matériau le plus dur des

tissus de la plante, constituent une barrière, renforcent la rugosité des feuilles et des tiges et diminuent leur acceptabilité et leur digestibilité, ce qui empêche, diminue ou retarde l'attaque par les herbivores. En outre, ils perturbent les performances biologiques des insectes herbivores, retarde la ponte des œufs, augmente la mortalité des larves et des nymphes, et contrarie l'utilisation efficace de l'azote. Il en résulte que les insectes herbivores sont exposés plus longtemps à leurs prédateurs naturels. L'efficacité de cette barrière est conditionnée par la densité et l'homogénéité des dépôts de silice. Elle est une alternative aux systèmes mettant en jeu les dérivés carbonés (cf. phénols). L'accumulation de silice peut être induite et stimulée par les dommages causés par les herbivores, ce qui constitue une stratégie utile si l'herbivorie est intermittente ou prévisible. C'est ainsi que la concentration foliaire en silice chez *Lolium perenne* et *Festuca ovina* (Poaceae) augmente de 400% après l'intervention répétée d'herbivores (mouton) (Hunt et al., 2008 ; Bauer et al., 2011 ; He et al., 2014).

Il est établi que le *Si*, sous forme d'acide silicique, induit la **biosynthèse de substances de défense** systémiques ou spécifiques d'un agent biologique donné. Son effet est perceptible plus nettement après l'action d'un agresseur (éliciteur). Il s'ensuit une cascade d'évènements biochimiques (**induction de signaux et de médiateurs biochimiques**) aboutissant à la production de protéines particulières qui, au niveau du noyau, répriment ou activent des gènes spécifiques de la synthèse de substances de défense. Seul l'acide silicique est actif : il agit après s'être lié à un composé organique de la cellule, formant un complexe qui déclenche la séquence d'évènements décrite ci-dessus. En revanche, la silice (phytolite d'opale) est totalement inactive (Reynolds et al., 2009).

Ces mécanismes biochimiques conduisent à la synthèse d'enzymes défensives et de substances volatiles parmi lesquelles des **phytohormones** comme l'acide salicylique, l'éthylène ou l'acide jasmonique. Le **jasmonate** et le **méthyl jasmonate**, sa forme volatile, jouent un rôle crucial dans la défense contre les herbivores (Augereau, 2008 ; Keeping et Reynolds, 2009 ; Ye et al., 2013). Globalement, le *Si* renforce les effets du jasmonate en augmentant sa concentration et la synthèse de différentes substances qu'il initie — par exemple synthèse d'inhibiteurs d'enzymes digestives, inhibiteurs trypsiques, inhibiteur de Bowmann-Birk, c'est-à-dire des perturbateurs de la digestion des herbivores. Leurs effets sur les insectes peuvent être ceux d'un coupe-faim. En outre le jasmonate favorise l'absorption de silice et corrélativement son accumulation dans ou sur les épidermes. Les effets du *Si* sont modulés par le jasmonate et réciproquement, les effets du jasmonate sont amplifiés par le silicium. L'interaction entre *Si* et jasmonate constitue probablement un mécanisme largement répandu par lequel le *Si* augmente la résistance des plantes contre les agresseurs biotiques.

***Si* et maladie des plantes**

Le *Si* est indispensable pour assurer la résistance aux parasites (virus, bactéries, champignons). Par exemple, le *Si* ajouté au milieu de culture, rend le concombre résistant au champignon du mildiou poudreux (*Spherotheca fuliginea*). Il est à noter que même après l'application répétée de fongicides, la maladie fongique fait son apparition chez les plantes cultivées sans *Si*, contrairement aux plantes traitées par du *Si*. La même méthode réussit pour la vigne. Cette observation est particulièrement intéressante et il semble **plus efficace d'ajouter du *Si* au milieu de culture que de traiter par des fongicides** (Epstein, 1994).

