
Effet du silicium sur la préférence alimentaire et le développement de *Spodoptera exigua*

Auteur : Hanciaux, Noë

Promoteur(s) : Verheggen, François

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

Diplôme : Master en bioingénieur : sciences et technologies de l'environnement, à finalité spécialisée

Année académique : 2019-2020

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/10924>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

EFFET DU SILICIUM SUR LA PREFERENCE ALIMENTAIRE ET LE DEVELOPPEMENT DE SPODOPTERA EXIGUA

HANCIAUX NOE

**TRAVAIL DE FIN D'ETUDES PRESENTE EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLOME DE
MASTER BIOINGENIEUR EN SCIENCES ET TECHNOLOGIES DE L'ENVIRONNEMENT**

ANNEE ACADEMIQUE 2019-2020

PROMOTEUR: FRANCOIS VERHEGGEN

© Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de Gembloux Agro-Bio Tech.

Le présent document n'engage que son auteur

EFFET DU SILICIUM SUR LA PREFERENCE ALIMENTAIRE ET LE DEVELOPPEMENT DE SPODOPTERA EXIGUA

HANCIAUX NOE

**TRAVAIL DE FIN D'ETUDES PRESENTE EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLOME DE
MASTER BIOINGENIEUR EN SCIENCES ET TECHNOLOGIES DE L'ENVIRONNEMENT**

ANNEE ACADEMIQUE 2019-2020

PROMOTEUR: FRANCOIS VERHEGGEN

Résumé

Le silicium est un élément ubiquiste présent en abondantes quantités dans la croûte terrestre. Bien qu'ayant été dénigré par le passé, il est désormais considéré comme étant bénéfique pour les plantes en raison de son rôle dans la résistance à divers stress abiotiques et biotiques. Le silicium confère une barrière mécanique à la plante en rigidifiant les tissus végétaux et provoque également des changements nutritionnels et biochimiques qui améliorent les défenses des plantes face aux insectes phytophages. En augmentant ses teneurs dans des plants de *Zea mays* cultivés en hydroponie, le but de ce travail est de déterminer, dans un premier temps, si l'accumulation du silicium dans la plante impacte le comportement et le développement de *Spodoptera exigua*, un insecte ravageur cosmopolite. Dans un deuxième temps, l'apport de quantités contrastées en silicium aux plantes permet de vérifier si un écart minimal en termes de teneurs en silicium est nécessaire pour induire des perturbations à l'insecte. Les résultats montrent que le silicium provoque des modifications de comportement pour les larves au cinquième stade, celles-ci préférant consommer des feuilles qui en sont dépourvues. La conversion en masse corporelle est moins efficace et la quantité de fèces est moins importante lorsque la matière végétale est enrichie en silicium. Ceci provoque une réduction de la croissance des larves, retarde leur nymphose et augmente la mortalité des premiers stades larvaires. Enfin, il s'avère que certains paramètres (taux de mortalité et durée des stades larvaire) ne sont pas modifiés lorsque le silicium n'est pas apporté en quantités suffisantes, soulignant ainsi l'importance de la qualité de l'enrichissement sur les défenses des plantes.

Abstract

Silicon is an ubiquitous element present in abundant quantities in the terrestrial crust. Though denied by agronomists in the past, it is nowadays deemed as a beneficial element for plants due to its role in the resistance of numerous abiotic and biotic stresses. Silicon acts as a physical barrier by enhancing the rigidity of the plant tissues and induces nutritional and biochemical changes fostering defences against phytophagous insects. The first goal of this work is to evaluate if the accumulation of silicon impacts the behaviour and development of *Spodoptera exigua*, a cosmopolite pest, by raising silicon contents in *Zea mays* plants. Secondly, the administration of several contrasting quantities of silicon to plants allow us to check if a minimal difference in terms of silicon contents is needed to induce development perturbations to the insect. The results show that silicon modifies the behaviour of fifth-instar larvae which prefers to consume silicon-deprived leaves. The food conversion into body mass is less efficient and the quantity of frass is lower when the leaves are rich in silicon. This hampers the growth of the larvae, delays their nymphosis and raises the mortality rate of first-instar larvae. At last, it turns out that some parameters (mortality rate and duration of larval stages) are not modified when silicon is brought to plants in insufficient quantities, underlining the importance of enrichment quality on plant defences.

Remerciements

Tout d'abord, je voudrais remercier François Verheggen pour ses nombreux conseils et sa confiance. Merci aussi à Jean-Thomas Cornélis, Félix de Tombeur, Emilie Marit, Yves Brostaux et toutes les autres personnes qui m'ont aidé durant la durée de mon TFE.

Je souhaite également remercier Clément, Rémi, Chloé, Solène et Antoine ainsi que toute l'équipe du service entomologique du TERRA pour leur sympathie et de m'avoir si bien accueilli. Promis, un jour, je vous paierai cette tournée que vous voulez si désespérément.

Un immense merci à Nicolas Leroy de m'avoir accompagné et aidé durant les bons et les moins bons moments de ce TFE si particulier. Ta bonne humeur et ton humour vont beaucoup me manquer. J'espère avoir enrichi ta culture youtube de façon qualitative (j'en suis sûr en fait). Toutes ces journées passées avec toi resteront gravées longtemps dans ma mémoire et je te souhaite tout le meilleur.

Merci à mes collègues TFistes Laurent, Nicolas et Pauline pour avoir partagé nos moments d'espoir et de désarroi autour d'un café ou d'un sudoku.

Merci également à ma famille pour leur intérêt pour mon sujet de TFE et leur soutien sans faille tout au long de mes études.

Enfin, pour avoir été mes amis et m'avoir supporté pendant toutes ces années, merci à Guillaume, Florian, Julien-Student, Lucas Sven, Laurent, Laurie et Killian.

Table des matières

| | |
|--|----------|
| I. Introduction..... | 1 |
| 1. Le silicium (Si)..... | 1 |
| 1.1. Stocks de Si | 1 |
| 1.2. Cycle biogéochimique du Si et rôle dans l'écosystème global | 1 |
| 1.3. Importance du Si en agriculture | 3 |
| 2. Le Si dans les plantes | 6 |
| 2.1. Absorption et transport | 6 |
| 2.2. Stockage | 8 |
| 3. Effets du Si sur les défenses des plantes | 10 |
| 3.1. Résistance aux stress abiotiques | 10 |
| 3.1.1. Sécheresse..... | 10 |
| 3.1.2. Salinité | 11 |
| 3.1.3. Toxicité aux éléments traces et à l'aluminium | 12 |
| 3.1.3.1. Aluminium (Al) | 13 |
| 3.1.3.2. Arsenic (As) | 13 |
| 3.1.3.3. Cadmium (Cd) | 14 |
| 3.1.3.4. Manganèse (Mn) | 14 |
| 3.1.3.5. Zinc (Zn) | 15 |
| 3.1.4. Déséquilibre en éléments essentiels | 15 |
| 3.1.5. Radiations UV..... | 17 |
| 3.2. Résistance aux stress biotiques | 17 |
| 3.2.1. Phytopathogènes..... | 18 |
| 3.2.2. Vertébrés herbivores | 19 |
| 4. Si et résistance des plantes aux insectes phytophages | 20 |
| 4.1. Mécanisme physique..... | 20 |
| 4.2. Mécanisme nutritionnel | 22 |
| 4.3. Mécanisme biochimique..... | 23 |
| 4.3.1. Voies de signalisation systémiques..... | 23 |
| 4.3.2. Emission de HIPVs..... | 25 |
| 5. Problématique des insectes phytophages du genre <i>Spodoptera</i> et utilisation d'un amendement en Si pour contrôler l'infestation | 26 |

| | |
|--|-----------|
| 5.1. Description de <i>Spodoptera exigua</i> et moyens de lutte | 26 |
| 5.2. Utilisation du Si dans la lutte contre le genre <i>Spodoptera</i> | 28 |
| II. Objectifs | 30 |
| III. Matériel et méthodes | 31 |
| 1. Matériel biologique..... | 31 |
| 1.1. Culture de <i>Zea mays</i> | 31 |
| 1.2. Elevage de <i>Spodoptera exigua</i> | 32 |
| 2. Préparation de la solution d'acide monosilicique | 33 |
| 3. Dosage du Si végétal | 34 |
| 3.1. Calcination..... | 34 |
| 3.2. Fusion alcaline | 35 |
| 3.3. Analyse spectrométrique | 35 |
| 4. Analyses comportementales..... | 35 |
| 4.1. Si et préférence alimentaire..... | 35 |
| 4.2. Si et efficacité de l'alimentation..... | 36 |
| 4.3. Si et développement larvaire | 37 |
| 5. Analyse statistique des résultats | 38 |
| IV. Résultats | 39 |
| 1. Quantification des teneurs en Si dans les feuilles de maïs..... | 39 |
| 2. Influence du Si sur la préférence alimentaire de <i>Spodoptera exigua</i> | 39 |
| 3. Influence du Si sur l'efficacité de l'alimentation de <i>S. exigua</i> | 41 |
| 4. Influence du Si sur le développement larvaire de <i>S. exigua</i> | 43 |
| V. Discussion | 47 |
| VI. Conclusion et perspectives | 51 |

Table des figures

| | |
|--|----|
| Figure 1 – Cycle biogéochimique du Si (Struyf <i>et al.</i> , 2009)..... | 2 |
| Figure 2 – Résumé schématique du transport du Si à travers la plante (Yan <i>et al.</i> , 2018) | 8 |
| Figure 3 – Distribution des plantes accumulant le Si dans le règne végétal (Liang <i>et al.</i> , 2015) | 9 |
| Figure 4 – Formation d’une couche de silice protégeant la plante contre les pathogènes fongiques (Wang <i>et al.</i> , 2017) | 18 |
| Figure 5 – Photographies des mandibules de <i>Eldana saccharina</i> présentant des dommages limités (B) et intensifs (A) (Kvedaras <i>et al.</i> , 2009) | 21 |
| Figure 6 – Aire de répartition de <i>S. exigua</i> à travers le monde (CABI, 2019c) | 27 |
| Figure 7 – Plants de maïs cultivés en hydroponie | 31 |
| Figure 8 – Elevage de <i>S. exigua</i> | 33 |
| Figure 9 – Régénération de la résine..... | 34 |
| Figure 10 – Disposition des feuilles de maïs lors de l’expérimentation sur la préférence alimentaire de <i>S. exigua</i> | 35 |
| Figure 11 – Dispositif de l’expérimentation sur l’efficacité de l’alimentation de <i>S. exigua</i> | 37 |
| Figure 12 – Larve (A) et nymphe (B) de <i>S. exigua</i> sur papier millimétré..... | 38 |
| Figure 13 – Distribution des teneurs en Si dans les feuilles de maïs en fonction des modalités en Si dans l’hydroponie..... | 39 |
| Figure 14 – Consommations foliaires des larves de <i>S. exigua</i> de troisième stade pour chaque modalité contrastée d’apport en Si en hydroponie | 40 |
| Figure 15 – Consommations foliaires des larves de <i>S. exigua</i> de cinquième stade pour chaque modalité contrastée d’apport en Si en hydroponie | 40 |
| Figure 16 – RGR des larves de <i>S. exigua</i> pour chaque modalité contrastée d’apport en Si en hydroponie | 41 |
| Figure 17 – RC des larves de <i>S. exigua</i> pour chaque modalité contrastée d’apport en Si en hydroponie | 42 |

| | |
|--|----|
| Figure 18 – Masse fraîche des fèces rejetées par les larves de <i>S. exigua</i> pour chaque modalité contrastée d'apport en Si en hydroponie | 43 |
| Figure 19 – Taux de croissance journalier des larves de <i>S. exigua</i> pour chaque modalité contrastée d'apport en Si en hydroponie..... | 44 |
| Figure 20 – Evolution moyenne de la taille des larves de <i>S. exigua</i> en fonction des modalités en Si .. | 44 |
| Figure 21 – Courbes de survie des larves de <i>S. exigua</i> en fonction des modalités en Si | 46 |

Table des tableaux

| | |
|---|----|
| Tableau 1 – Liste des différents amendements en Si et leurs effets sur différentes espèces de plantes | 4 |
| Tableau 2 – Localisation des transporteurs spécifiques au Si chez plusieurs espèces de plantes..... | 6 |
| Tableau 3 – Comparaison des effets des amendements en Si sur les teneurs en N et P dans le riz | 22 |
| Tableau 4 – Composition de la solution nutritive | 31 |
| Tableau 5 – Volume de H_4SiO_4 ajouté pour chaque modalité..... | 32 |
| Tableau 6 – Durée et température des paliers de la fusion alcaline..... | 34 |
| Tableau 7 – Etude de sensibilité du logiciel <i>ImageJ</i> | 36 |
| Tableau 8 – Nombre et modalité des feuilles non consommées par les larves de <i>S. exigua</i> au troisième (III) et cinquième stade (V) | 41 |
| Tableau 9 – Durée des stades et du développement larvaire complet de <i>S. exigua</i> (jours) | 45 |
| Tableau 10 – Poids et <i>sex ratio</i> des nymphes de <i>S. exigua</i> | 45 |
| Tableau 11 – Taux de mortalité de <i>S. exigua</i> par stade de développement (%) | 46 |

I. Introduction

1. Le silicium (Si)

1.1. Stocks de Si

Après l'oxygène (O), le silicium (Si) est le deuxième élément le plus présent dans la croûte terrestre et en constitue 28% de sa composition minéralogique (Wedepohl, 1995). Cet élément tétravalent n'est jamais trouvé seul et se combine avec l'O pour former des oxydes ou des ions silicates, ces derniers étant à la base des minéraux argileux (kaolinite, vermiculite, smectites...) (Richmond & Sussman, 2003 ; Ma *et al.*, 2011). Il existe plusieurs stocks de Si sur Terre : le stock minéralogique, le stock biodisponible et le stock biogénique. Le stock minéralogique est le plus important ; plus de 95% du volume de la croûte terrestre est constitué de quartz (SiO_2) et de quelques minéraux silicatés comme les feldspaths (Liebau, 1985). Cependant, le Si reste un élément inerte et très insoluble et, par conséquent, très peu biodisponible (Savant *et al.*, 1999).

Le stock biodisponible de Si correspond à l'ensemble des molécules contenant du Si qui peuvent être présentes dans la solution et qui sont, par conséquent, assimilables par les agents biologiques. Malgré le fait que le Si peut se présenter dans la solution du sol sous différentes formes – acides mono- et polysiliciques, composés siliciques organiques (Matichenkov & Calvert, 2002) –, le stock de Si biodisponible n'est composé que d'une seule molécule complètement hydrosoluble et assimilable par les organismes biologiques ; l'acide monosilicique H_4SiO_4 (aussi appelé acide orthosilicique) (Jones & Handreck, 1967 ; Villegas *et al.*, 2017). Cet acide monosilicique provient du mécanisme d'altération des silicates par le CO_2 (Struyf *et al.*, 2009). L'altération est contrôlée par plusieurs facteurs comme la nature du sol et son état d'altération, le climat (température et précipitations), le temps de résidence de l'eau interstitielle, la taille des particules et la présence de végétation (Alexandre *et al.*, 1997 ; Sommer *et al.*, 2006 ; Henriot *et al.*, 2008 ; Struyf *et al.*, 2009). La concentration d'acide monosilicique dans la solution du sol varie généralement entre 0,1 et 0,6 mM (Epstein, 1994).

Le stock biogénique de Si correspond aux formes sous lesquelles cet élément se trouve lorsqu'il est présent dans les organismes biologiques. Presque tous les sols contiennent au moins 2 à 3% de Si biogénique (Clarke, 2003). Dans le règne animal, le Si peut être retrouvé principalement dans les spicules des éponges (Clarke, 2003). Certaines bactéries (amibes, diatomées) en contiennent également. L'importance des amibes dans le cycle du Si est non négligeable car elles peuvent recycler autant de Si que les végétaux en une année (Puppe *et al.*, 2015). Les diatomées sont des microalgues aussi bien terrestres que marines et jouent un rôle important dans le cycle du Si dans les océans (Yool & Tyrrell, 2003).

Chez les végétaux, le Si précipite dans les racines, les branches et les aiguilles sous forme de grains d'opale ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$), appelés phytolithes lorsqu'ils dépassent 5 μm de diamètre (Sommer *et al.*, 2006). La teneur en Si des plantes varie largement selon l'espèce et constitue entre 0,1 et 10% de la matière sèche (Epstein, 1999 ; Richmond & Sussman, 2003). Lorsque la plante meurt, elle restitue les phytolithes au sol où ceux-ci s'y dissolvent (Alexandre *et al.*, 1997 ; Farmer *et al.*, 2005). Les plantes sont donc des puits de Si en le prélevant dans le sol mais sont également des sources de Si lors de leur décomposition (Cornélis & Delvaux, 2016). Alexandre *et al.* (1997) ont estimé que, lors de leur dissolution, les phytolithes peuvent rejeter deux fois plus de Si que l'altération des silicates.

1.2. Cycle biogéochimique du Si et rôle dans l'écosystème global

La **Figure 1** montre un schéma synthétique du cycle biogéochimique du Si. Le stock de Si soluble qui circule dans les écosystèmes terrestres peut être jusqu'à dix fois supérieur aux quantités qui sont

mobilisées par l'altération de la croûte terrestre (60 à 200 Tmoles de Si/an contre 19 à 46 Tmoles de Si/an) (Conley, 2002 ; Hilley & Porder, 2008). Les flux de Si des écosystèmes terrestres vers les océans sont entretenus par deux vecteurs différents ; le réseau fluvial et les vents (0,5 Tmoles de Si/an). En prenant en compte l'altération des fonds marins et l'apport en Si par les sources hydrothermales sous-marines, le transport fluvial est responsable de 80% du Si acheminé vers les océans (Tréguer *et al.*, 1995 ; Conley, 2002). Le transport fluvial, l'altération des fonds marins et les sources hydrothermales fournissent ensemble 6 Tmoles de Si/an (Struyf *et al.*, 2009).