Pour le riz et pour d'autres céréales, les résultats sont du même ordre. Par exemple, lorsque le riz est cultivé sur des sols amendés par du *Si*, on observe une nette augmentation du rendement et la réduction spectaculaire de la sévérité des

maladies fongiques (pyriculariose, syndrome de dépérissement foliaire, maladie des taches brunes ou des taches pâles, maladie de la pourriture des tiges et mildiou). La réponse peut varier en fonction du génotype de riz étudié. Globalement, les résultats obtenus sont impressionnants et économiquement valables (Yamaji et al., 2008).

Ma et al., 2001) montre que la fumure azotée favorise la pyriculariose du riz, d'autant plus que la teneur en azote augmente. L'apport de *Si* augmente dans les tissus la valeur du rapport Si / N et atténue sensiblement l'effet promoteur de l'azote de la pyriculariose du riz (Ma et al., 2001).

Les observations sont semblables avec des plantes non accumulatrices comme par exemple le tabac (*Nicotina tabacum*, Solanaceae). On constate que le *Si* protège, retarde, ou réduit les lésions dues au ring spot virus et que la teneur en *Si* des feuilles est influencée par le virus : les feuilles des plantes infestées contiennent quatre fois plus de *Si* qu'en l'absence d'infection (Zellner et al., 2011). En revanche, le *Si* ne protège pas contre la mosaïque du tabac et dans ce cas la teneur en *Si* dépend uniquement du *Si* disponible dans le milieu.

Par contre, on ne constate pas d'effet net de l'amendement en *Si* sur l'implantation d'holoparasites du genre *Striga* (Orobanchaceae) sur du riz, du sorgho, du millet (*Milium sinensis*, Poaceae), du maïs, du blé ou de la canne à sucre (Epstein, 1994).

Discussion et conclusion

Caractère essentiel du *Si*

Le *Si* est partout présent et de ce fait constitue au laboratoire un contaminant ubiquitaire ; c'est pourquoi il est difficile de préparer un milieu qui en soit dépourvu pour pouvoir démontrer son caractère essentiel pour les plantes, excepté pour les Equisetaceae (Chen et Lewin cités par Epstein 1994 ; Law et Exley, 2011). Lorsque le *Si* est disponible pour les plantes, il joue à l'évidence un rôle important pour leur nutrition minérale, leur croissance, leur solidité mécanique et pour leur résistance aux conditions hostiles du milieu, aux maladies et pour leur résistance aux herbivores. C'est pourquoi Epstein (1994) a considéré le *Si* comme un élément « **quasi essentiel** » pour le développement des plantes. Les plantes cultivées avec des solutions nutritives, ne contenant en matière de *Si* que les contaminants du milieu, sont à considérer comme **anormales** et sont d'une certaine manière des **artéfacts expérimentaux** (Rafi et al., 1997 ; Epstein, 2009 ; Cooke et Leishman, 2011). Depuis les travaux d'Epstein, il a été démontré que le *Si* assure la viabilité des cellules en culture (cellules de callose de riz) et assure la stabilité de leur forme pendant les étapes de la mitose (division cellulaire). En son absence, les cellules en culture meurent et sont incapables de mener la mitose à son terme. Il suffit de faibles quantités de *Si* pour maintenir la forme de la cellule et ses propriétés mécaniques. Bien que certaines plantes semblent exclure le *Si*, il est clair que pour beaucoup de plantes, il apparaît être un **élément bénéfique** (Epstein, 2009 ; Ma et al., 2001 ; Ma et al., 2011) voire un élément **crucial** (Liang et al., 2007 ; He et al., 2013). Ce caractère bénéfique s'exprime souvent plus clairement en cas de stress. Pour résumer, on peut dire que **le *Si* préserve l'expression du génie de la plante.**

Rôles physiologiques du *Si*

Il est aujourd'hui évident que le rôle physiologique du *Si* ne peut plus se limiter aux propriétés physiques et mécaniques des dépôts et que la recherche ne peut plus seulement porter sur les plantes accumulatrices, car toutes les plantes étudiées en

contiennent (Hodson et al., 2005). Le *Si* pourrait être un facteur important de leurs fonctions foliaires mais on ignore beaucoup des phénomènes siliciques chez les plantes non accumulatrices ou chez les plantes des écosystèmes sauvages (Katz, 2014).

La silice est un agent de réticulation des constituants de la paroi ; elle renforce la **périphérie** des cellules et contribue à la robustesse de la plante. Elle agit seule (Monocots et plantes primitives) ou associée au bore (Dicots). Chez les plantes accumulatrices, elle se dépose en périphérie dans des tissus spécialisés. Ces dépôts constituent des **structures de soutien** qui renforcent la robustesse et la tenue des tiges et qui peuvent améliorer ainsi le bilan carboné en se substituant à la lignine ou à d'autres dérivés carbonés. Par certains aspects, la formation de ces véritables **exosquelettes** évoque celle de l'os. Mais la silice biogénique (phytolithes) constitue des dépôts définitifs non mobilisables ; ils s'intensifient avec l'âge des tissus, témoignant ainsi du **vieillessement** voire du **dépérissement** de la plante. C'est exactement le contraire chez l'homme, où la teneur en silice des tissus structuraux est maximale à la naissance et décroît avec l'âge, sa carence étant corrélée avec les maladies dégénératives et de sclérose (Gehlig, 1994 ; Girke, 2012 ; Hibou, 2014).

Une des fonctions essentielles du *Si* concerne les **phénomènes de défense**. Il agit comme modulateur de la tolérance des plantes aux stress abiotiques ou biotiques, en mettant en œuvre des moyens physiques et biochimiques. La lutte contre les herbivores est possible grâce aux dépôts de silice mais aussi grâce à la mise en œuvre de processus biochimiques complexes conduisant à la répression ou à l'activation de gènes et à la synthèse des effecteurs correspondants. L'interaction synergique entre l'acide silicique et le jasmonate dont la production induit celle de diverses substances de défense est un exemple de la diversité des effets du *Si* dans les processus de défense.

L'interférence du *Si* dans l'absorption du calcium, qu'il diminue, est favorable à la croissance ; en outre, le *Si* corrige le mauvais positionnement des feuilles pour la captation de la lumière, induit par une fumure azotée excessive (Ma et Takashi cités par Epstein, 1994 ; Ma, 2001). Cette observation est intéressante, car calcium et azote ont en commun d'être des supports de l'astral (Steiner GA312 et GA327).

L'effet lumière de la silice du sol

Les descriptions de Steiner (GA312, GA327) ont constitué la base du travail de Kolisko (1953), qui le premier a mis en évidence expérimentalement l'effet lumière de la silice sur le développement des plantes. Les conceptions de Steiner placent le rôle du *Si* dans un contexte beaucoup plus vaste, cosmique et tellurique. D'après ses travaux, la silice du sol et des couches plus profondes de la croûte terrestre se comporte comme un capteur de lumière et de ce fait devient semblable à un organe des sens pour toute la terre. La silice des roches, du sol, de l'eau, de l'air et de la chaleur, génère un milieu favorable pour la vie des plantes. Lors de la croissance, ce « milieu silice » leur transmet, par le détour de l'appareil racinaire et de l'écorce des arbres (cambium), l'activité des **forces formatrices** des étoiles fixes et des planètes supra-solaires, Mars, Jupiter et Saturne, en vue de la genèse de structures et de substances. Lors des phénomènes de croissance, cette activité rayonne du bas vers le haut, des racines jusqu'aux semences, de l'obscurité humide du monde minéral vers l'environnement cosmique. La silice agit comme **principe formateur**, en étroite association avec le carbone pour structurer l'édifice végétal, en commençant par la racine ou par les branches, jusqu'aux pousses et aux inflorescences. La silice agit aussi dans le domaine des **substances (métabolique)** et suscite des **couleurs** (rouge et influence de Mars, blanc, jaune et influence de Jupiter ou encore bleu et

influence de Saturne), des **arômes**, du **nectar**, des **sucre**s et des substances complexes (**amidon**, **protéines** et **huiles**). Ce faisant elle confère aux plantes des propriétés alimentaires intéressantes pour l'animal et l'homme.