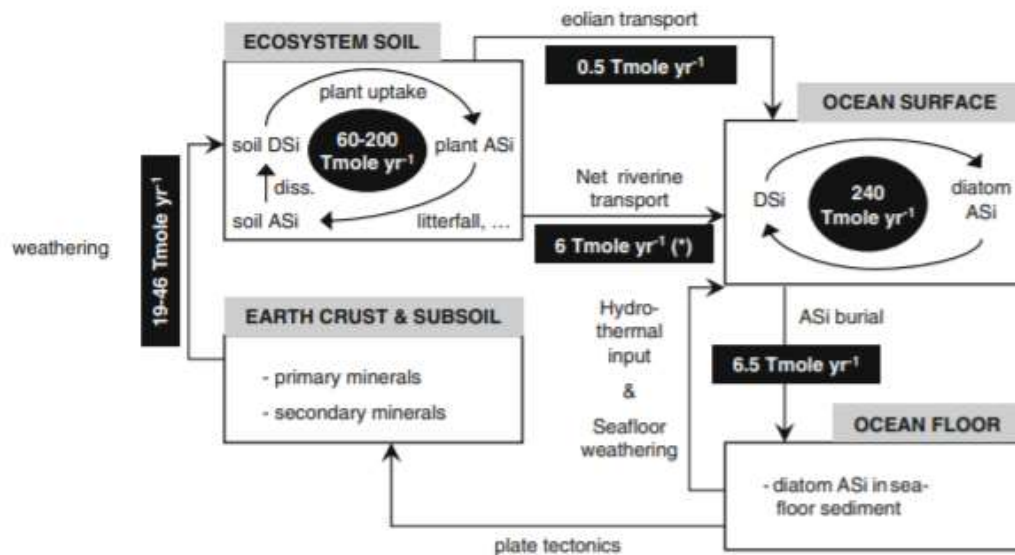


Figure 1 : Cycle biogéochimique du Si (Struyf *et al.*, 2009)

Le Si est intimement lié au cycle du carbone (C) et ce, par le biais de 2 phénomènes principaux. Le premier est lié aux processus d'altération des minéraux de la croûte terrestre. Cette altération nécessite l'apport de CO₂ atmosphérique, provoquant ainsi la production d'ions HCO₃⁻ (Sommer *et al.*, 2006). Ces ions sont ensuite transportés par voie fluviale vers les écosystèmes marins et stockés sous forme de carbonates (Kump *et al.*, 2000). Le Si peut ainsi servir de tampon à l'augmentation des concentrations de CO₂ atmosphérique en intensifiant l'altération des silicates (Andrews & Schlesinger, 2001). Une étude menée par Moon *et al.* (2014) a estimé que l'altération des silicates consommerait 11,93e¹² moles de CO₂ par an, ce qui correspond à 0,14 Gt de C consommé par an, des chiffres inférieurs à ceux calculés par Hartmann *et al.* (2010) (0,26 Gt C/an).

Le deuxième lien entre le cycle du Si et le cycle du C concerne l'approvisionnement en Si dans les océans. Les diatomées jouent un rôle majeur sur la régulation de la concentration en Si soluble en l'accumulant dans leur frustule (Struyf *et al.*, 2009). Le Si est indispensable pour le métabolisme de ces êtres unicellulaires. Il régule la croissance et la reproduction des cellules et intervient notamment dans la synthèse de l'ADN et de la chlorophylle (Reimann *et al.*, 1966 ; Azam *et al.*, 1974). Comme ces diatomées sont également responsables de 40% de la séquestration de C dans les océans (Tréguer *et al.*, 1995), les apports de Si vers les océans sont par conséquent primordiaux dans l'élimination du C atmosphérique (Sommer *et al.*, 2006).

Ces flux de Si entre les écosystèmes terrestres et les océans ne sont pas constants dans le temps et peuvent fluctuer. La déforestation et les changements d'utilisation du sol causés par l'homme sont des facteurs qui peuvent avoir des conséquences non négligeables sur le cycle du Si, bien que leurs effets restent peu connus (Conley, 2002). Une étude par Struyf *et al.* (2010) a néanmoins apporté un début de réponse à ce sujet en modélisant les effets de la déforestation sur les flux de Si vers le réseau fluvial.

Les perturbations causées par la déforestation provoquent la déplétion du stock de Si du sol et affectent négativement les flux de Si vers les rivières, ceux-ci étant deux à trois fois moins importants. Le dépôt du Si au niveau des barrages et dans les sédiments d'eutrophisation sont d'autres facteurs qui peuvent perturber l'alimentation des océans en Si (Humborg *et al.*, 1997 ; Struyf *et al.*, 2007a).

Parallèlement, une étude récente menée par Gewirtzam *et al.* (2019) a étudié l'impact potentiel de l'augmentation des températures sur le cycle du Si dans des forêts tempérées. En augmentant la température du sol de 5°C sur une période de 15 ans, cette étude a montré une accélération globale du cycle du Si. Les plantes absorbent de plus grandes quantités de Si et la concentration en Si biogénique dans le sol augmente car la décomposition de la litière forestière est favorisée. Ce phénomène pourrait avoir des effets sur les flux de Si vers les océans, cette théorie devant être confirmée par de prochaines études.

1.3. Importance du Si en agriculture

Les premières traces de l'utilisation de Si dans l'agriculture en Europe remontent au Moyen Âge. Les agriculteurs de l'époque se servaient de scories, sous-produits de l'industrie métallurgique riches en fer (Fe), phosphore (P) et Si, pour fertiliser les champs (Liang *et al.*, 2015). Néanmoins, dans la deuxième moitié du XIX^{ème} siècle, le Si ne reçut pas la même attention que le potassium (K) ou le P de la part des scientifiques parce qu'il n'était pas considéré comme un élément indispensable pour la croissance et le développement des plantes (Sachs, 1865).

En 1999, Epstein classait le Si en tant qu'élément « quasi-essentiel » pour deux raisons. D'une part en raison de l'omniprésence du Si dans la composition des plantes et d'autre part, parce qu'une déficience en Si entraîne des perturbations dans leur croissance, leur reproduction ou leur viabilité. Actuellement, l'IPNI (*International Plant Nutrition Institute*) considère le Si comme « une substance bénéfique » (IPNI, 2015). Ma (2004) et Liang *et al.* (2015) suggèrent même de considérer le Si comme un élément essentiel sur base de la nouvelle définition d'Epstein & Bloom (2003). Celle-ci stipule qu'un élément est essentiel lorsqu'il satisfait au moins une des deux conditions suivantes :

1. L'élément fait partie d'une molécule intrinsèque à la structure ou au métabolisme de la plante.
2. La plante carencée en cet élément peut être fortement perturbée dans sa croissance, son développement ou ses chances de reproduction en comparaison avec des plantes présentant une carence plus faible.

L'apparition de symptômes indiquant des carences en Si chez les plantes est peu fréquente, que ce soit dans les écosystèmes naturels ou dans les agrosystèmes (Hodson *et al.*, 2005). Néanmoins, la verse des cultures céréalières et une plus grande sensibilité des plantes aux maladies et aux insectes ravageurs peuvent servir d'indicateurs d'une faible biodisponibilité en Si (Heckman, 2013). Dans les systèmes agricoles, la disparition du Si disponible pour les plantes peut être attribuable à la fois à l'exportation de la matière végétale mais également à l'utilisation massive de fertilisants chimiques (Haynes, 2014). Il est estimé que 300 kg de Si/ha et 500 kg de Si/ha sont retirés du sol chaque année par les cultures de canne à sucre et de riz, respectivement (Meyer & Keeping, 2001 ; Makabe *et al.*, 2009). Ce phénomène pourrait causer des baisses de rendements pour ces plantes, des amendements étant nécessaires pour assurer une production suffisante (Savant *et al.*, 1997 ; Ma & Yamaji, 2006).

De plus en plus de preuves scientifiques tendent à valider les bienfaits d'un apport de Si sur les rendements de nombreuses plantes cultivées. La littérature référence l'existence de plusieurs amendements en Si qui ont eu des effets positifs sur la production de biomasse et divers aspects physiologiques de la plante. A titre d'exemple, le Si est un élément essentiel pour le développement normal de la photosynthèse car il favorise la synthèse de chlorophylle (Isa *et al.*, 2010).

Le Si offre également un support à la croissance des plantes. La problématique de la verse peut occasionner des chutes importantes de rendement lorsque les plantes sont confrontées à des vents violents (Ma, 2004). Les racines primaires jouent une part active dans la résistance à la verse chez les plantes et la prise racinaire de Si pourrait augmenter leur résistance mécanique (Hochholdinger *et al.*, 2004 ; Mitani *et al.*, 2009a). Il a été prouvé que le Si agissait également dans les parties aériennes des plantes en se combinant à l'hémicellulose des parois cellulaires au niveau des feuilles et dans les conduits du xylème (Savant *et al.*, 1999 ; Dannon & Wydra, 2004 ; He *et al.*, 2015). La rigidité procurée par le Si renforce les tiges des plantes et les rend moins sensibles à la force des vents, les empêchant de fléchir (Epstein, 1999).

Les amendements étudiés comprennent les silicates de sodium (Na), de calcium (Ca) et de K, l'acide monosilicique, les nanoparticules de silice et l'utilisation de scories. Le **Tableau 1** reprend une liste non exhaustive d'études ayant évalué l'impact de divers types d'amendements en Si sur le développement de plantes cultivées. Des articles « *reviews* » plus complets à ce sujet sont disponibles dans la littérature (Tubana *et al.*, 2016 ; Artyszak, 2018).

Tableau 1 – Liste des différents amendements en Si et leurs effets sur différentes espèces de plantes (NS = effets non significatifs)

| Plante | Dose | Effets | Etude |
|--|-------------------------------|---|--------------------------------|
| Silicate de Ca | | | |
| Canne à sucre (<i>Saccharum officinarum</i>) | 7,1 tonne/ha | Rendement total (+ 23%) | Ross <i>et al.</i> (1974) |
| Canne à sucre | 60 kg/ha | Rendement (+ 6,9%) Diamètre de la tige (+ 5,0%) | Shen <i>et al.</i> (2019) |
| Maïs (<i>Zea mays</i>) | 100 mg/kg | Hauteur de la plante (+ 12%) Rendement en grains par plante (+ 16%) | Amin <i>et al.</i> (2018) |
| Riz (<i>Oryza sativa</i>) | 800 kg SiO ₂ /ha | Rendement en grains (+ 5,2%) | Malidareh (2011) |
| Silicate de K | | | |
| Blé (<i>Triticum aestivum</i>) | 12 kg/ha | Hauteur de la plante (+ 4,7%) Augmentation des rendements en paille et en grains Augmentation de la concentration en K dans les parties aériennes | Ahmad <i>et al.</i> (2016) |
| Sorgho (<i>Sorghum bicolor</i>) | 2mM ; 250mL/pot | Matière sèche des grains (+ 14%) Contenu en chlorophylle a et b (+ 9%) | Avila <i>et al.</i> (2019) |
| Sorgho | 5g/pot | Matière sèche racinaire et aérienne (NS) | Hattori <i>et al.</i> (2005) |
| Vigne (<i>Vitis vinifera</i>) | 2mM | Matière sèche aérienne (+ 10%) Contenu en chlorophylle (NS) | Qin <i>et al.</i> (2016) |
| Silicate de Na | | | |
| Blé | 6mM (application foliaire) | Poids de 1000 grains (+ 12%) Rendement en grains par plant (+ 11%) | Maghsoudi <i>et al.</i> (2016) |
| Maïs | 2mM | Matière sèche racinaire et aérienne (NS) Contenue en chlorophylle a et b (NS) | Kaya <i>et al.</i> (2006) |
| Pomme de terre (<i>Solanum tuberosum</i>) | 3,57mM ; 200mL/plant | Matière sèche racinaire et foliaire (NS) Matière sèche des tubercules (NS) | Vulavala <i>et al.</i> (2016) |

| | | | |
|---|---|---|-------------------------------------|
| Pomme de terre | 2000 ppm | Hauteur de la tige (+25%) Diamètre des tubercules (+ 352%) Diamètre des racines (+ 53%) | Soltani <i>et al.</i> (2018) |
| Acide monosilicique | | | |
| Colza (<i>Brassica napus</i>) | 1,44mM ; 750 L/ha | Augmentation du rendement total et du poids de 1000 grains Augmentation de la hauteur de la plante Meilleure résistance à la verse et solidité des siliques | Kuai <i>et al.</i> (2017) |
| Maïs | 2mM | Hauteur de la plante (+ 4,8%) Matière sèche racinaire et aérienne (NS) Rendement en grains (+ 11,3%) | Sirisuntornlak <i>et al.</i> (2020) |
| Riz | 4mL/L (application foliaire) | Hauteur de la plante (NS) Rendement en grains (+ 19,5%) | Prakash <i>et al.</i> (2011) |
| Riz | 2mM | Rendement total (+ 51%) Utilisation du N optimisée | Detmann <i>et al.</i> (2012) |
| Tomate (<i>Solanum lycopersicum</i>) | 108g/ha | Hauteur de la plante (+ 20%) Augmentation du diamètre de la tige principale | Olle & Schnug (2016) |
| Nano-silice | | | |
| Betterave sucrière (<i>Beta vulgaris</i>) | 230g/dm ³ ; 0,5dm ³ /ha | Rendement racinaire (+ 5,1%) Contenu racinaire en sucre (+ 3,1%) Contenu racinaire en K (+ 4,0%) | Hřivna <i>et al.</i> (2017) |
| Maïs | 20kg/ha | Hauteur de la tige (NS) Contenu en chlorophylle a (+ 176%) Matière sèche aérienne (NS) | Suriyaprabha <i>et al.</i> (2012) |
| Pomme de terre | 1000 ppm | Hauteur de la tige (NS) Diamètre des tubercules (+ 250%) Augmentation des concentrations en macronutriments (K et P) dans les tubercules | Soltani <i>et al.</i> (2018) |
| Pomme de terre | 1000 ppm | Augmentation du rendement en tubercules Contenu en chlorophylle a et b (+ 52%) | Kafi <i>et al.</i> (2019) |
| Scories | | | |
| Blé | 9 Mg/ha | Rendement (+ 25%) | White <i>et al.</i> (2017) |
| Canne à sucre | 220 g Si/kg ; 6,7 tonne/ha | Augmentation du rendement et du contenu en sucre | Raid <i>et al.</i> (1992) |
| Concombre (<i>Cucumis sativus</i>) | Non mentionné | Rendement (+ 13,7%) | Liang <i>et al.</i> (2015) |
| Maïs | Non mentionné | Rendement (+ 7,7%) | Liang <i>et al.</i> (2015) |
| Riz | 200 g Si/kg | Augmentation du rendement | Korndörfer <i>et al.</i> (2001) |
| Soja (<i>Glycine max</i>) | Non mentionné | Rendement (+ 11,0%) | Liang <i>et al.</i> (2015) |

2. Le Si dans les plantes

Toutes les plantes n'ont pas les mêmes affinités vis-à-vis du Si. Certains groupes peuvent le prélever de façon active, de façon passive ou même l'exclure de leurs tissus (Takahashi *et al.*, 1990). Le riz, la canne à sucre, l'orge (*Hordeum vulgare*), le maïs, le blé, le concombre, la banane (*Musa spp.*) ainsi que la majorité des monocotylédones dépendent de l'énergie pour puiser activement le Si (Barber & Shone, 1966 ; Takahashi *et al.*, 1990 ; Casey *et al.*, 2003 ; Liang *et al.*, 2005a ; 2006 ; Henriët *et al.*, 2006). Au contraire, les dicotylédones comme la fraise (*Fragaria vesca*) ou le citron (*Citrus lemon*) puisent passivement le Si (Takahashi *et al.*, 1990 ; Liang *et al.*, 2005a ; Mitani & Ma, 2005 ; Mvondo-She & Marais, 2019). Certaines plantes comme la tomate, le haricot (*Phaseolus vulgaris*) ou la fève (*Vicia faba*) sont non-accumulatrices et rejettent le Si hors de leurs tissus (Jones & Handreck, 1967 ; Takahashi *et al.*, 1990 ; Liang *et al.*, 2005a).

2.1. Absorption et transport

Lors de l'absorption de l'eau par la plante, celle-ci transfère le Si en solution dans les racines (Jones & Handreck, 1965). La présence de transporteurs spécifiques au prélèvement de Si a été repérée et caractérisée dans de nombreuses plantes, majoritairement des monocotylédones (riz, orge, maïs...) mais aussi chez certaines dicotylédones (concombre, pomme de terre) (Kaur & Greger, 2019). Le **Tableau 2** reprend une liste non exhaustive de ces plantes, la présence de transporteurs spécifiques au Si ayant également été observée chez le soja et le tabac (*Nicotiana tabacum*) (Deshmukh *et al.*, 2013 ; Zellner *et al.*, 2019 ; Sun *et al.*, 2020).