Les **forces formatrices** transmises par la silice du sol à la racine agissent de manière vivifiante et font de la racine l'organe où se concentrent un important **potentiel de vie** (bourgeons, apex racinaires, substances de réserve). Son influence formatrice s'exprime par des **racines entières**, non ramifiées ou pivotantes, contrairement aux racines influencées par le « calcaire » qui sont fortement ramifiées. Le caractère rayonnant du génie de l'« acide silicique » trouve aussi son expression dans la disposition **périphérique** des trichomes, sur les parties exposées à la lumière. Ils peuvent être riches en silice et constituer des lieux de dépôt d'huiles essentielles.

Les faits décrits trouvent en grande partie leur confirmation pratique en agriculture biodynamique où la silice joue un rôle primordial pour la santé des plantes et des aliments qu'elles produisent (voir encadré, Masson, 2016). Ils devront être complétés par l'étude des influences du « calcaire » et de « l'argile » selon le savoir universitaire et les données de l'anthroposophie.

Effets de la silice en agriculture

(Masson, 2009 et 2015)

Dans le cours aux agriculteurs (GA327) Steiner précise le rôle de la silice dans le monde vivant. Il qualifie la silice de médiateur des forces solaires modifiées par les planètes supra solaires Mars, Jupiter et Saturne et par les étoiles fixes. Ces forces transmises aux plantes leur permettent d'exprimer leur forme et de produire des substances. Steiner décrit les différentes formes de silice utilisables :

- quartz (silice de corne ou préparation 501), feldspath, orthoclase,
- plantes accumulatrices de silice, comme la prêle des champs (*Equisetum arvense*, Equisetaceae)
- plantes ou partie de plante non accumulatrices, dans lesquelles sont à l'œuvre des forces procédant du génie de la silice (processus acide silicique), comme la fleur de pissenlit (préparation 506). Cette préparation influence l'absorption de l'acide silicique par la plante et la rend plus sensible et capable d'attirer à elle des substances et des forces utiles présentes dans un environnement lointain.
- l'argile (silicate d'alumine hydraté) est une autre forme de silice minérale utilisée en poudrage ou en pulvérisation d'une suspension dans l'eau.

Aujourd'hui on utilise aussi en agriculture, divers produits minéraux contenant de la silice, tels les poudres de roches granitiques et volcaniques (basalte), de diatomées (kieselgur) ou de radiolaires.

Remer (1996) décrit la silice comme « l'élément oublié de l'agriculture moderne ». Aujourd'hui les recherches sur la silice en agriculture s'intensifient et viennent corroborer les observations de terrain faites par les praticiens de l'agriculture biodynamique (voir ci-dessus).

L'action de la préparation 501 sur le végétal varie selon la nature du sol, siliceux ou calcaire, le climat chaud, sec ou humide, la saison (printemps, été ou automne) et le moment des applications (matin, soir), leur fréquence, le stade physiologique de la plante (avant floraison, avant ou après récolte), son état de « fatigue » ou de santé (incidence des viroses).

La silice de corne agit par son effet lumière et influence la qualité alimentaire.

La relation entre la silice et la lumière a été mise en évidence par Kolisko (1953) et d'autres auteurs, comme Klett (1968), Agatia et Besford (1986, cité par Epstein, 1994) et Ma (2001). Klett a montré qu'une culture de céréales ombrée traitée par des pulvérisations de silice de corne se comporte de manière comparable à une culture exposée au soleil. Lorsque la culture est ombrée sans silice, la formation de substance et la maturation sont perturbées.