Tableau 2 – Localisation des transporteurs spécifiques au Si chez plusieurs espèces de plantes

| Plante | Transporteur (gène associé) | Localisation générale | Localisation au niveau subcellulaire | Référence |
|--------|-----------------------------|---|---|-----------------------------|
| Riz | Lsi1 (<i>OsLsi1</i>) | Racines | Côté distal des bandes de Caspari de l'endoderme et de l'exoderme (Figure 2C) | Ma <i>et al.</i> (2006) |
| | Lsi2 (<i>OsLsi2</i>) | Racines | Côté proximal des bandes de Caspari de l'endoderme et de l'exoderme (Figure 2C) | Ma <i>et al.</i> (2007a) |
| | | Parties aériennes (au niveau des nœuds) | Côté distal des cellules de la gaine du faisceau (Figure 2D) | Yamaji <i>et al.</i> (2015) |
| | Lsi3 (<i>OsLsi3</i>) | Parties aériennes (au niveau des nœuds) | Dans les cellules parenchymateuses de la gaine du faisceau (Figure 2D) | Yamaji <i>et al.</i> (2015) |
| | Lsi6 (<i>OsLsi6</i>) | Parties aériennes | Dans les cellules de transfert du xylème adjacentes aux vaisseaux des gaines et des | Yamaji <i>et al.</i> (2008) |

| | | | feuilles (Figure 2D, 2E) | |
|---|------------------------|---------------------|---|--------------------------------|
| Orge | Lsi1 (<i>HvLsi1</i>) | Racines | Côté distal des cellules épidermiques et corticales (Figure 2C) | Chiba <i>et al.</i> (2009) |
| | Lsi2 (<i>HvLsi2</i>) | Racines | Côté proximal des bandes de Caspari de l'endoderme (Figure 2C) | Mitani <i>et al.</i> (2009b) |
| | Lsi6 (<i>HvLsi6</i>) | Parties aériennes | Dans les cellules parenchymateuses du xylème adjacentes aux vaisseaux des feuilles et des gaines (Figure 2E) | Yamaji <i>et al.</i> (2012) |
| Maïs | Lsi1 (<i>ZmLsi1</i>) | Racines | Côté distal des cellules épidermiques et corticales (Figure 2C) | Mitani <i>et al.</i> (2009a) |
| | Lsi2 (<i>ZmLsi2</i>) | Racines | Côté proximal des bandes de Caspari de l'endoderme (Figure 2C) | Mitani <i>et al.</i> (2009b) |
| | Lsi6 (<i>ZmLsi6</i>) | Parties aériennes | Dans les cellules parenchymateuses du xylème adjacentes aux vaisseaux des feuilles et des gaines (Figure 2E) | Mitani <i>et al.</i> (2009a) |
| Blé | Lsi1 (<i>TaLsi1</i>) | Racines | Dans toutes les cellules racinaires | Montpetit <i>et al.</i> (2012) |
| Concombre | Lsi1 (<i>CsLsi1</i>) | Racines | Dans les cellules épidermiques, corticales et endodermiques | Sun <i>et al.</i> (2017) |
| | Lsi2 (<i>CsLsi2</i>) | Racines | Dans les cellules endodermiques | Sun <i>et al.</i> (2018) |
| Courge musquée (<i>Cucurbita moschata</i>) | Lsi1 (<i>CmLsi1</i>) | Racines | Dans toutes les cellules racinaires | Mitani <i>et al.</i> (2011) |
| Pomme de terre | Lsi1 (<i>StLsi1</i>) | Racines et feuilles | / | Vulavala <i>et al.</i> (2016) |
| | Lsi2 (<i>StLsi2</i>) | Toute la plante | / | |
| Tomate | Lsi1 (<i>SlLsi1</i>) | Racines | Dans toutes les cellules racinaires | Sun <i>et al.</i> (2020) |

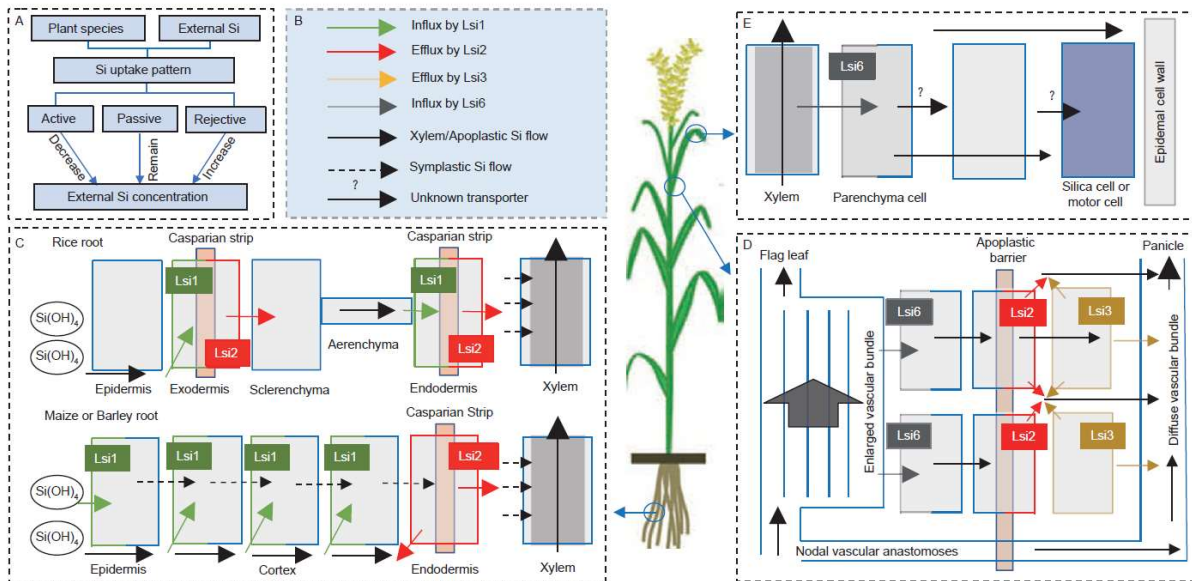


Figure 2 – Résumé schématique du transport du Si à travers la plante (Yan *et al.*, 2018)

Les transporteurs spécifiques du Si, Lsi1 et Lsi2, sont responsables respectivement de son entrée dans la racine et de sa sortie hors des cellules racinaires du xylème (**Figure 2C**). Lsi1 est donc un « *influx transporter* » qui appartient à la famille des aquaporines alors que Lsi2 est un « *efflux transporter* » et est composé de protéines transmembranaires (Deshmukh & Bélanger, 2016). Lsi1 transporte le Si passivement (diffusion) dans la racine principale et les racines secondaires (Ma *et al.*, 2006 ; Sakurai *et al.*, 2015). Lsi2 transporte le Si activement suivant un gradient de protons (Sakurai *et al.*, 2015).

Une fois dans la sève, le Si est acheminé dans la tige par le flux de transpiration (Ma *et al.*, 2011). Au niveau des nœuds, 3 autres transporteurs identifiés dans le riz par Yamaji *et al.* (2015) (Lsi2, Lsi3 et Lsi6) participent à sa distribution entre les panicules et les feuilles-étendards (**Figure 2D**). Lsi2 et Lsi3 sont des « *efflux transporters* » actifs qui sont respectivement situés dans la gaine du faisceau et dans les tissus parenchymateux. Lsi2 relargue une partie du Si hors des cellules de la gaine du faisceau tandis que Lsi3 distribue le Si dans le xylème qui alimente la panicule. A l'heure actuelle, ce système de transfert inter-vasculaire a été observé uniquement chez le riz.

Enfin, Lsi6 est un « *influx transporter* » passif de type aquaporine situé dans la cellule de transfert du xylème (Yamaji *et al.*, 2015). Son rôle est de transmettre le Si des tissus xylémiens vers les cellules parenchymateuses des gaines et des feuilles (**Figure 2D, 2E**) (Yamaji *et al.*, 2008). Outre le riz, l'orge et le maïs possèdent également le transporteur Lsi6 (**Tableau 2**). Les modalités du transport du Si du parenchyme vers l'épiderme des feuilles restent inconnues actuellement (Yan *et al.*, 2018).

2.2. Stockage

Comme énoncé précédemment, le Si peut précipiter dans les plantes sous forme de silice amorphe hydratée ($SiO_2 \cdot nH_2O$). Ces accumulations (phytolithes) se forment lorsque l'acide monosilicique se déshydrate à cause des flux transpiratoires. Il se polymérise naturellement lorsque sa concentration excède 2mM (Ma *et al.*, 2001 ; Clarke, 2003). Par la suite, cette silice ne peut plus être remise en solution au sein de la plante et n'est donc plus biodisponible (Handreck & Jones, 1968 ; Exley, 2009).

Ce Si biogénique s'accumule préférentiellement dans les parties aériennes des plantes (Lewin & Reimann, 1969). Dans le cas du riz, les plantes emmagasinent 90% du Si prélevé par les racines dans les parties supérieures (Ma & Takahashi, 2002). Les limbes foliaires, les spicules, les gaines foliaires et les épines font partie des endroits où le Si s'accumule le plus (Lewin & Reimann, 1969). Comme le Si

suit les flux transpiratoires, il est présent en plus grandes quantités à l'apex des plantes (Handreck & Jones, 1968). Le Si étant un élément immobile dans les plantes, il se retrouve également en grandes quantités dans les tissus les plus âgés (Ma & Yamaji, 2006).

Comme dit précédemment, la matière sèche des végétaux comprend entre 0,1 et 10% de Si (Epstein, 1999 ; Richmond & Sussman, 2003) mais des disparités importantes existent entre les plantes. Les Bryophyta et les Pteridophyta (Lycopsida et Equisetopsida) représentent les embranchements qui accumulent des grandes quantités de Si, *a contrario* des Gymnospermes (**Figure 3**) (Ma *et al.*, 2001 ; Ma & Takahashi, 2002)

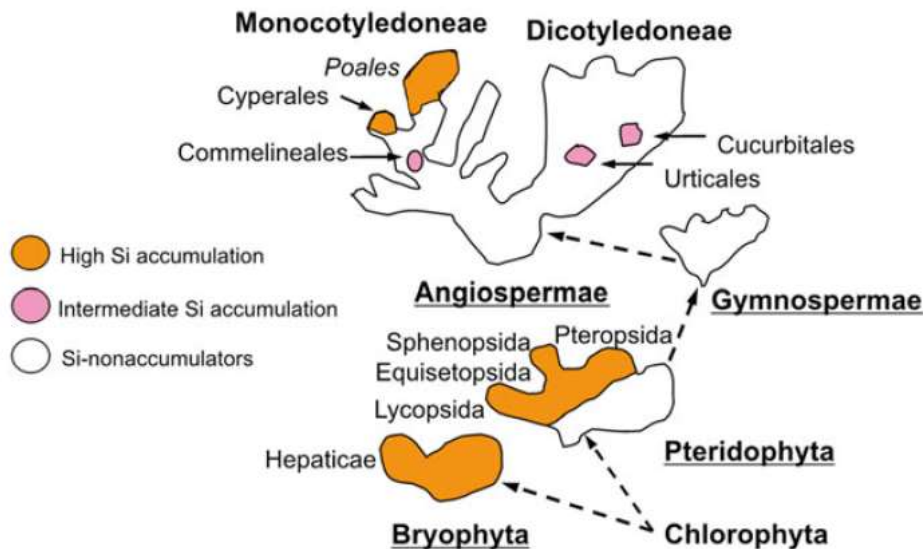


Figure 3 – Distribution des plantes accumulant le Si dans le règne végétal (Liang *et al.*, 2015)

Parmi les Angiospermes, les monocotylédones ont tendance à accumuler plus de Si que les dicotylédones (Richmond & Sussman, 2003). En outre, des différences d'aptitude à accumuler le Si existent au sein d'une espèce nonobstant le fait que celles-ci soient moins marquées que les variations entre différentes espèces (Liang *et al.*, 2015). Ainsi, différents cultivars de canne à sucre se distinguent par leur concentration en Si dans les parties aériennes, qui varient entre 6,4 et 10,2 mg de Si/g (Deren, 2001).

Trois groupes de plantes peuvent être distingués sur base de la teneur en Si présente dans la matière sèche aérienne (Conley, 2002 ; Ma & Takahashi, 2002)

1. Les plantes **hautement** accumulatrices (entre 10 et 15% de Si). Les Cyperaceae et les Poaceae des milieux humides tels que les roseaux (*Phragmites spp.*), le bambou (*Arundinaria gigantea*) ou le riz font partie de ce groupe (Struyf *et al.*, 2007b).
2. Les plantes **moyennement** accumulatrices (entre 1 et 3% de Si). Les représentants de ce groupe sont les Poaceae des milieux secs (avoine, seigle, blé) et quelques familles de dicotylédones comme les Crassulaceae, les Cucurbitaceae, les Fagaceae (*Fagus sylvatica* et *Quercus spp.*) ou les Urticaceae (Epstein, 1994 ; Hodson *et al.*, 2005).
3. Les plantes **non-accumultrices** (moins de 1% de Si). La majorité des dicotylédones se retrouvent dans ce groupe, ceux-ci dépassant rarement le seuil des 0,5% de Si. Parmi ceux-ci figurent notamment les Brassicaceae et les Fabaceae. Quelques monocotylédones (Asparagaceae et Arecaceae) font également partie des plantes non-accumultrices (Hodson *et al.*, 2005).

Une explication de ces disparités pourrait résider dans les transporteurs spécifiques au Si, leur absence ou leur moins grande densité ayant un impact négatif sur le contenu en Si (Deren, 2001 ; Mitani & Ma, 2005 ; Ma *et al.*, 2007b). Il en ressort en outre que le mode d'action des transporteurs est déterminant dans le maintien de niveaux en Si élevés. Le riz peut emmagasiner plus de Si que la tomate car le transport de l'élément dans le xylème est actif chez ce premier et passif chez la tomate (Mitani & Ma, 2005). Ce constat a été supporté par Sun *et al.* (2020) qui n'ont pas trouvé de « *efflux transporter* » Lsi2 fonctionnel chez la tomate.

L'aptitude des plantes à capter et accumuler le Si est fondamentale car une carence en Si ou un dysfonctionnement du réseau de transporteurs peut occasionner des effets négatifs sur les mécanismes de défenses des plantes induits par le Si. Ainsi, une étude menée par Lin *et al.* (2019) montre qu'un déficit de transporteurs Lsi1 chez le riz provoque une baisse de l'activité d'enzymes de défenses lorsque les plants sont infestés par *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera : Pyralidae), la plante étant alors plus susceptible au ravageur. Les résistances induites par le Si aux stress abiotiques et biotiques seront abordées dans le prochain chapitre.

3. Effets du Si sur les défenses des plantes

Les rôles du Si sur les défenses des plantes sont multiples et bien répertoriés par la communauté scientifique (Ma, 2004 ; Guntzer *et al.*, 2012 ; Liang *et al.*, 2015 ; Coskun *et al.*, 2016 ; Reynolds *et al.*, 2016). Le Si induit des modifications physiques et physiologiques aux plantes, engendrant une atténuation des effets néfastes d'un grand nombre de stress listés dans la suite de ce chapitre. Un des grands avantages du Si réside dans la faible dépense d'énergie requise pour incorporer le Si dans les tissus végétaux ; ce mécanisme est effectivement beaucoup moins énergivore que la synthèse de certains composés structuraux comme la lignine (Raven, 1983).

3.1. Résistance aux stress abiotiques

Le terme « stress abiotique » reprend un ensemble de perturbations d'origine physico-chimique causées par l'environnement des plantes. Il existe quatre grands mécanismes par lesquels le Si a démontré des effets positifs contre des perturbations d'origine abiotique (Cooke & Leishman, 2016) :

- I. Stimulation du système de réponse aux stress en augmentant la production d'antioxydants par la plante
- II. Liaison du Si à certains métaux toxiques dans les sols empêchant la plante de les puiser
- III. Modification du taux d'assimilation de composés toxiques par la plante
- IV. Modification de la localisation de composés métalliques dans la plante

Les mécanismes de résistance induits par le Si chez les plantes sont évoqués dans la suite de rapport pour cinq stress abiotiques distincts : ceux induits par la sécheresse, la salinité, la toxicité aux éléments traces, les déséquilibres en éléments essentiels et les radiations UV.

3.1.1. Sécheresse

La sécheresse est une problématique particulièrement préoccupante dans les régions arides et semi-arides, celles-ci couvrant environ 30% des surfaces arables du globe (Coskun *et al.*, 2016). En raison du changement des régimes de précipitations à travers le monde causé par le dérèglement climatique, ces épisodes de sécheresse sont amenés à être plus fréquents dans les prochaines années (IPCC, 2014). En plus de provoquer la déshydratation des cellules végétales, le manque d'eau favorise la synthèse de dérivés réactifs de l'oxygène (DRO) comme le peroxyde d'hydrogène (H₂O₂) qui perturbent la croissance et le développement des plantes (Ahmad *et al.*, 2016). Le processus de photosynthèse peut

être fortement entravé par la sécheresse à cause, notamment, de la fermeture des stomates qui interrompt le flux de transpiration (Farooq *et al.*, 2009 ; Ashraf & Harris, 2013).

Maintien de la photosynthèse et de la croissance

Le Si est un élément bénéfique pour la plante lorsque les ressources en eau viennent à manquer. Ainsi, la photosynthèse de plants de sorgho, de blé, de riz et de maïs est maintenue et stimulée après administration de Si (Gong *et al.*, 2005 ; Hattori *et al.*, 2005 ; Chen *et al.*, 2011). Pour ce faire, le Si intervient sur des facteurs stomatiques (augmentation de la conductance des stomates) mais aussi non-stomatiques (taux d'assimilation du CO₂ aux chloroplastes) (Gong *et al.*, 2005).