Sur la vigne, l'effet de la silice de corne (préparation 501) diluée et dynamisée est fonction de la vigueur et de la phénophase de la plante : elle **modère** la trop grande vigueur des vignes exubérantes, soutient voire arrête la croissance des vignes un peu faibles ; elle **limite** la formation des entrecoeurs, lorsqu'elle est pulvérisée associée à une préparation de valériane (préparation 507) juste avant floraison et au stade nouaison (Masson 2015). Les feuilles de la **vigne** traitée par des pulvérisations de silice de corne sont plus brillantes et leur disposition est de nature à améliorer la

captation de la lumière. La silice de corne améliore la maturité phénolique des raisins et parallèlement accroît la richesse en sucres (plus 10% environ) (Masson, 2009 ; Meissner, 2012). Les vins obtenus sont plus aromatiques, plus riches en polyphénols et la répartition des acides est plus équilibrée.

En arboriculture, l'effet lumière de la silice de corne améliore la coloration de fruits, même à l'intérieur de la couronne de l'arbre, dans les zones ombrées, là où la lumière solaire pénètre peu.

En **maraîchage**, sur les légumes formant des racines à conservation hivernale (carotte, panais, betterave rouge, radis noir, pomme de terre...) la pulvérisation de silice de corne en soirée, quelques semaines avant la récolte, permet la dévitalisation du feuillage et l'accumulation de sucres et d'arômes dans les parties souterraines.

D'une **façon générale**, la silice de corne accroît la qualité des produits et améliore leur conservation (épinard, pommes de terre et céréales ; Spiess, 1994) ou leur résistance aux charançons durant le stockage et diminue la production des toxines de fusarium dans les céréales (Berner et al., 2005).

Pour les arbres et la vigne, la silice de corne favorise la migration des réserves dans le tronc et les racines ; ceci permet un débourrement plus régulier au printemps suivant.

Autres effets : on constate que la silice de corne renforce et régule l'expression de l'identité de la plante.

Chez **la vigne**, les pulvérisations de silice de corne permettent de **maîtriser le processus végétatif**. Ces traitements régulent la vigueur, augmentent la longueur des sarments et améliorent la « verticalisation » (accroissement de l'angle du sarment par rapport à l'horizontale) ; en outre, ils réduisent le nombre et la longueur des entre-cœurs et des grappillons secondaires, améliorent la résistance au vent et la flexibilité des sarments, ce qui facilite le palissage. La résistance aux **maladies** est accrue, notamment au mildiou et au botrytis (pourriture grise, cf. van der Meer et al., 2009).

Glossaire (Brice, 2011)

- **abiotique** : le stress abiotique désigne une influence délétère pour la plante, de nature physique ou chimique.
- **bande de Caspary** : épaississements formés dans les parois radiales et transversales des cellules de l'endoderme (racine), surtout composés de subérine, un complexe d'acides gras à longue chaîne et d'alcools aux propriétés hydrophobes.
- **biotique** : le stress biotique désigne une influence délétère pour la plante due à un être vivant tel que virus, bactérie, champignon, herbivore ...
- **cristaux biogéniques** : formations minérales cristallisées produites par un être vivant dans ses tissus ; l'os, la coquille d'œuf, les spicules d'oursin ou un calcul rénal sont des exemples de cristaux biogéniques.
- **exosquelette** : structure de soutien formée à la périphérie de l'organisme ; une coquille d'huître est un exemple d'exosquelette.
- **holoparasite** : plante incapable de photosynthèse qui se fixe généralement par ses racines sur une plante pour y puiser les substances carbonées nécessaires à sa croissance ; les orobanches sont des holoparasites.
- **lignine** : ensemble de polyphénols composés de l'assemblage de monomères de trois alcools de phényl-propane (acides coumarique, férulique et sinapique).
- **mésophylle** : partie de la feuille située sous l'épiderme supérieur (adaxial), constituée du tissu palissadique et du parenchyme lacuneux.
- **phénophase** : moment particulier du développement de la plante.
- **phytolithe** : cristaux biogéniques de silice.
- **spore** : cellule reproductrice haploïde (1n chromosomes) résultant de la méiose (réduction chromatiniennne) et se développant en gamétophyte (tissu producteur de gamètes).
- **stomate** : orifice de la surface aérienne d'une plante destiné aux échanges gazeux (O₂, CO₂, H₂O).
- **trophique (fonction)** : qui se rapporte à la nutrition de tissus vivants.