Les bienfaits d'un apport en Si comprennent en outre une reprise de la croissance racinaire qui est entravée lorsque l'eau est une ressource limitante. Cet effet, en plus de l'accumulation de la matière sèche dans les racines, a été prouvée pour le sorgho et le riz (Hattori *et al.*, 2005 ; Chen *et al.*, 2011) mais n'a été décelée ni chez le blé ni le tournesol (*Helianthus annuus*) (Gunes *et al.*, 2008 ; Pei *et al.*, 2010).

Optimisation de la rétention et de l'utilisation de l'eau

Une utilisation de l'eau plus efficace est primordiale pour la plante pour limiter ses pertes en eau. L'ajout d'acide monosilicique à des plants de maïs soumis à un stress hydrique réduit leur consommation d'eau en produisant plus de biomasse par litre d'eau transpirée (Gao *et al.*, 2005). Des résultats similaires ont également été obtenus pour des plants de concombre et de tomate (Ma *et al.*, 2004 ; Shi *et al.*, 2016). Les pertes d'eau par évapotranspiration sont limitées par la production de feuilles plus larges et épaisses qui résultent du dépôt de Si sous la cuticule (Hattori *et al.*, 2005).

Le Si agit sur la transpiration des plants sous stress hydriques, avec des résultats différents selon l'espèce. Dans des conditions de stress hydrique, le Si catalyse le phénomène de transpiration pour le riz, le blé et le sorgho (Gong *et al.*, 2005 ; Hattori *et al.*, 2005 ; Chen *et al.*, 2011) alors qu'il a l'effet opposé sur des plants de maïs (Gao *et al.*, 2006 ; Amin *et al.*, 2018). En revanche, le Si ne montre pas d'effet sur la transpiration du concombre (Ma *et al.*, 2004). Il semblerait que les différences de stratégies d'absorption et d'utilisation de l'eau soient les causes de telles divergences interspécifiques (Coskun *et al.*, 2016).

Stimulation des défenses antioxydantes

Un des mécanismes de défense des plantes contre un déficit en eau est d'augmenter la concentration en ions K⁺ dans les tissus car il entrave la production de DRO (Cakmak, 2005) et augmente la résistance des plantes aux stress hydriques (Asgharipour & Heidari, 2011). L'ajout de Si sous forme de silicate de K favorise ce phénomène en augmentant sa concentration de 14,4% dans des plants de blé subissant un stress hydrique (Ahmad *et al.*, 2016). Parallèlement, l'activité d'enzymes antioxydantes est stimulée concomitamment avec une diminution la concentration de H₂O₂ dans des plants de soja et de blé (Gong *et al.*, 2005 ; Shen *et al.*, 2010).

3.1.2. Salinité

Presque la moitié des terres cultivées (environ 800 millions d'hectares) est sujette à une accumulation de sels dans le sol alors que ceux-ci produisent environ un tiers des réserves nutritives mondiales (Rengasamy, 2010 ; Coskun *et al.*, 2016). Les conséquences de la salinité sur les plantes partagent de nombreuses similitudes avec celles provoquées par la sécheresse (production de DRO, inhibition de la photosynthèse...) (Ashraf & Harris, 2013). La salinité entrave gravement la prise d'eau racinaire par la plante et cause des perturbations au niveau de la croissance des parties aériennes (Munns, 2002). Enfin, une concentration trop élevée en sels peut se révéler toxique pour les plantes, en particulier dans les tissus les plus âgés où ils s'accumulent préférentiellement (Munns & Tester, 2008).

Photosynthèse et croissance

Un très grand nombre d'études ont souligné les effets positifs du Si sur la croissance et le maintien de la photosynthèse. Des plants d'orge soumis à un stress salin voient les effets néfastes du sel sur le taux d'assimilation du CO₂ être atténués après ajout de Si (Liang *et al.*, 1996). Le Si contrebalance la réduction de la croissance de plants de riz sous stress salin en développant le taux d'assimilation du CO₂ et la conductance stomatique (Yeo *et al.*, 1999). La croissance, le rendement et les contenus en chlorophylle a et b atteignent des valeurs élevées dans le blé sous stress salin après ajout de Si (Tahir *et al.*, 2006 ; Tuna *et al.*, 2008). L'utilisation de nanoparticules de silicate de Na sur des plants de pomme de terre sous stress salin n'a pas montré d'effet positif sur l'activité photosynthétique mais a engendré une augmentation significative du contenu en caroténoïdes (Kafi *et al.*, 2019). Les effets du Si sur la croissance et l'activité photosynthétique ont également été observés sur des plantes non-accumulatrices comme le haricot et la tomate (Al-Aghabary *et al.*, 2005 ; Zuccarini, 2008).

Transport et distribution des sels

En précipitant sous forme de phytolithes dans l'apoplasme des racines, le Si réduit la pénétration du Na⁺ dans le symplasme et son transport vers les parties aériennes des plantes via le flux de transpiration (Saqib *et al.*, 2008). Des études menées sur des plants de blé ont montré que le Si favorisait la complexation du Na⁺ aux parois cellulaires diminuant ainsi son transport vers les parties supérieures (Ahmad *et al.*, 1992 ; Saqib *et al.*, 2008).

Dans le riz, le Si stimule l'activation de gènes liés à la production de lignine et de subérine, ces substances formant une barrière physique contre le transfert apoplastique de Na⁺ (Fleck *et al.*, 2011 ; Krishnamurthy *et al.*, 2011). Le Si peut agir directement en se déposant dans les bandes de Caspari ; il réduit alors la translocation des ions Na⁺ et chlorure (Cl⁻) tout en augmentant paradoxalement le phénomène de transpiration et la conductance stomatique (Gong *et al.*, 2006 ; Shi *et al.*, 2013). Ce constat semble indiquer que le Si ne provoque pas de réduction de la transpiration mais bloque plutôt la transmission apoplastique (« *transpirational bypass flow* ») des sels dans la racine (Gong *et al.*, 2006 ; Shi *et al.*, 2013).

Le Si peut également atténuer les effets néfastes d'un excès d'ions Na⁺ en maintenant des concentrations élevées en K⁺ (Tahir *et al.*, 2006), ce dernier étant un agent osmotique important dans le transport de l'eau dans la plante et pour le fonctionnement normal des cellules végétales (Dolan & Davies, 2004).

Réponses antioxydantes

Un dernier mécanisme induit par le Si dans des plantes soumis à un stress salin est la diminution de la concentration de certains DRO. A titre d'exemple, le Si diminue la concentration de MDA (malondialdéhyde), produit par la peroxydation des lipides, dans des plants d'orge, de maïs et de vigne (Liang *et al.*, 2003 ; Moussa, 2006 ; Soylemezoglu *et al.*, 2009). Le Si agit aussi positivement sur l'activité d'enzymes antioxydantes sur des plants d'orge, de tomate et de concombre (Liang *et al.*, 2003 ; Zhu *et al.*, 2004 ; Al-Aghabary *et al.*, 2005) et préserve de la sorte l'intégrité des membranes cellulaires.

3.1.3. Toxicité aux éléments traces et à l'aluminium

Les éléments traces sont des éléments qui sont présents en très faibles concentrations dans les agroécosystèmes (de l'ordre du mg/kg) et qui constituent individuellement moins de 0,1% de la croûte terrestre (Baize, 1997 ; He *et al.*, 2005). Si certains sont considérés comme contaminants (plomb, cadmium...), d'autres sont néanmoins indispensables pour le développement des plantes (He *et al.*, 2005). Ces éléments sont le bore (B), le chlore (Cl), le cuivre (Cu), le Fe, le manganèse (Mn), le molybdène (Mo), le nickel (Ni) et le zinc (Zn) et sont considérés comme des micronutriments (Alloway, 2008). Ils peuvent cependant devenir toxiques lorsqu'ils dépassent un certain seuil de concentration

(Alloway, 2008). Le rejet de déchets industriels et un usage abusif de fertilisants chimiques ont provoqué un rejet important de ces éléments toxiques dans l'environnement dans de nombreuses régions du monde (Wu *et al.*, 2013). Une fois dépassé le seuil de toxicité, ces éléments occasionnent des perturbations physiologiques majeures telles que l'inhibition de la photosynthèse, la réduction de la production de biomasse ou la perturbation des membranes cellulaires (Guntzer *et al.*, 2012).

Le Si peut réguler l'absorption de plusieurs de ces éléments et rendre les plantes plus tolérantes en modifiant la plasticité d'absorption racinaire des éléments cités (Hodge, 2004). Dans le cas de la résistance aux stress métalliques, deux grandes catégories de mécanismes sont reconnues : les mécanismes se déroulant dans la matrice du sol (*ex planta*) et ceux se produisant dans les tissus végétaux (*in planta*) (Liang *et al.*, 2015).

3.1.3.1. Aluminium (Al)

En excès dans le sol, l'Al inhibe la croissance racinaire (Ryan *et al.*, 1993) et est un facteur limitant pour la productivité des cultures des régions tropicales et subtropicales, en raison de l'acidité des sols de ces régions (Shen *et al.*, 2014).

Le Si a démontré des effets positifs sur la croissance racinaire pour certaines cultures mais ces effets sont fortement dépendants du mode d'application du traitement en Si et de la variété utilisée (Kidd *et al.*, 2001 ; de Freitas *et al.*, 2017).

Mécanismes *ex planta*

Le Si pourrait diminuer la prise racinaire de l'Al par la plante en se combinant avec celui-ci dans le sol et former ainsi des aluminosilicates inertes. Cela aurait pour effet de diminuer la concentration d'Al biodisponible dans le sol (Ma *et al.*, 1997 ; Liang *et al.*, 2007). Le Si pourrait également stimuler la production d'exsudats phénoliques par les racines qui chélateraient avec l'Al dans la solution du sol. Des plants de maïs amendés en Si relarguent 15 fois plus de ces exsudats que des plants non traités (Kidd *et al.*, 2001). Néanmoins, des résultats contradictoires ont été reportés par Wang *et al.* (2004) qui n'a pas remarqué d'effet significatif du Si sur le relargage de composés phénoliques.

Mécanismes *in planta*

Des observations *in planta* ont mis en avant la formation de silicates d'hydroxy-aluminium faiblement solubles dans l'apoplasme des racines (Wang *et al.*, 2004) mais également dans les parois cellulaires (Hodson & Sangster, 1993 ; Cocker *et al.*, 1998a), réduisant la progression de l'Al dans la plante. Ce mécanisme expliquerait de la sorte la diminution de la concentration en Al dans les tissus aériens d'arachide (de Freitas *et al.*, 2017). La production de ces silicates d'hydroxy-aluminium serait favorisée par l'exsudation de malate dans les parois cellulaires (Cocker *et al.*, 1998b).

3.1.3.2. Arsenic (As)

L'As est un élément non-indispensable pour la croissance des plantes et figure parmi les éléments les plus cancérigènes pour l'homme (da Silva *et al.*, 2015). L'As inhibe le développement racinaire et peut causer des dommages importants sur la croissance et le pouvoir reproductif des plantes, engendrant des pertes conséquentes de rendement (Garg & Singla, 2011). L'As peut se présenter sous deux formes différentes dans les sols : l'arsénite (As(III)), prédominant dans les environnements anaérobiques, et l'arsénate (As(V)) dans les environnements aérobiques (Zhao *et al.*, 2010).

Une étude menée par da Silva *et al.* (2015) a montré des effets paradoxaux du Si sur des plants de maïs soumis à des concentrations toxiques en As. Bien que le contenu en chlorophylle ait augmenté, celui en As dans la plante augmente de façon significative dans ses parties aériennes. Ce phénomène pourrait résider dans le mode de transport de l'As vers la racine. En effet, l'As(III) utilise les mêmes canaux que le Si pour pénétrer dans les racines (Zhao *et al.*, 2010). D'autres études, cependant,

prétendent que l'ajout de Si provoque une diminution de la prise racinaire d'As de plants de riz soumis à d'importantes concentrations en As (Wu *et al.*, 2015). En appliquant le fertilisant, l'augmentation des concentrations de Si dans le sol entraîne l'augmentation du rapport Si/As et favorise de la sorte le prélèvement du Si par la plante au détriment de l'As (Syu *et al.*, 2016).

3.1.3.3. Cadmium (Cd)

Le Cd est un autre élément non-essentiel pour les plantes et qui peut devenir très toxique à de faibles concentrations (Imtiaz *et al.*, 2016). Des excès de Cd dans les plantes causent de nombreux dommages aux plants dont une diminution drastique du contenu en chlorophylle et une inhibition de la croissance (Feng *et al.*, 2010). Le Cd cause également la chlorose des feuilles, la production de DRO et affecte la morphologie des racines (Liang *et al.*, 2005b ; Finger-Teixeira *et al.*, 2010 ; Hossain *et al.*, 2010).

Le Si réduit de façon significative les effets néfastes du Cd sur la production de biomasse de plants de riz et diminue la concentration du polluant dans les parties aériennes (Shi *et al.*, 2005). Le Si allège également les symptômes de la toxicité du Cd sur des plants de maïs en augmentant la production de matière sèche qui était entravée par le Cd et en facilitant la croissance racinaire (Vaculík *et al.*, 2009). Cependant, l'ajout du Si a contribué à l'augmentation du contenu en Cd à la fois dans les racines et dans les parties supérieures des plants de maïs (da Cunha *et al.*, 2008). Cette étude stipule que cet effet est contrebalancé par la diminution de l'accumulation du Cd dans la plante à partir d'une certaine concentration en Si appliqué, probablement en raison d'une plus grande production en biomasse qui dilue les contenus en Cd. Ainsi, bien que les contenus en Cd dans la plante augmentent, sa concentration diminue (da Cunha *et al.*, 2008).

Mécanismes *ex planta*

Quelques études ont remarqué une diminution de la concentration en Cd biodisponible dans le sol après application du traitement en Si (Liang *et al.*, 2005b). Ce dernier aurait ainsi comme effet d'altérer la distribution du polluant dans le sol et de l'accumuler, notamment, dans la matière organique présente dans le sol (da Cunha *et al.*, 2008).

Mécanismes *in planta*

Le Si, en se déposant dans l'apoplasme des racines, forme une barrière physique contre la progression du Cd dans la plante et réduit ainsi l'accumulation du Cd dans les parties supérieures (Shi *et al.*, 2005). En outre, la production de bandes de Caspari et de subérine dans les racines est stimulée par l'ajout de Si dans des plants de maïs et bloquent le passage de Cd (Vaculík *et al.*, 2012). Il est également suggéré que le Si pourrait former des liaisons avec l'hémicellulose des parois végétales, ce qui favoriserait l'absorption de Cd sur ces parois (Liu *et al.*, 2013 ; Ma *et al.*, 2015).

Le Si stimule également l'activité d'enzymes antioxydantes qui entravent la production de DRO et maintiennent de la sorte l'intégrité physique des cellules (Shi *et al.*, 2010). Hussain *et al.* (2019) et Khan *et al.* (2020) ont étayé cette observation tout en mesurant une diminution significative du contenu en MDA dans des plants de blé cultivés dans des sols contaminés en Cd.

3.1.3.4. Manganèse (Mn)

La toxicité au Mn est un facteur limitant important pour la culture de plantes dans des sols acides et peu drainés (Schlichting & Sparrow, 1988). La principale perturbation induite par cet élément est la répression de l'activité photosynthétique en entravant l'assimilation du CO₂ par la plante (González & Lynch, 1997).

Williams & Vlamis (1957) furent parmi les premiers à remarquer les effets positifs du Si sur la toxicité du Mn en augmentant les rendements de plants d'orge. L'ajout de Si aux plants de riz a pour effet d'augmenter le contenu en chlorophylle qui était descendu à de bas niveaux à cause d'un excès en Mn.

Le Si induit l'augmentation de la matière sèche de plants de concombre et de maïs et provoque des effets contradictoires sur la concentration en Mn dans les racines et les parties aériennes, celle-ci diminuant chez le premier et augmentant chez le second (Maksimovic *et al.*, 2007 ; Doncheva *et al.*, 2009). Le haricot, bien que non-accumulateur de Si, est lui aussi capable de maintenir des contenus en matière sèche importants lorsque du Si lui appliqué malgré les concentrations élevées en Mn dans la solution nutritive (Horst & Marschner, 1978).

Bien que le Si ne semble pas être capable d'induire une réduction de la prise racinaire de Mn, il permet néanmoins d'homogénéiser la distribution du Mn au sein des plantes prévenant ainsi l'apparition de nécroses (Williams & Vlamis, 1957 ; Horst & Marschner, 1978 ; Rogalla & Römheld, 2002). L'ajout de Si favoriserait la liaison du Mn aux parois végétales ce qui entrainerait une diminution de la concentration du Mn dans le symplasme (Rogalla & Römheld, 2002).

3.1.3.5. Zinc (Zn)

L'excès de Zn dans les plantes peut causer de sévères perturbations physiologiques (croissance, photosynthèse) et provoquer des carences en micronutriments tels que le Cu, le Mn ou le Fe (Ebbs & Kochian, 1997 ; Kaya *et al.*, 2009).

L'utilisation de silicate de K sur des plants de riz cultivés dans des concentrations excessives en Zn augmente la capacité d'extension des racines et la production de biomasse. Les concentrations en Zn dans les parties aériennes sont diminuées au contraire des concentrations racinaires en Zn qui augmentent significativement (Song *et al.*, 2011). Gu *et al.* (2012) ont confirmé ces tendances à l'exception de la concentration racinaire en Zn qui, dans cette étude, diminuait avec la concentration en Si utilisée. Une augmentation de 80% de la biomasse racinaire et de 59% de la biomasse aérienne fût observée après application de silicate de Ca à des plants de maïs cultivés dans des sols contenant 100 ppm de Zn (da Cunha *et al.*, 2008). Les mêmes effets ont été mesurés sur des plants de soja (Masarovic *et al.*, 2012).

Mécanismes *ex planta*

De manière similaire au Cd, le Si pourrait induire une diminution de la biodisponibilité du Zn dans la solution du sol (da Cunha *et al.*, 2008). Le Zn aurait alors tendance à se stabiliser dans des associations organo-minérales et dans les oxydes de Fe.

Mécanismes *in planta*

Neumann & zur Nieden (2001) ont démontré que le Zn pouvait interagir avec le Si et être inclus dans des silicates dans les tissus végétaux. Cet assemblage est ensuite transporté et accumulé vers les vacuoles des cellules végétales. Le Zn pourrait également être retenu dans les parois végétales de tissus moins actifs métaboliquement. Une augmentation de l'activité d'enzymes antioxydantes a été observée lorsque le Si était ajouté aux plantes (Masarovic *et al.*, 2012). Cette observation est couplée à une diminution de la concentration en MDA et en H₂O₂, préservant l'intégrité physique des membranes cellulaires (Song *et al.*, 2011).

3.1.4. Déséquilibre en éléments essentiels

Azote (N)

L'utilisation de grandes quantités de fertilisants azotés est nécessaire pour certaines cultures (Ma, 2004 ; Liang *et al.*, 2015). Cependant, l'excès de N peut provoquer de nombreux problèmes. Chez le riz, la verse provoque une baisse de la qualité de grains de riz chez des cultivars à hauts rendements à cause d'une production anormale de protéines (Fallah, 2012, cité par Liang *et al.*, 2015).

Comme évoqué précédemment (voir §1.3), le Si réduit le phénomène de verse en rigidifiant les parois végétales. Il favorise l'érection des feuilles de riz qui est mise à mal par un excès de N (Yoshida *et al.*,

1969). Le Si a également pour effet de réguler la production de protéines chez le riz et améliore par conséquent la qualité des grains (Morimiya, 1996 cité par Ma, 2004).

Une récente étude semble souligner l'existence de bienfaits du Si sur des plants de riz souffrant de déficiences en N. L'application foliaire de Si couplé à l'acide salicylique ne provoque pas d'accumulation de N dans les tissus végétaux. Cependant, une augmentation significative de 18,6% du rendement fût notée après ajout de Si aux plants de riz souffrant de manques de N. Les auteurs suspectent que les bienfaits du Si sont liés notamment à la stimulation de la synthèse de lignine (Deus *et al.*, 2020).

Phosphore (P)

Des déficiences en P soluble sont fréquentes en raison, entre autres, de sa faible solubilité (Marschner, 2012). Pour remédier à ce problème, des usages souvent abusifs de fertilisants phosphatés ont été commis ces dernières décennies. Or, si le P est source de stress lorsque cet élément est peu présent dans le sol, des concentrations excessives causent la chlorose ou la nécrose des feuilles, vraisemblablement en raison de déficiences en Zn ou Fe (Ma, 2004).

Il y a presque un siècle, Fisher (1929) démontrait déjà qu'un apport de silicate de Na augmentait les rendements d'orge lorsque les ressources en P étaient limitantes. Le Si aurait pour effet de faciliter la prise racinaire en P en agissant directement sur le stock de P soluble (Eneji *et al.*, 2008). Cette théorie reste néanmoins contestée. Certains chercheurs considèrent que les rapports P/Mn et P/Fe sont plus indicatifs de la nutrition en P que la simple concentration en P soluble (Ma & Takahashi, 1990b). L'ajout d'acide monosilicique diminuant les prises racinaires en Mn et en Fe de 20% et 50% respectivement, cela aurait pour effet d'améliorer l'accumulation de P dans la plante (Ma & Takahashi, 1990a). Une étude récente menée sur la tomate a montré que l'application de silicate de K entraîne une augmentation de 65,2% de l'activité photosynthétique qui était inhibée par le manque de P (Zhang *et al.*, 2019). Le Si provoquait également la diminution de la concentration en DRO et une augmentation de la concentration en éléments essentiels (K, Na, Ca, Mg...). Les auteurs n'ont néanmoins pas abordé l'existence potentielle de mécanismes expliquant ces résultats (Zhang *et al.*, 2019).

Le Si aide également la plante à se protéger lorsque le P se trouve en excès. Prétraités avec de l'acide monosilicique, les teneurs en P dans des plants de riz sont moins importantes lorsque cet élément se trouve en excès dans le milieu de culture, résultat de la réduction de la prise racinaire en P (Ma & Takahashi, 1989). Le Si se déposerait dans les racines en formant des barrières apoplastiques contre le mouvement radial de P (Lux *et al.*, 2003).

Potassium (K)

Le K est un élément essentiel pour la croissance et la production de biomasse des plantes et intervient dans de nombreux processus physiologiques dont la photosynthèse (Pettigrew, 2008). Comme dit précédemment (§3.1.1), il permet de minimiser les pertes en rendements des cultures lorsqu'elles sont soumises à un stress hydrique ou salin (Miao *et al.*, 2010). Des carences en K provoquent, outre la baisse de rendement et la réduction de la croissance, l'accumulation de DRO, ce qui menace l'intégrité physique des cellules (Cakmak, 2005).

L'ajout de Si à des plants de sorgho souffrant de carences en K a eu plusieurs effets. Les effets négatifs du manque de K sur le contenu en chlorophylle ont été atténués et une diminution de la concentration en H₂O₂ a été mesurée. Cependant, le Si n'a pas eu d'influence sur les concentrations en K dans les feuilles (Chen *et al.*, 2016). Ces résultats tranchent avec l'étude d'Ahmad *et al.* (2016) qui ont noté une augmentation de la concentration en K dans les parties aériennes de blé, ce qui permet à la plante de se protéger face au manque d'eau. Mais comme l'amendement en Si était du silicate de K et qu'il n'a pas été compensé pour les plantes ne recevant pas l'amendement, il est impossible de savoir si

l'augmentation de la teneur en K est due au Si ou au K présent dans le fertilisant. Une autre étude menée sur le soja a démontré que l'ajout de silicate de Na favorise la croissance des plants en manque de K et limite la peroxydation des lipides en stimulant l'activité d'enzymes antioxydantes (Miao *et al.*, 2010).

3.1.5. Radiations UV

Le relargage dans l'atmosphère de certaines substances anthropogènes comme les CFC (Chloro-Fluoro-Carbures) a eu un fort impact sur la couche d'ozone stratosphérique qui protège des radiations énergisantes comme les UV-B (Frohnmeier & Staiger, 2003). La perturbation de la couche d'ozone favorise le passage d'une plus grande proportion de ces rayonnements à travers la stratosphère ce qui leur permet d'atteindre la surface terrestre (Caldwell *et al.*, 2003). Ceux-ci peuvent fortement endommager les plantes en perturbant la photosynthèse et en altérant l'ADN des cellules et causer ainsi leur mort (Frohnmeier & Staiger, 2003).

Le Si procure aux végétaux une double protection aux radiations UV. La première est d'ordre physique ; en se déposant sous la cuticule, le Si réduit l'absorption des UV par les feuilles et agit comme une paroi de verre. Goto *et al.* (2003) ont établi une corrélation négative entre le contenu en Si dans l'épiderme des feuilles et l'absorption de rayons UV dans cette région des plantes de riz mais également dans le sclérenchyme et les vaisseaux métaxylémiens.

Le deuxième mécanisme est d'ordre biochimique en stimulant la production de composés antioxydants tout en réduisant le contenu en MDA et le taux de production de radicaux O_2^- (Li *et al.*, 2004 ; Yao *et al.*, 2011). En conséquence, la biomasse et le contenu en chlorophylle augmente lorsque des semences de blé soumis à de fortes radiation UV sont amendés avec du silicate de K (Yao *et al.*, 2011). Une autre expérience menée sur le soja a montré une hausse du contenu relatif en eau et de l'activité photosynthétique par rapport aux plants n'ayant pas reçu de silicate de Na (Shen *et al.*, 2010).

3.2. Résistance aux stress biotiques

Sous l'appellation « stress biotiques » est repris un ensemble de perturbations causées par des pathogènes (champignons, bactéries, virus) ou des organismes phytophages (nématodes et insectes) qui infestent ou infectent les plantes.

Le Si permet à la plante de mieux résister aux stress biotiques via 2 mécanismes principaux (Wang *et al.*, 2017 ; Islam *et al.*, 2020) :

- I. Un mécanisme **physique** qui résulte du dépôt d'une couche de silice sous la cuticule.
- II. Un mécanisme **biochimique** qui peut être subdivisé en 3 parties :
 - a. Activation d'enzymes de défense comme la polyphénol oxydase (PPO) ou la peroxydase (POD)
 - b. Production de composés antimicrobiens (phytoalexines, composés phénoliques...)
 - c. Régulation des voies de signalisation systémiques (voir §4.3)

La majorité des travaux menés sur l'influence du Si sur la résistance des plantes aux stress biotiques concernent des pathogènes fongiques et des insectes phytophages (Reynolds *et al.*, 2016). Si certaines études se sont intéressées aux bienfaits du Si sur les dégâts des vertébrés herbivores (voir §3.2.2) et les maladies provoquées des bactéries (Diogo & Wydra, 2007 ; Conceição *et al.*, 2014), des virus (Zellner *et al.*, 2011), des nématodes (Zhan *et al.*, 2018) ou encore des protistes (Guérin *et al.*, 2014), leur nombre reste néanmoins restreint.

La suite de ce chapitre va explorer brièvement les bienfaits du Si contre les phytopathogènes et les vertébrés herbivores ainsi qu'aux mécanismes que cet élément induit. Les insectes phytophages seront évoqués en précision dans le chapitre suivant (§4) car ils sont l'objet de ce travail.

3.2.1. Phytopathogènes

L'effet positif du Si sur les maladies causées par des organismes phytopathogènes est référencé depuis maintenant un siècle (Onodera, 1917, cité par Ma, 2004). Depuis, la communauté scientifique a identifié de nombreuses maladies dont les symptômes sont atténués grâce à l'emploi de fertilisants silicatés (Rodrigues *et al.*, 2015 ; Debona *et al.*, 2017). Parmi ces maladies, figurent la pyriculariose (Datnoff *et al.*, 1997 ; Seebold *et al.*, 2001), la rouille (Raid *et al.*, 1992 ; Carré-Missio *et al.*, 2014), l'antracnose (Jayawardana *et al.*, 2015), l'oïdium (Buttaro *et al.*, 2009 ; Côté-Beaulieu *et al.*, 2009), la septoriose du blé, le piétin-verse et la fusariose (Rodgers-Gray & Shaw, 2004).

Le Si améliore la résistance des plantes à ces maladies en allongeant principalement la période d'incubation du phytopathogène et en réduisant la taille et le nombre des lésions (Seebold *et al.*, 2001 ; Dallagnol *et al.*, 2011 ; Jayawardana *et al.*, 2015). En affectant ces paramètres, le Si réduit ainsi la sévérité de la maladie et permet une reprise de la croissance (Ferreira *et al.*, 2015) et de l'activité photosynthétique (Aucique Perez *et al.*, 2014).

Les scientifiques ont proposé de nombreuses hypothèses quant au mode d'action du Si. Bien que de nombreuses inconnues persistent encore (Liang *et al.*, 2015), quelques théories ont été étayées par un grand nombre d'articles.

Hypothèse de la barrière physique

Un des premiers mécanismes identifiés résulte d'un mode d'action physique du Si contre les phytopathogènes. L'ajout de Si à des plants de riz provoque son accumulation et sa polymérisation dans les parois cellulaires au niveau de l'épiderme ainsi que l'apparition d'une couche de Si sous-jacente à la cuticule (**Figure 4**). Ces dépôts réduisent significativement la sévérité de la pyriculariose en empêchant la pénétration de *Magnaporthe grisea* dans les tissus (Kim *et al.*, 2002). Le Si ferait ainsi office de barrière physique contre la maladie (Jones & Handreck, 1967).

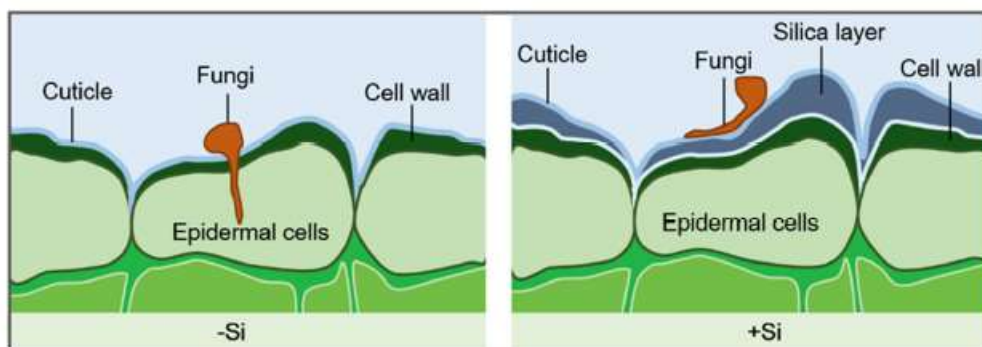


Figure 4 – Formation d'une couche de silice protégeant la plante contre les pathogènes fongiques (Wang *et al.*, 2017)

Dans des plantules d'orge, Carver *et al.* (1987) ont observé une accumulation plus importante de Si dans les régions où des cellules végétales avaient été infectées par le champignon *Erysiphe graminis*. Cette accumulation résulterait alors d'un mécanisme d'adaptation au phytopathogène. La barrière physique induite par le Si est également évoquée dans le cadre de l'infection des feuilles de café et de concombre par *Podospaera xanthii* et *Hemileia vastatrix*, respectivement (Liang *et al.*, 2005c ; Carré-Missio *et al.*, 2014).

Le principe de barrière physique peut ne pas être uniquement lié au dépôt de Si dans les tissus. En effet, le Si peut stimuler la production de certains composés qui entravent la pénétration des cellules par les agents phytopathogènes. Le dépôt de callose, une substance synthétisée par la plante en cas de stress physiologiques, a été répertorié dans le cadre de l'oïdium du blé lorsque les plantes avaient reçu un amendement riche en Si (Bélanger *et al.*, 2003). La réduction de la pénétration des hyphes d'*Alternaria alternata* dans les racines de sorgho peut être non seulement expliquée par le dépôt de Si dans ces tissus mais également par une production plus importante de subérine que cet élément induit (Bathoova *et al.*, 2018).

Production de composés de défense

Un autre effet de l'administration de Si aux plantes infectées par des agents phytopathogènes est la stimulation locale de l'activité de composés de défenses (substances phénoliques, phytoalexines, composés antifongiques) (Bélanger *et al.*, 2003). Ainsi, l'ajout de Si augmente significativement l'activité d'enzymes antioxydantes comme la POD, la PPO ou la catalase (CAT) dans des plants de concombre (Chérif *et al.*, 1994 ; Liang *et al.*, 2005c), de riz (Cai *et al.*, 2008 ; Dallagnol *et al.*, 2011) et de sorgho (Resende *et al.*, 2012) soumis à différents phytopathogènes. Le Si limite également la peroxydation des lipides en diminuant la concentration en MDA et en H₂O₂ dans des plants de riz atteints de pyriculariose (Sun *et al.*, 2010). La production de phytoalexines induite par le Si a été notée dans le cas de l'oïdium du concombre et du blé (Fawe *et al.*, 1998 ; Rémus-Borel *et al.*, 2005) et l'activité de substances antifongiques (aglycones) était augmentée en réponse à l'administration de silicate de K à des plants de concombre infectés par *P. ultimum* et *P. aphanidermatum* (Chérif *et al.*, 1994).

3.2.2. Vertébrés herbivores

La première étude à avoir souligné l'importance du Si sur la résistance des plantes face aux herbivores mammaliens fut celle de McNaughton & Tarrants (1983). Un processus de silicification dans les herbes du Serengeti National Park (Tanzanie) apparaissait lorsque ces herbes étaient régulièrement consommées par les herbivores.

Les plantes sont capables de s'adapter en fonction des conditions de prédation de leur environnement en emmagasinant davantage de Si dans leurs tissus. Une augmentation significative du Si a été observée dans les tissus de *Deschampsia cespitosa* après 5 mois lorsque les plantes étaient consommées par le rongeur *Microtus agrestis* (Reynolds *et al.*, 2012). Massey *et al.* (2007) ont remarqué que cette augmentation de Si dans les tissus de *Lolium perenne* et *Festuca ovina* n'était marquée uniquement lorsque les plantes avaient été régulièrement sujettes à une consommation de *M. agrestis*. Ce constat est également valable dans le cadre d'une consommation par le criquet pélerin (*Schistocerca gregaria*) (Orthoptera : Acrididae) (Massey *et al.*, 2007).

Une relation entre la densité de population de *M. agrestis* et le contenu en Si des herbes dont il se nourrit a été remarquée par Massey *et al.* (2008). Lorsque les plantes contenaient peu de Si, les populations du rongeur augmentaient alors que celles-ci diminuaient quand les plantes en contenaient en grandes quantités. Une des raisons derrière cette baisse de population pourrait être une perte de masse des rongeurs lorsqu'ils consomment des feuilles riches en Si. Cette perte de masse pourrait être liée à une baisse de l'efficacité de l'absorption au niveau des intestins, causée par des villosités intestinales plus courtes et une sécrétion plus importante de mucus dans les parois de l'iléum (Wieczorek *et al.*, 2015). Le Si pourrait en outre créer des malformations dentaires chez cette même espèce et contribuer à l'effondrement de la population de rongeurs selon certains chercheurs (Calandra *et al.*, 2016).