Littérature

- Ali S, Farooq MA, Yasmeen T, Hussain S, Arif MS, Abbas F, Bharwana SA & Zhang G** (2013) The influence of silicon on barley growth, photosynthesis and ultra-structure under chromium stress. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 89, 66-72.
- Augereau JM** (2008) Les plantes médicinales. *in* Hallé F Aux origine des plantes. Tome 2. Editions Fayard.
- Bauer P, Elbaum R et Weiss I** (2011) Silicon mineralization in land plants : transport, structure and function. *Plant Science* 180, 746-755.
- Belton DJ, Deschaume O & Perry CC** (2012) An overview of the fundamentals of the chemistry of silica with relevance to biosilification and technological advances. *FEBS J.* 279(10) : 1710-1720.
- Benesch F et Wilde K** (1983) Kiesel, Kalk, Ton. Prozesse in Mineral, Pflanze, Tier und Mensch. Verlag Urachhaus, Stuttgart.
- Berner A, Frei R, Dierauer HU, Vogelgsang S, Mäder P** (2005) Effects of reduced tillage, fertilisation and biodynamic preparations on crop yield, weed infestation and the occurrence of toxigenic fusaria (Abstract). Proceedings of the 15th IFOAM Organic World Congress: Researching Sustainable Systems - International Scientific Conference on Organic Agriculture, 21.-23.09.2005, Adelaide, Australia: 202-205.
- Brice F** (2011) Les mots de la botanique. Actes Sud.
- Cao BL, Ma Q, Zhao Q, Wang L and Xu K** (2015) Effects of silicon on absorbed light allocation, antioxidant enzymes and ultrastructure of chloroplasts in tomato leaves under simulated drought stress. *Scientia Horticulturae* 194, 53-62.
- Conley DJ** (2002) Terrestrial ecosystems and the global biogeochemical silica cycle. *Global Biogeochemical cycles*, vol.16, N°4, 1121
- Cooke J & Leishman MR** (2010) Is plant ecology more siliceous than we realise ? *Trends in Plant Science* Vol.16, N°2, 61-68.
- Cooke J & Leishman MR** (2011) Silicon concentration and leaf longevity : is silicon a player in the leaf dry mass spectrum ? *Functional Ecology* 25, 1181-1188.
- Currie HA, Perry CC** (2009) Chemical evidence for intrinsic « Si » within Equisetum cell walls. *Phytochemistry* 70, 2089-2095.
- Epstein E** (1994) The anomaly of silicon in plant biology. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91, 11-17.
- Epstein E** (2009) Silicon : its manifold roles in plants. *Annals of Applied Biology*, 155, 155-160.
- Gehlig R** (1994) Kiesel, Kalium, Calcium und Wasser als Leitelemente in den Naturreichen. Ein Bild der Lebensvorgänge in der Gesteinwelt. Tycho de Brahe-Jahrbuch für Goetheanismus. Tycho Brahe-Verlag, Niefern-Öschelbronn.
- Girke M** (2012) Innere Medizin. Grundlagen und therapeutische Konzepte der anthroposophischen Medizin. Salumed Verlag, Berlin.
- Gong H, Zhu X, Chen K, Wang S & Zhang C** (2005) Silicon alleviates oxidative damage of wheat plants in pots under drought. *Plant Science* 169, 313-321.
- Grégoire C, Rémus-Borel W, Vivancos J, Labbé C, Belzile F & Bélanger RR** (2012) Discovery of a multigene family of aquaporin silicon transporters in the primitive plant Equisetum arvense. *The Plant Journal* 72, 320-330.
- Habibi G, Hajiboland R** (2013) Alleviation of drought stress by silicon supplementation in Pistachio (*Pistacia vera* L.) plants. *Folia Horticulturae*, 25/1, 21-29.
- Habibi G, Norouzi F & Hajiboland R** (2014) Silicon alleviates salt stress in pistachio plants. *Progress in Biological Sciences*, Vol 4, N°2, 189-202.
- Hattori T, Inanaga SI, Araki H, An P, Morita S, Luxova M & Lux A** (2005) Application of silicon enhanced drought tolerance in *Sorghum bicolor*. *Physiologia Plantarum* 123, 459-466.
- He C, Wang I, Liu J, Liu X, Li X, Ma J, Lin Y et Xu F** (2013) Evidence for 'silicon' within the cell walls of suspension-cultured rice cells. *New Phytologist* 200 : 700-709.
- He H, Veneklaas EJ, Kuo J et Lambers H** (2014) Physiological and ecological significance of biomineralization in plants. *Trends in Plant Science* vol19 N°3, 166-174.
- Hibou F** (2014) De la lumière à la chaleur – La silice et l'organisation du Moi. Communication personnelle.
- Hodson MJ, White PJ, Maed A et Broadley MR** (2005) Phylogenetic variation in the Silicon composition of plants. *Annales de Botany* 96, 1027-1046.
http://www.numeratortech.com/tech_info/Crop%20Research%20Report.pdf
- Katz O** (2014) Beyond grasses : the potential benefits of studying silicon accumulation in non-grass species. *Frontiers in Plant Science* Vol 5, Article 376, 1-3.
- Katz O, Lev-Yadun S & Bar P (Kutiel)** (2013) Plasticity and variability in the patterns of phytolith formation in Asteraceae species along a large rainfall gradient in Israel. *Flora* 208, 438-444.