L'application de scories enrichies en silicate de Ca sur du blé a démontré une meilleure résistance de la plante à la prédation exercée par le lapin de garenne (*Oryctolagus cuniculus*) (Cotterill *et al.*, 2007).

Enfin, l'ajout de Si a exacerbé les différences de Si végétal entre plusieurs espèces d'herbes. Cela a eu des conséquences sur la préférence alimentaire des moutons (*Ovis aries*) entre ces différentes espèces, les moutons préférant consommer des herbes moins riches en Si (Massey *et al.*, 2009).

4. Si et résistance des plantes aux insectes phytophages

L'utilisation du Si pour protéger les cultures contre les insectes phytophages est largement reconnu par la communauté scientifique (Epstein, 1999 ; Reynolds *et al.*, 2016). Le Si a montré son efficacité à réguler les pressions exercées par les ravageurs de nombreuses cultures (canne à sucre, blé, maïs, riz, soja...) (Keeping *et al.*, 2013 ; Johnson *et al.*, 2019a ; Teixeira *et al.*, 2020 ; Wang *et al.*, 2020). Il peut agir directement en réduisant la croissance et le potentiel de reproduction de l'insecte et indirectement en prolongeant la durée de son développement, le rendant ainsi plus vulnérable aux prédateurs (Kvedaras & Keeping, 2007).

La problématique du contrôle des populations d'insectes ravageurs devrait voir son importance augmenter au fil des années et ce, pour deux raisons principales.

- I. **L'élévation des concentrations atmosphériques en CO₂**, provoquée par le changement climatique, semble améliorer la qualité des plantes ce qui accélère le développement des insectes et provoque davantage de dégâts aux cultures (Kobayashi *et al.*, 2006 ; Frew *et al.*, 2017). En cultivant de la luzerne (*Medicago sativa*) dans des conditions de température et de CO₂ attendues en 2050-2100, Johnson *et al.* (2018) ont remarqué que le Si, au lieu de réduire la colonisation des pucerons *Acyrtosiphon pisum* (Hemiptera : Aphididae), aidait plutôt à compenser les pertes de biomasse en favorisant la croissance de la plante et la formation de nodules racinaires. Dans ce contexte, le Si induirait plutôt des mécanismes de tolérance aux ravageurs.
- II. **L'utilisation intensive d'insecticides** ces dernières décennies a entraîné l'apparition de phénomènes de résistance au sein des populations de ravageurs, compromettant l'efficacité de ces produits. Une récente étude menée par Wang *et al.* (2020) suggère que le Si pourrait contribuer à améliorer la performance des insecticides conventionnels. En réduisant l'expression de gènes responsables de la détoxification dans l'insecte, l'ajout de silicate de Na à des plants de riz accroît la mortalité de *Chilo suppressalis* (Lepidoptera : Crambidae) au chlorpyrifos, montrant ainsi l'intérêt du Si dans les stratégies de contrôle des ravageurs (Wang *et al.*, 2020).

Trois mécanismes d'action induits par le Si ont été identifiés dans la résistance des plantes contre les insectes phytophages : un mécanisme physique, un mécanisme nutritionnel et un mécanisme biochimique.

4.1. Mécanisme physique

En se déposant sous forme de phytolithes dans les tissus foliaires, le Si peut induire l'augmentation de l'épaisseur des limbes et des gaines, rendant les feuilles plus abrasives et moins digestibles (Massey *et al.*, 2006). L'abrasivité des feuilles dépend du mode de dépôt du Si. Certaines herbes (*Festuca rubra*) sont capables d'accumuler davantage de Si mais n'ont pas pour autant des feuilles plus abrasives car le Si est déposé de façon homogène sur la surface de la feuille et peu de phytolithes y sont formés (Hartley *et al.*, 2015).

Ces facteurs (réduction de la digestibilité, augmentation de l'abrasivité) ont des effets néfastes sur le *fitness* des ravageurs en perturbant leur développement (Massey *et al.*, 2006 ; Massey & Hartley,

2009). Une usure notable des mandibules de *Chilo suppressalis* à cause du dépôt de Si sous la cuticule des feuilles de riz a été observée par Djamin & Pathak (1967) et provoque des problèmes d'alimentation car l'insecte ne peut plus se nourrir efficacement. La tendance à l'usure des mandibules de *Eldana saccharina* (Lepidoptera : Pyralidae) causée par l'ajout de Si aux plants de canne à sucre (**Figure 5**) a également été référencée par Kvedaras *et al.* (2009) bien que l'effet ne fût pas significatif. En nourrissant des larves de *Spodoptera exempta* (Lepidoptera : Noctuidae) avec différentes plantes enrichies en Si, Massey & Hartley (2009) ont remarqué une baisse de l'efficacité de conversion de la nourriture en masse, en plus d'une baisse du taux de croissance. Les auteurs suggèrent même que l'insecte est incapable de développer une tolérance à ce dépôt de Si. En effet, malgré le renouvellement des mandibules après chaque mue, celles-ci s'usent au même rythme et même plus rapidement pour les individus au dernier stade larvaire (Massey & Hartley, 2009).

Un autre aspect de la défense physique induite par le Si est l'augmentation de la densité de certaines structures riches en silice, comme les trichomes, les épines ou les poils cireux (Andama *et al.*, 2020 ; Hall *et al.* ; 2020b). Ces structures, lorsqu'elles sont ingérées, peut causer des dégâts importants au tube digestif de l'insecte. Kariyat *et al* (2017) ont noté que les chenilles de *Manducta sexta* (Lepidoptera : Sphingidae) préféraient, par ailleurs, consommer des feuilles dépourvues en trichomes, le régime riche en trichomes réduisant de façon importante la prise de masse de l'insecte.

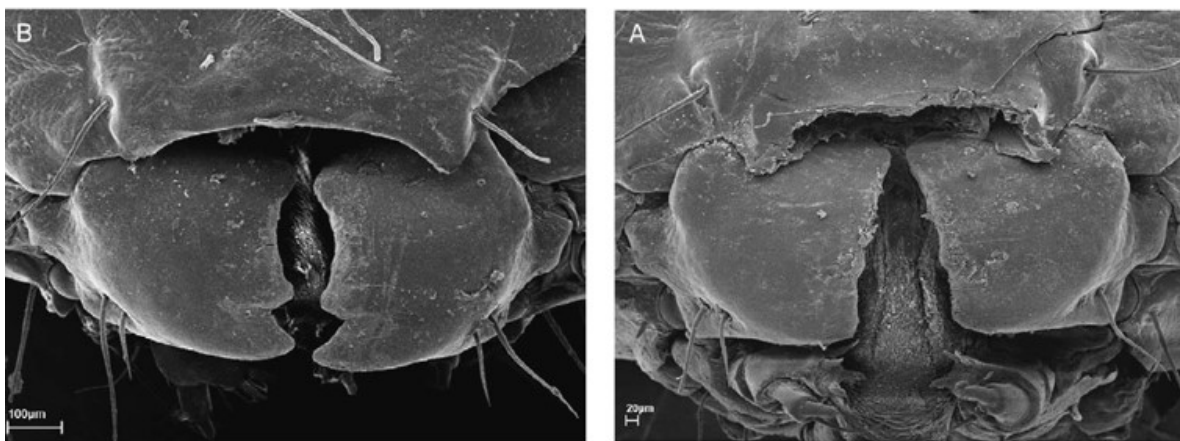


Figure 5 – Photographies des mandibules de *Eldana saccharina* présentant des dommages limités (B) et intensifs (A) (Kvedaras *et al.*, 2009)

Les répercussions du Si ne sont pas identiques pour toutes les espèces d'insectes et varient en fonction de leur mode de consommation. Les insectes broyeur (chenilles de Lépidoptères) se servent de leurs mandibules pour déchiqeter et broyer les feuilles alors que les insectes piqueurs-suceurs (pucerons) percent la plante à l'aide de leur stylet pour se nourrir de la sève phloémienne (Bonaventure, 2012). Si le constat général dressé dans le paragraphe précédent est valable pour les insectes broyeurs, il reste sujet à débat en ce qui concerne les insectes piqueurs-suceurs. En effet, certaines études n'ont pas remarqué d'impact du Si sur le développement de ces insectes (Massey *et al.*, 2006 ; Teixeira *et al.*, 2017 ; 2020). A titre d'exemple, l'ajout de silicate de K à des plants de blé n'a pas d'impact sur *Rhopalosiphum maidis* (Hemiptera : Aphididae) et diminue faiblement la longévité de *Diuraphis noxia* (Hemiptera : Aphididae) (Rowe *et al.*, 2020). Les insectes piqueurs-suceurs étant capables d'éviter les barrières physiques des plantes contrairement aux insectes broyeurs, ces premiers seraient moins sensibles au Si accumulé dans les plantes (Alhousari & Greger, 2018). D'autres auteurs, cependant, prétendent le contraire (Keeping & Kvedaras, 2008). Goussain *et al.* (2005) ont observé un retrait plus fréquent du stylet de *Schizaphis graminum* (Hemiptera : Aphididae) lorsque ces insectes se nourrissaient sur des plants de blé enrichis en Si. Cette baisse de fréquence nuirait au fitness du

pucceron, celui-ci se nourrissant moins efficacement. Ces observations ne peuvent néanmoins pas être explicables par le dépôt de Si dans la plante, les auteurs suggérant l'existence d'autres mécanismes d'ordre chimique que l'élément induirait (voir §4.3.3). Cette conclusion est partagée par Costa *et al.* (2011) qui ont remarqué que *S. graminum* passait moins de temps à se nourrir lorsque de l'acide monosilicique était rajouté à des plants de blé.

4.2. Mécanisme nutritionnel

La qualité de la plante hôte est un élément déterminant pour les insectes qui s'en nourrissent car sa composition va altérer leur potentiel de développement et leur fécondité. Le taux d'azote (N) et le rapport C:N sont des paramètres qui sont le plus souvent utilisés pour prédire le pouvoir d'herbivorie (Loranger *et al.*, 2012). Le N ayant des effets positifs sur la croissance et le développement des insectes, ceux-ci sont très friands des tissus végétaux où cet élément s'accumule en grande quantité (Ali *et al.*, 2006). En fonction de la qualité de la plante hôte (contenu en macronutriments et en métabolites secondaires), l'insecte s'adapte en modifiant ses stratégies de consommation, de reproduction, ses interactions intra- et interspécifiques mais également ses fonctions immunitaires (Simpson & Simpson, 1990 ; Awmack & Leather, 2002 ; Diamond & Kingsolver, 2011).

Lorsque la plante puise du Si dans la solution du sol, des modifications parfois importantes sont induites au niveau de la distribution des nutriments dans les tissus végétaux. Ces changements varient fortement en fonction de nombreux paramètres comme la partie de la plante étudiée, la température ambiante, la variété utilisée ainsi que le stade phénologique (Islam & Saha, 1969 ; Frew *et al.*, 2019 ; Liu *et al.*, 2019). A titre d'exemple, le **Tableau 3** reprend les observations de quelques articles concernant les modifications induites par différents amendements en Si sur les teneurs en N et P dans des plants de riz. Globalement, le Si semble diminuer les teneurs en N dans les parties aériennes alors que les avis sont partagés en ce qui concerne les teneurs en P.

Tableau 3 – Comparaison des effets des amendements en Si sur les teneurs en N et P dans le riz

| Partie de la plante | Amendement en Si | Influence de l'amendement en Si sur la concentration de N | Influence de l'amendement en Si sur la concentration de P | Source |
|---------------------|---------------------------------------|--|--|------------------------------|
| Parties aériennes | NA | Diminution | Augmentation | Islam & Saha (1969) |
| | Cendres d'enveloppes de grains de riz | Diminution (-26%) | Augmentation (+15%) | Sistani <i>et al.</i> (1997) |
| Feuilles | Silicate de Ca | Diminution (-16%) | Diminution (-22%) | Deren (1997) |
| | Acide monosilicique | Diminution en fin de croissance et à maturité | Diminution en fin de croissance et augmentation à maturité | Liu <i>et al.</i> (2019) |
| Tiges | Silicate de Ca | Diminution (-17%) | Augmentation (+16%) | Deren (1997) |
| | Acide monosilicique | Augmentation en fin de croissance et non significatif à maturité | Diminution en fin de croissance et à maturité | Liu <i>et al.</i> (2019) |

S'il est reconnu que le Si induit des modifications dans la balance nutritionnelle des plantes, seulement un nombre restreint d'études ont suggéré que ces changements impactaient la performance des insectes ravageurs. Frew *et al.* (2019) ont étudié l'effet d'un amendement de silicate de Na sur le colza (*Brassica napus*), une plante non-accumulatrice, afin de limiter l'effet du mécanisme physique évoqué

au chapitre précédent (§4.1). Dans les feuilles de colza, le Si provoquait une augmentation du ratio C:N en agissant sur les teneurs en N ainsi qu'une diminution de la concentration en P. La baisse de la qualité nutritionnelle des feuilles semble alors entraîner des perturbations dans le développement larvaire de *Helicoverpa punctigera* (Lepidoptera : Noctuidae). Les résultats de cette étude suggèrent donc que l'existence d'un autre mécanisme de résistance induit par le Si, d'ordre nutritionnel. Han *et al.* (2015) ont également remarqué une augmentation du rapport C:N induite par le Si chez des plants de riz. Ce paramètre est corrélé négativement avec les masses corporelles de larves et des nymphes de *C. medinalis* et semble réduire le taux de survie des larves. Toutefois, comme le riz est un accumulateur de Si, le mécanisme physique pourrait également être responsable des baisses de performance de l'insecte.

La présence d'un mécanisme nutritionnel agissant sur la résistance des plantes aux ravageurs doit être confirmée par de nouvelles études. Les principales interrogations se situent autour des modes d'action que le Si mettrait en œuvre pour impacter certains traits des plantes (production de composés primaires et secondaires) qui à leur tour pourraient nuire à la performance des insectes phytophages (Frew *et al.*, 2019).

Avant d'évoquer le dernier mécanisme de résistance induit par le Si, il est important de noter que les mécanismes de résistance physiques et nutritionnels peuvent avoir des conséquences indésirables. En effet, les insectes sont capables de compenser le manque de ressources nutritives ou l'abrasivité des tissus en consommant davantage de matière végétale et peuvent, par conséquent, causer plus de dommages aux cultures (Bezemer & Jones, 1998 ; Massey *et al.*, 2006 ; Han *et al.*, 2015). Ainsi, Johnson *et al.* (2019b) considèrent que certaines plantes (comme le blé), lorsqu'elles sont dans l'incapacité de mettre en place des mécanismes de résistance durables face aux ravageurs, développent plutôt des stratégies de tolérance à l'aide du Si pour compenser les pertes de rendement. Ces interprétations peuvent néanmoins être critiquées vu que, dans l'expérience, l'emploi de silicate de Ca n'a pas entraîné d'augmentation de la concentration en Si dans les tissus végétaux, ne prouvant pas ainsi que l'amendement ait eu un effet sur le développement des plants de blé (Johnson *et al.*, 2019b). Pour d'autres chercheurs, les effets nuisibles du Si sur le développement et la reproduction des insectes seraient suffisants pour entraîner une baisse significative de la population de ravageurs (Han *et al.*, 2015).

4.3. Mécanisme biochimique

4.3.1. Voies de signalisation systémiques

Au cours de leur évolution, les plantes se sont adaptées aux attaques de pathogènes en développant plusieurs systèmes de défenses. Parmi ceux-ci, se trouvent des voies de signalisation complexes, activées uniquement lorsque la plante est consommée par un agent biologique (Mithöfer & Boland, 2012). Celles-ci sont initiées et régulées par trois phytohormones principales que sont l'acide salicylique (SA), l'acide jasmonique (JA) et l'éthylène (ET) (Aljbory & Chen, 2018). Différents éléments, dont la salive de l'insecte ou la fragmentation des cellules végétales, peuvent induire la synthèse de ces phytohormones via un signal en cascade (Bonaventure *et al.*, 2011). Le JA et l'ET régule généralement les défenses contre des insectes broyeurs et des pathogènes nécrotrophes (Howe & Jander, 2008) alors que les voies du SA sont surtout activés en cas de présence d'un insecte piqueur-suceur (Züst & Agrawal, 2016). Ces voies de signalisation engendrent *in fine* la production de composés de défense (enzymes, phénols, phytoalexines...) ou de COVs (Composés Organiques Volatils) (voir §4.3.2) qui ont des effets dissuasifs ou directement nuisibles sur le ravageur (Reynolds *et al.*, 2016).

Il est aujourd'hui reconnu que le Si interagit avec les voies de signalisation du JA et du SA. Concernant la voie de l'ET, l'état de l'art actuel ne permet pas d'affirmer que le Si y joue un rôle (Leroy *et al.*, 2019),

bien que ce thème mérite d'être étudié plus en profondeur. Beaucoup d'interrogations demeurent sur le rôle précis du Si dans les voies de signalisation et par quels biais celui-ci les influence (Leroy *et al.*, 2019). Certains chercheurs stipulent que le Si présent dans l'apoplasme pourrait interférer avec des molécules effectrices émises par les ravageurs qui ont pour but de perturber les mécanismes de défense de la plante (Frew *et al.*, 2018 ; Coskun *et al.*, 2019). De nouvelles expérimentations seront nécessaires afin d'apporter des éléments de réponse à certaines inconnues dans les prochaines années.