- Kleiber T, Calomme M & Borowiak K** (2015) The effect of choline-stabilized orthosilicic acid on microelements and silicon concentration, photosynthesis activity and yield of tomato grown under Mn stress. *Plant Physiology and Biochemistry* 96, 180-188.
- Klett M** (1968) Untersuchungen über Licht- und Schattenqualität in Relation zum Anbau und Test von Kieselpräparaten zur Qualitätserhebung. Projektbericht, VW-Stiftung, Darmstadt.
- Kolisko E et Kolisko L** (1953) Die Landwirtschaft der Zukunft. Selbstverlag L. Kolisko.
- Kröger N, Deutzmann R, Bergsdorf C, Sumper M** (2000) Species-specific polyamines from diatoms control silica morphology. *PNAS* vol 97, N°26, 14133-14138.
- Law C, Exley C** (2011) New insight into silica deposition in horsetail (*Equisetum arvense*). *BMC Plant Biology* 11 :112, 1-9.
- Liang Y, Sun W, Zhu YG et Christie P** (2007) Mechanisms of silicon-mediated alleviation of abiotic stresses in higher plants : a review. *Environmental Pollution* 147, 422-428.
- Lüttge U, Kluge M & Bauer G** (2002) Botanique. Tec et Doc, Paris
- Ma JF, Miyake Y et Takahashi** (2001) Silicon as a beneficial element for crop plants. In Datnoff LE, Snyder GH et Korndörfer GH Silicon in agriculture. Elsevier, New York.
- Ma JF** (2009) Silicon uptake and translocation in plants. The proceedings of the international Plant Nutrition Colloquium XVI, University of California.
- Ma JF, Yamaji N & Mitani-Ueno N** (2011) Transport of silicon from roots to panicles in plants. *Proc. Jpn. Acad., Ser B87*, 377-385.
- Mann S.** (2001) Biomineralization. Principles and concepts in bioinorganic materials chemistry. Oxford University Press.
- Marmiroli M, Pignoni V, Savo-Sardaro ML & Marmiroli N** (2014) Environmental and Experimental Botany 99, 9-17.
- Masson P** (2009) De l'agrobiologie à la viticulture biodynamique. In : Lamine C et Bellon S, Transition vers l'agriculture biologique. Editions Quae / Educagri.
- Masson P** (2015) Guide pratique pour l'agriculture biodynamique. BioDynamie Services, Château.
- Meer (van der) M, Levite D, Weibel F, Küffer-Heer S and Hurter U** (2009) Biologisch-dynamische Spritzpräparate im Weinbau. *Lebendige Erde*, 5, 46-49.
- Mehrabanjoubani P, Abdolzadeh A, Sadeghipour HR et Aghdasi M** (2015) Silicon affects transcellular and apoplastic uptake of some nutrients in plants. *Pedosphere* 25 (2), 192-201.