Voie de signalisation de l'acide jasmonique (JA)

Les premières études à avoir établi une interaction entre le Si et le JA et ses dérivés (jasmonates) ont été menées sur des plants de riz. Ye *et al.* (2013) ont remarqué que les effets nuisibles du Si sur la prise de masse de *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera : Pyralidae) sont atténués lorsque des enzymes intervenant dans la biosynthèse du JA (allène oxide synthase et *CORONATINE INSENSITIVE1*) sont désactivées. Ce constat s'accompagne d'une réduction des concentrations en Si dans la plante, démontrant que la voie du JA induit une augmentation de la prise racinaire en Si (Ye *et al.*, 2013). En s'intéressant aux effets du Si sur des plants de riz endommagés physiquement, Kim *et al.* (2014) ont démontré que cet élément peut réguler les niveaux de JA au sein de la plante et augmenter l'activité de certaines enzymes de défense (CAT, POD...). Ce rôle de régulation des teneurs en JA a également été observé sur le modèle végétal *Brachypodium distachyon*, résultat couplé avec une baisse drastique du taux de consommation et de croissance (Hall *et al.*, 2020a).

L'effet du Si sur les teneurs en JA est confus, des résultats contradictoires ont été reportés par différentes études. Pour Ye *et al.* (2013), le Si provoque une augmentation du JA dans le riz en cas de stress biotique alors que Kim *et al.* (2014) reporte une diminution significative après une blessure mécanique, suggérant ainsi que ces modifications dépendent du type de stress. Les résultats de cette deuxième étude pourraient être expliqués par le fait que l'augmentation de l'activité des enzymes de défense induite par le Si bloque la synthèse de DRO, ce qui crée un feedback négatif sur la voie de signalisation du JA (Kim *et al.*, 2016). Paradoxalement, en absence de stress, le Si semble augmenter les concentrations de JA (Kim *et al.*, 2014 ; Jang *et al.*, 2018). Enfin, Hall *et al.* (2020a) observe des effets opposés en fonction des concentrations de JA initiales. En effet, le Si les diminue lorsque celles-ci ont été augmentées par un traitement au méthyl-jasmonate alors qu'elles augmentent sans ce traitement. Cependant, ces effets semblent être de courte durée et disparaissent 24 heures après l'ajout de Si (Hall *et al.*, 2020a). Malgré toutes ces connaissances, l'influence du Si sur la voie de signalisation du JA n'est pas encore complètement comprise à l'heure actuelle (Leroy *et al.*, 2019).

Voie de signalisation de l'acide salicylique (SA)

Une seule étude, menée par Vivancos *et al.* (2015), a montré un lien entre le Si et la voie de signalisation du SA. En régulant les niveaux de SA, le Si améliore la résistance de *Arabidopsis* contre *Golovinomyces cichoracearum*, champignon responsable du mildiou.

Comme énoncé précédemment, la voie du SA est activée en cas d'infestation par des insectes piqueurs-suceurs. Les voies du SA et du JA agissant parfois de façon antagoniste (Thaler *et al.*, 2012), plusieurs études ont montré une augmentation des performances d'insectes broyeurs lorsque des plantes avaient été préalablement infestées par des pucerons (Ali & Agrawal, 2014 ; Li *et al.*, 2014). Une récente expérimentation menée par Johnson *et al.* (2020) a testé l'influence du Si sur ce phénomène avec des plants de *Brachypodium distachyon* en les infestant d'abord avec *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera : Aphididae) avant de les présenter à *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera : Noctuidae). Les résultats de cette étude montrent que les effets néfastes du Si sur la prise de masse de *H. armigera* demeurent malgré l'infestation préalable par les pucerons, montrant que le Si peut compenser les répercussions néfastes de l'antagonisme entre le JA et le SA (Johnson *et al.*, 2020).

Cependant, cette étude n'a pas démontré que le Si avait une influence sur les niveaux de SA lorsque les plants étaient infestés par les pucerons (Johnson *et al.*, 2020) et le manque de documentation sur ce sujet ne permet pas de dire actuellement que le Si interagit avec la voie de signalisation du SA en cas d'infestation par des insectes piqueurs-suceurs.

4.3.2. Emission de HIPVs

Les voies de signalisation peuvent modifier le profil odorant de la plante attaquée en provoquant la synthèse et l'émission de COVs (Mithöfer & Boland, 2012). Certains d'entre eux sont spécifiquement produits en cas de présence d'un ravageur et regroupés sous l'acronyme HIPVs (*Herbivore-Induced Plant Volatiles*) (Fauteux *et al.*, 2005 ; Leroy *et al.*, 2019). Ceux-ci peuvent avoir plusieurs rôles (Turlings *et al.*, 1990 ; Frost *et al.*, 2008 ; Zakir *et al.*, 2013 ; van Oudenhove *et al.*, 2017) :

- ➔ **Signaler la présence d'un danger** à des plantes non-infestées
- ➔ Modifier le comportement du ravageur (effet de **dissuasion**)
- ➔ **Attirer** les prédateurs et/ou les parasitoïdes naturels du ravageur

Certains HIPVs sont spécifiques et signalent la présence d'une espèce précise de ravageur alors que d'autres sont plus généralistes (de Moraes *et al.*, 1998 ; Hare, 2011). La composition des HIPVs peut en outre différer en fonction du type de dommage (blessure, consommation par le ravageur, dépôt d'œufs sur la plante) (Maffei *et al.*, 2011).

La première étude à avoir mis en lumière l'influence du Si sur l'attraction des prédateurs fût Kvedaras *et al.* (2010) en infestant des plants de concombre avec *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera : Crambidae). Cette étude montra que les prédateurs *Dicranolaius bellulus* (Coleoptera : Melyridae) étaient davantage attirés par les plants infestés ayant reçu un traitement en Si préalablement. En utilisant des plants de vigne (*Vitis vinifera*) infestés par *Epiphyas postvittana* (Lepidoptera : Tortricidae), une autre étude a observé une corrélation positive entre les concentrations de Si dans la plante et le niveau d'attraction de *D. bellulus* (Connick, 2011). Enfin, le Si a pour effet d'attirer les parasitoïdes *Trathala flavo-orbitalis* et *Micropolitis mediator* lorsque des plants de riz sont infestés par *Cnaphalocrocis medinalis* (Liu *et al.*, 2017).

Afin d'attirer les prédateurs, le Si impacte le profil odorant des plantes infestées en modulant l'émission des HIPVs, bien que son mode d'action reste à élucider (Leroy *et al.*, 2019). L'administration de Si provoque l'émission de sept COVs différents, dont le n-heptadécane, lorsque les plants de vigne subissent l'attaque de *Phalaenoides glycinae* (Lepidoptera : Noctuidae) (Connick, 2011). Une récente étude a remarqué que l'ajout de gel de silice à des plants de blé sains engendrait une production de COVs trois fois plus importante. Ces résultats étaient corrélés avec une nette préférence du ravageur *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera : Aphididae) pour des plants qui n'avaient pas reçu ce prétraitement, montrant ainsi l'effet répulsif du Si sur ces pucerons (de Oliveira *et al.*, 2020).

L'émission des HIPVs, induite par l'apport de Si, est intimement lié au JA. Pour le prouver, Liu *et al.* (2017) ont montré une baisse de l'émission de quatre composés (cédrol, α -bergamotène, β -sesquihellandrene, hexanal,2-éthyl) lorsque des plants de riz infestés par *C. medinalis* avaient reçu du Si alors que ces émissions augmentaient lorsque le gène *OscO11* (impliqué dans la perception de l'acide jasmonique) était mis sous silence. En revanche, de Oliveira *et al.* (2020) n'ont pas remarqué de modification significative du profil odorant du blé en présence du puceron *R. padi* après ajout de Si, soulignant le fait que l'élément ne serait pas capable de stimuler la production de HIPVs via la voie du SA.

5. Problématique des insectes phytophages du genre *Spodoptera* et utilisation d'un amendement en Si pour contrôler l'infestation

Parmi la grande diversité d'insectes phytophages, le genre *Spodoptera* (Lepidoptera : Noctuidae) comprend plusieurs espèces ravageuses de cultures qui sont capables d'infliger de drastiques pertes en rendement. A titre d'exemple, des infestations de *S. frugiperda* se produisent régulièrement à travers le continent américain et nuisent gravement à la culture de maïs (CABI, 2019a). Des destructions provoquées par *S. exempta* sont reportées de plus en plus fréquemment en Afrique de l'Ouest, probablement en raison de la déforestation dans ces régions (CABI, 2019b). Ces espèces ont généralement un potentiel d'invasion important et ont développé des mécanismes de résistance aux insecticides, faisant d'eux une importante menace économique (CABI, 2019a).

Parmi le genre *Spodoptera*, figure également *S. exigua*, appelé « noctuelle de la betterave » en français et « beet armyworm » en anglais (CABI, 2019c).

5.1. Description de *Spodoptera exigua* et moyens de lutte

Problématique de *S. exigua*

S. exigua est un ravageur folivore qui pose de nombreux problèmes dans les domaines de l'agriculture et de l'horticulture. Il peut infliger des dégâts considérables à de nombreuses espèces de grande importance agro-alimentaire et économique comme le coton, la betterave sucrière, la pomme de terre, le maïs ou le soja (Abdullah *et al.*, 2000 ; Ahmad & Arif, 2010) mais également à de nombreuses plantes ornementales et sauvages comme l'amarante ou les plantains (Abdullah *et al.*, 2000 ; Lai & Su, 2011). Les larves se nourrissent des limbes foliaires et ne laissent que les nervures (Mardani-Talaei *et al.*, 2012).

Originnaire d'Asie du Sud-Est (Che *et al.*, 2013), l'espèce est cosmopolite et a été répertoriée sur la plupart des continents à l'exception de l'Amérique du Sud, entre le 64°N et le 45°S (**Figure 6**) (Zheng *et al.*, 2011 ; CABI, 2019c). Elle est bien implantée en Amérique du Nord dont le premier recensement aux Etats-Unis remonterait à 1876 dans l'état de l'Oregon (Greenberg *et al.*, 2001). En Europe, elle a été repérée pour la première fois en 1856 au Royaume-Uni (French, 1969). Elle est présente dans les pays méditerranéens comme l'Italie et la Grèce (CABI, 1972) mais des migrations ont été aperçues dans de nombreux pays du Nord comme la Finlande en 1964, en Suède ou les Pays-Bas dès 1868 (Mikkola & Salmensuu, 1965 ; French, 1969 ; Brown, 1975). Sa présence a également été répertoriée en France et dans des serres en Belgique (CABI, 1972 ; Smaghe *et al.*, 2000).

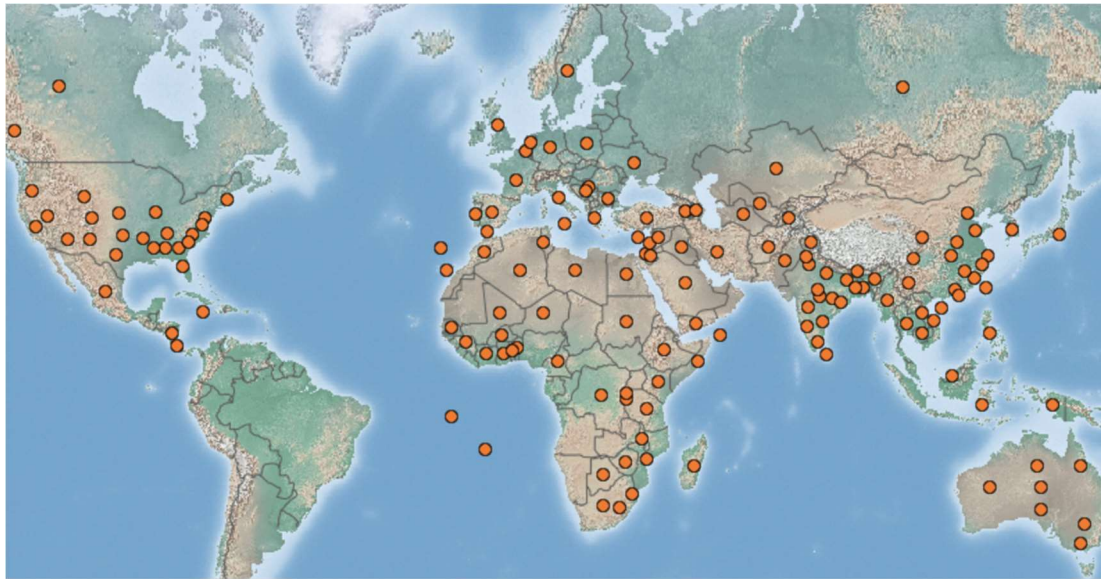


Figure 6 – Aire de répartition de *S. exigua* à travers le monde (CABI, 2019c)

L'espèce possède un potentiel d'expansion important qui est lié à plusieurs facteurs. En plus de présenter une grande résistance à une large gamme d'insecticides (Brewer & Trumble, 1994 ; Osorio *et al.*, 2008 ; Ahmad & Arif, 2010), elle possède également un potentiel de migration important qui lui permet d'atteindre rapidement de nouvelles régions (Adamczyk *et al.*, 2003).

Bien que l'espèce n'ait pas de mécanisme de diapause et qu'elle soit considérée comme étant « intolérante au froid », il est possible qu'elle puisse survivre à des températures négatives grâce à son alimentation polyphage lui permettant de se nourrir en suffisance (Fye & Carranza, 1973 ; Kim & Kim, 1997). Kim & Song (2000) ont prouvé que des larves de *S. exigua* élevées à des températures froides et fluctuantes (entre 0 et 20°C) ont de meilleures chances de survivre à une température de – 10°C, laissant supposer que l'espèce est capable de s'adapter à des régions plus froides.

Finalement, l'augmentation des températures liée au changement climatique risque également d'accélérer le développement de *S. exigua* et réduire sa mortalité durant l'hiver (Porter *et al.*, 1991). Cela provoquera un déplacement de l'espèce vers de plus hautes latitudes (Zheng *et al.*, 2015).

Cycle de développement

Les œufs sont déposés en lots de 50 à 150, généralement sur la face dorsale des feuilles, qui éclosent après 2 à 3 jours (Capinera, 1999).

Le nombre de stades larvaires varie habituellement entre 5 et 6 pour une durée totale de 12 à 30 jours (Fye & McAda, 1972 ; Capinera, 1999 ; Mardani-Talaei *et al.*, 2012). 1 à 3 jours peuvent séparer 2 stades différents (Fye & McAda, 1972 ; Capinera, 1999). Le développement larvaire accélère lorsque la température ambiante augmente jusqu'à ce qu'elle atteigne 35°C (Fye & McAda, 1972) mais celui-ci dépend également de l'alimentation de la larve et, notamment, des contenus en nutriments et en composés secondaires de la plante-hôte (Mardani-Talaei *et al.*, 2012). Ainsi, 7 à 8 stades larvaires peuvent être répertoriés sur de la nourriture de moindre qualité (Ali & Gaylor, 1992 ; Azidah & Sofian-Azidun, 2006 ; Mardani-Talaei *et al.*, 2012). D'abord grégaires, les larves deviennent solitaires durant les derniers stades larvaires (Capinera, 1999 ; Mardani-Talaei *et al.*, 2012).

La nymphose se déroule dans le sol pendant 6 à 10 jours (Capinera, 1999 ; Azidah & Sofian-Azidun, 2006). Les adultes se reproduisent dès l'émergence et l'oviposition commence 1 à 10 jours plus tard

(Fye & McAda, 1972 ; Capinera, 1999). Les femelles pondent habituellement 300 à 600 œufs pendant 3 à 7 jours (Capinera, 1999). Un imago peut vivre entre 10 et 13 jours (Mardani-Talaei *et al.*, 2012).

Lutte

L'utilisation fréquente d'insecticides à la fin du XX^{ème} siècle a favorisé l'apparition de mécanismes de résistance chez *S. exigua*. De nombreuses études ont démontré l'inefficacité des traitements chimiques conventionnels comme les carbamates (méthomyl), les pyréthriinoïdes (fenvalérate, cyperméthrine) ou les organochlorés (endosulfan, chlorpyrifos) à éradiquer ce ravageur (Brewer & Trumble, 1994 ; Aldosari *et al.*, 1996 ; Ahmad & Arif, 2010).

L'émergence de pesticides ayant de nouveaux modes d'action comme le méthoxyfénozide ou la chlorantraniliprole (Osorio *et al.*, 2008 ; Lai & Su, 2011) n'offre de résultats satisfaisants qu'à court terme, des résistances se développant en quelques années (Ishtiaq & Saleem, 2011 ; Che *et al.*, 2013). Une rotation des insecticides apparaît comme étant une solution plus adéquate car elle permettrait aux produits de garder une certaine efficacité (Zhao *et al.*, 2002 ; Osorio *et al.*, 2008). Celle-ci doit aller de pair avec de meilleures pratiques culturales et l'utilisation de méthodes de lutte intégrée adaptées (Osorio *et al.*, 2008 ; Che *et al.*, 2013).

Plusieurs modes de lutte intégrée contre *S. exigua* ont été envisagés par la communauté scientifique. Ceux-ci comportent l'utilisation de champignons comme *Paecilomyces fumosoroseus* et *Metarhizium anisopliae*, de nématodes ou de bactéries entomopathogènes (Moar *et al.*, 1995 ; Park & Kim, 2000 ; Han *et al.*, 2014). Barbercheck & Kaya (1991) ont d'ailleurs démontré qu'une utilisation combinée d'un nématode et d'un champignon est plus efficace que si ces espèces sont appliquées de façon individuelle. Mais l'apparition de résistance à *Bacillus thuringiensis* après 7 générations laisse transparaître pour l'utilisation de bactéries une problématique similaire à celle rencontrée avec les insecticides (Moar *et al.*, 1995). L'utilisation de NPV (*Nuclear Polyhedrosis Viruses*) est également envisageable (Kondo *et al.*, 1994) mais leur production en masse reste onéreuse et chronophage (Han *et al.*, 2014).