- Misund A, Frengstad B, Siewers U et Reimann C** (1999) Variation of 66 elements in european bottled mineral waters. *The Science of the Total Environment* 243/244, 21-41.
- Mitani N, Yamaji N, Ago Y, Iwasaki K and Ma JF** (2011) Isolation and functional characterization of an influx silicon transporter in two pumpkin cultivars contrasting in silicon accumulation. *The plant journal* 66, 231-240.
- Rafi MM, Epstein E and Falk RH** (1997) Silicon deprivation causes physical abnormalities in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of plant physiology* 151, 497-501.
- Remer N** (1996) Rudolf Steiners Landwirtschaftlichen Impuls. Kiesel, das vergessene Element. II Teil. Edition à compte d'auteur.
- Reynolds OL, Keeping MG and Meyer JH** (2009) Silicon-augmented resistance of plants to herbivorous insects : a review. *Annals of applied Biology* 155, 171-186.
- Richmond KE, Sussmann M** (2003) Got silicon ? The non-essential beneficial plant nutrient. *Current opinion in Plant biology* 6, 268-272.
- Shi Y, Zhang Y, Yao H, Wu J, Sun H & Gong H** (2014) Silicon improves seed germination and alleviates oxidative stress of bud seedlings in tomato under water deficit stress. *Plant Physiology and Biochemistry* 78, 27-36.
- Spieß H** (1994) Chronobiologische Untersuchungen mit besonderer Berücksichtigung lunarer Rhythmen im biologisch-dynamischen Pflanzenbau. Habil. Schrift Witzhausen. Schriftenreihe IBDF, Darmstadt, Bd. 3.
- Steiner R** (1978) Médecine et science spirituelle (GA 312). Editions anthroposophiques romandes, Genève.
- Steiner R** (1999) Cours aux agriculteurs (GA 327). Editions Triades, Laboissière-en-Thelle.
- Strüh HJ** (1989) Equisetum und Kiesel. Tycho de Brahe-Jahrbuch für Goetheanismus. Tycho Brahe-Verlag, Niefern-Öschelbronn.
- Yamaji N, Mitani N et Ma JF** (2008) A transporter regulating silicon distribution in rice shoots. *The Plant Cell*, 20, 1381-1389.
- Ye M, Song Y, Long J, Wang R, Baerson SR, Pan Z, Zhu-Salzman K, Xie J, Cai K, Luo S & Zeng R** (2013) Priming of jasmonate-mediated antiherbivore defense responses in rice by silicon. *PNAS*, Published online, September 3, E3631-E3639.
- Zellner W, Frantz J & Leisner S** (2011) Silicon delays Tobacco Ringspot Virus systemic symptoms in *Nicotiana tabacum*. *Journal of Plant Physiology*, 168 :1866-9.