Enfin, un dernier intérêt est porté aux prédateurs naturels et aux parasitoïdes de *S. exigua*. Pour les premiers, des essais en serre ont montré l'importance que certains hémiptères (*Podisus maculiventris* et *P. nigrispinus*) pourraient avoir dans une planification de contrôle de ce ravageur en se nourrissant des larves de *S. exigua* (de Clercq *et al.*, 2000 ; Mohaghegh *et al.*, 2001). De nombreux parasitoïdes de ce ravageur ont déjà été répertoriés (Ruberson *et al.*, 1994). Ainsi, *Microplitis similis* (Hymenoptera : Braconidae) a un fort impact sur la croissance des larves en diminuant leur masse corporelle et en retardant leur développement (Li *et al.*, 2015). Jiang *et al.* (2011) ont également mis en évidence un meilleur contrôle des populations en combinant *M. similis* avec un NPV.

5.2. Utilisation du Si dans la lutte contre le genre *Spodoptera*

L'utilisation du Si dans le contrôle des populations de *Spodoptera* a rencontré l'intérêt de nombreux chercheurs ces dernières années.

Effet du Si sur la préférence alimentaire

Deux études menées sur *S. frugiperda* ont montré que cette espèce est capable de modifier ses choix de consommation en fonction du contenu en Si dans la plante hôte. En administrant un amendement sous forme d'acide monosilicique à des plants de riz, Nascimento *et al.* (2014) observent, après 48h, que les larves de *S. frugiperda* consomment jusqu'à trois fois plus de matériel végétal appauvri en Si par rapport aux feuilles enrichies en cet élément. Une préférence de *S. frugiperda* pour du maïs n'ayant pas reçu de traitement en Si a également été notée, bien que celle-ci ne fût pas significatif (Alvarenga *et al.*, 2017)

Effet du Si sur le *fitness* de l'insecte

Goussain *et al.* (2002) ont remarqué que l'ajout de Si à des plants de maïs augmentait la mortalité des larves de *S. frugiperda* aux deuxièmes et sixièmes stades larvaires. Les larves présentaient alors une usure importante de leurs mandibules, les empêchant de se nourrir efficacement. Les effets négatifs du Si sur la survie des larves de *S. frugiperda* ont également été observés dans une autre étude utilisant des plants de coton (Silva *et al.*, 2014).

Dans une étude récente, Brown (2019) a administré un traitement au silicate de Na à des plants de maïs afin d'évaluer l'impact de ce traitement sur la croissance et l'oviposition de *S. frugiperda*. Il en ressort que ce traitement n'a eu aucun effet notable sur ces différents aspects. Ces observations sont en contradiction avec Nascimento *et al.* (2018) qui ont répertorié une baisse importante du poids des larves de *S. frugiperda* lorsque celles-ci étaient nourries avec des feuilles de riz enrichies en Si. En outre, la longévité des imagos, le nombre d'œufs pondus et leur viabilité étaient d'autres paramètres sévèrement impactés par l'ajout de Si (Alvarenga *et al.*, 2017 ; Nascimento *et al.*, 2018). Enfin, une étude a montré que l'usure des mandibules de *S. exempta* induit par le Si affectait négativement la prise de masse et la conversion en masse du matériel végétal ingéré lorsque les larves étaient nourries avec trois espèces d'herbes différentes. Ces résultats étaient corrélés avec une réduction significative de l'absorption de N par les larves (Massey & Hartley, 2009).

Spodoptera exigua

La grande majorité des études sur l'effet du Si se sont focalisées sur l'espèce *S. frugiperda*. Cependant, il existe actuellement aucune étude concernant *S. exigua*, celui-ci ayant, pourtant, un pouvoir de destruction tout aussi important.

II. Objectifs

L'objectif général de ce travail est d'évaluer l'impact d'une alimentation à teneurs contrastées en Si sur certains paramètres de développement du ravageur foliaire *Spodoptera exigua* ainsi que sur son comportement.

Spécifiquement, nous avons formulé trois hypothèses :

1. Le Si contenu dans les feuilles affecte le comportement alimentaire des larves de *Spodoptera exigua*, qui évitent les plantes enrichies en Si et s'alimentent préférentiellement sur de la matière végétale pauvre en Si.
2. La matière végétale enrichie en Si est mal digérée, ce qui se manifeste par
 - Une quantité de matière végétale consommée réduite
 - Une prise de masse des larves diminuée
 - Une masse de fèces réduite
3. La matière végétale enrichie en Si réduit le développement et la survie de *S. exigua*, ce qui se traduit par :
 - Un allongement de la durée de chaque stade larvaire
 - Une réduction de la croissance des larves
 - Un poids des nymphes plus faible
 - Un sex-ratio modifié
 - Un taux de mortalité pour chaque stade larvaire et pour le stade nymphal plus important

III. Matériel et méthodes

1. Matériel biologique

Les modèles biologiques étudiés dans le cadre de ce travail sont : les plants de maïs, *Zea mays* L., et l'insecte phytophage, *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera : Noctuidae).

1.1. Culture de *Zea mays*

Le maïs a été choisi comme matériel végétal car il est considéré comme un accumulateur intermédiaire de Si (Liang *et al.*, 2006). Il fait partie des cultures importantes économiquement dans le monde et est un modèle fort étudié pour ses défenses contre les ravageurs. Les plants ont été cultivés en hydroponie afin d'avoir un meilleur contrôle sur l'entièreté des paramètres de culture et, plus particulièrement, sur les concentrations en Si biodisponible (**Figure 7**).

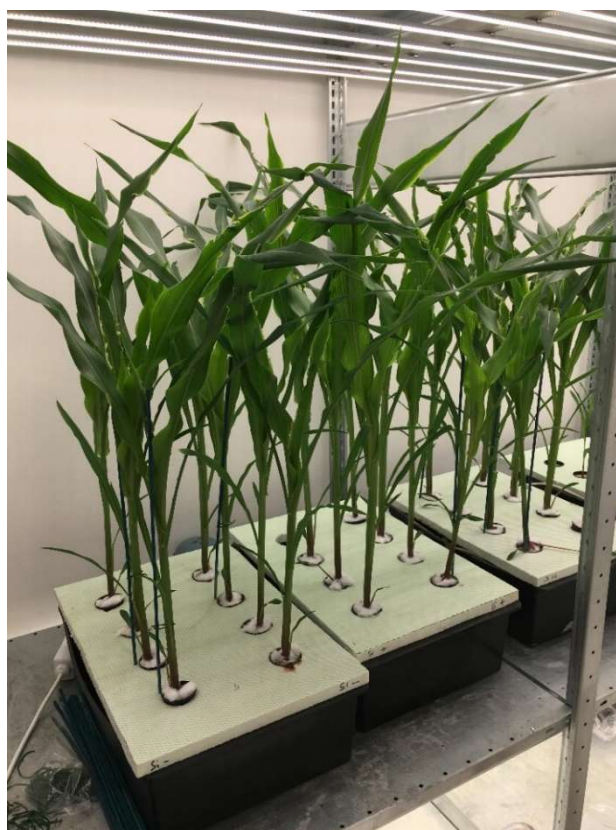


Figure 7 – Plants de maïs cultivés en hydroponie

Les graines de *Z. mays* var. Delprim (Delley Semences et Plantes, Delley, Suisse) sont d'abord mises en pré-germination dans des boîtes de Petri et recouvertes de papier absorbant humidifié pendant trois jours. Ensuite, à 0 DAT (*Days After Transplantation*) elles sont transplantées dans un substrat de laine de roche imbibée de solution nutritive Hy-Pro Hydro A+B (voir composition **Tableau 4**).

Tableau 4 – Composition de la solution nutritive

| Nutriment | Concentration [ppm] |
|---------------|---------------------|
| Azote (N) | 227,81 |
| Phosphore (P) | 23,94 |
| Potassium (K) | 227,81 |

| | |
|----------------|--------|
| Calcium (Ca) | 115,12 |
| Cuivre (Cu) | 0,085 |
| Magnésium (Mg) | 38,79 |
| Fer (Fe) | 1,476 |
| Manganèse (Mn) | 0,152 |
| Zinc (Zn) | 0,1275 |
| Sodium (Na) | 3,7 |

Pour le trempage, la solution nutritive est dosée à 25% (50mL de solution dans 20L d'eau) afin d'éviter de brûler les plantules. Les pots reposent au-dessus de bacs d'hydroponie de 27L (35x50 cm) remplis de solution nutritive à 50% qui est homogénéisée par une pompe. Ce procédé a pour but de favoriser le développement des premières racines vers la solution nutritive contenu dans les bacs. Dans un premier temps, une solution nutritive à 50% (100 mL de solution + 3,5 mL de MgSO₄ dans 20L d'eau) est ajoutée pour éviter d'endommager les plantules de maïs. Les bacs sont entreposés dans une salle de culture éclairée artificiellement selon une photopériode de 16/8 et des conditions moyennes de 22°C et à 60% d'humidité relative. La position des bacs est changée toutes les semaines afin de compenser les différences d'intensité lumineuse à l'intérieur de la salle de culture.

Du MgSO₄ 0,5M est rajouté à la solution pour diminuer le ratio K/Mg et ainsi éviter des carences en Mg. La solution de MgSO₄ est obtenue en dissolvant 69,19 g de MgSO₄ (x) H₂O (138,38 g/mol) (VWR Chemicals, Belgium) dans 1L d'eau.

Aux alentours du 10 DAT, les plantules atteignent le stade BBCH 12, soit avec deux feuilles étalées (Meier *et al.*, 2009). A partir de ce moment, la solution nutritive est remplacée deux fois par semaine par une solution nutritive à 100% (200 mL de solution Hy-Pro Hydro A+B + 7 mL de MgSO₄ 0,5M dans 20L d'eau).

Le Si sous forme d'acide monosilicique H₄SiO₄ (+/- 1000 ppm Si) est ajouté aux plantes à partir de 10 DAT et ce, deux fois par semaine. Trois modalités différentes sont élaborées en fonction du volume d'acide monosilicique ajouté aux plantes (voir **Tableau 5**). La réalisation de la solution d'acide monosilicique est expliquée au §2 de cette partie.

Tableau 5 – Volume de H₄SiO₄ ajouté pour chaque modalité

| Modalité | Volume ajouté (mL) | Concentration de H ₄ SiO ₄ dans la solution nutritive (mM) |
|----------|--------------------|--|
| Si - | 0 | 0,05 – 0,1 |
| Si + | 350 | 0,6 |
| Si ++ | 1100 | 1,7 |

1.2. Elevage de *Spodoptera exigua*

L'insecte modèle utilisé dans le cadre de ce travail est *Spodoptera exigua* (Hübner), un lépidoptère de la famille des *Noctuidae*. Il s'agit d'un ravageur de cultures cosmopolite dont la présence a été référencée en Belgique et qui représente une problématique importante en raison de son adaptation aux basses températures et sa résistance aux pesticides (Kim & Song, 2000 ; Smaghe *et al.*, 2000 ; Osorio *et al.*, 2008)

Modalités d'élevage

Des œufs ont été achetés chez Entocare (Pays-Bas) et sont élevés dans un laboratoire de quarantaine éclairé artificiellement selon une photopériode de 16/8h dans des conditions moyennes de température de 24°C et à 35% d'humidité relative.

Les larves sont déposées dans des boîtes en plastique dont le fond est couvert par du papier absorbant qui est changé régulièrement. Elles sont nourries avec une diète artificielle (General Purpose Lepidoptera Diet : Frontiers Insects, USA) (**Figure 8**). Les imagos sont déposés dans une cage de vol en nylon cubique de 60cm de côté. Les œufs pondus sont récupérés sur du papier absorbant et sont ensuite transférés dans une boîte en plastique.



Figure 8 – Elevage de *S. exigua*

2. Préparation de la solution d'acide monosilicique

La solution d'acide monosilicique (1000 ppm Si) est réalisée selon le protocole de Cornélis *et al.* (2010a). 1L de solution de métasilicate de Na pentahydraté ($Na_2SiO_3 \cdot 5H_2O$) (VWR Chemicals, Belgium) ainsi que 1L de résine échangeuse d'ions saturée en H^+ (Amberlite IR-120) sont répartis équitablement dans 5 erlenmeyers de 500 mL et sont mis en agitation pendant 1h30. Pendant l'agitation, le Na est échangé avec les H^+ de la résine pour former du H_4SiO_4 . La solution est ensuite filtrée sur un tamis de 250 μm . Après l'avoir rincée avec un litre d'eau déminéralisée, 2L de solution d'acide monosilicique sont obtenus. 8L d'eau déminéralisée sont ajoutés pour former 10L de solution d' H_4SiO_4 (1000 ppm Si). Celle-ci est conservée à 4°C.

La résine doit être régénérée afin d'être réutilisée. Pour ce faire, 1L de résine est ajouté à 1L d'HCl 2M. Le mélange est agité pendant 2h avec un bras mécanique à hélice (**Figure 9**). Après avoir répété l'opération 3 fois, la résine est rincée à l'eau déminéralisée dans une éprouvette graduée de 2L. Pour être efficace, le rinçage se déroule avec un jet d'eau continu pendant 12h. Le pH et la conductivité de la résine sont vérifiés pour s'assurer que ces paramètres soient similaires à ceux de l'eau déminéralisée.



Figure 9 – Régénération de la résine

3. Dosage du Si végétal

Un dosage en Si foliaire a été réalisé sur les plantes cultivées dans les trois modalités en Si (Si - ; Si + ; Si ++). Cette opération est réalisée sur des plants de maïs présentant les mêmes paramètres de croissance que les plants utilisés dans le cadre des manipulations.

Le protocole utilisé est celui de Chao & Sanzalone (1992, cité par Cornélis *et al.*, 2010b) et comprend plusieurs étapes : la calcination, la fusion alcaline et enfin l'analyse par spectrométrie (ICP-OES).

3.1. Calcination

Des feuilles de plants entre les stades BBCH 16 et 18 (6 à 8 feuilles complètement étalées) sont prélevées et mises à l'étuve à 50°C pendant 48h. Elles sont ensuite broyées et déposées dans des creusets en porcelaine préalablement pesés. La pesée des creusets pleins permet d'en déduire la matière végétale sèche en soustrayant le poids des creusets vides.

Ensuite, vient l'étape de calcination. Les creusets sont mis au four pendant 24h en suivant plusieurs paliers jusqu'à 450°C (**Tableau 6**).

Tableau 6 – Durée et température des paliers de la fusion alcaline

| Durée (h) | Température four (°C) |
|-----------|-----------------------|
| 1 | 100 |
| 1 | 200 |
| 0,5 | 250 |
| 0,5 | 300 |
| 0,5 | 350 |
| 0,5 | 400 |
| 20 | 450 |

Après refroidissement, les creusets sont pesés à nouveau pour déterminer la perte à feu. Cette perte à feu est obtenue en effectuant la différence entre la masse initiale des creusets pleins et la masse des creusets après calcination.

3.2. Fusion alcaline

1,8 g de métaborate de lithium (LiBO_2) et 0,4 g de tétraborate de lithium ($\text{Li}_2\text{B}_4\text{O}_7$) sont ajoutés aux cendres de maïs. Après homogénéisation, le tout est transvasé dans un creuset en graphite. Ces creusets sont ensuite déposés dans le four à 1000°C pendant 5 minutes. Pendant ce temps, 3 erlenmeyers contenant entre 60 et 70 mL d' HNO_3 sont mis à chauffer entre 100 et 150°C sur des plaques agitatrices chauffantes. Après 5 minutes, les creusets sont sortis du four et le pellet est transvasé dans un erlenmeyer. Le contenant de l'erlenmeyer est mis en agitation afin de dissoudre complètement le pellet. La solution est par la suite transvasée quantitativement dans un ballon jaugé de 100 mL et porté au trait avec de l' HNO_3 (2M). Après agitation du ballon et refroidissement, la solution est versée dans un cove en plastique.

3.3. Analyse spectrométrique

L'analyse du Si contenu dans la solution est effectuée par quantification élémentaire à l'aide de l'ICP-AES. Une droite d'étalonnage est réalisée à l'aide d'un standard (SiO_2 Certipur, 1000 mg/L) afin de calibrer l'appareil. Pour ce faire, le standard est dilué à 1, 2, 4 et 10 ppm. Avant de passer dans le spectromètre, les échantillons de Si végétal sont dilués par un facteur 10 avec de l'eau déminéralisée.

4. Analyses comportementales

4.1. Si et préférence alimentaire

Cette expérience étudie l'effet du Si sur la préférence alimentaire de *Spodoptera exigua*. A cette fin, 76 et 83 larves de *S. exigua* du troisième et cinquième stade larvaire, respectivement, ont été placées individuellement dans des boîtes de Petri de 20 cm de diamètre. Dans chaque boîte, trois morceaux de feuilles de maïs d'environ 3x5 cm de dimension (stade BBCH 16-18) sont disposés en anneau (**Figure 10**). Ces morceaux proviennent de plants cultivés selon trois modalités différentes en Si. Dans chaque boîte de Petri, un fond d'agar 1% a été coulé au préalable afin de limiter la dessiccation des feuilles. Pour éviter que les larves ne s'échappent de l'arène, les boîtes sont entourées de parafilm.

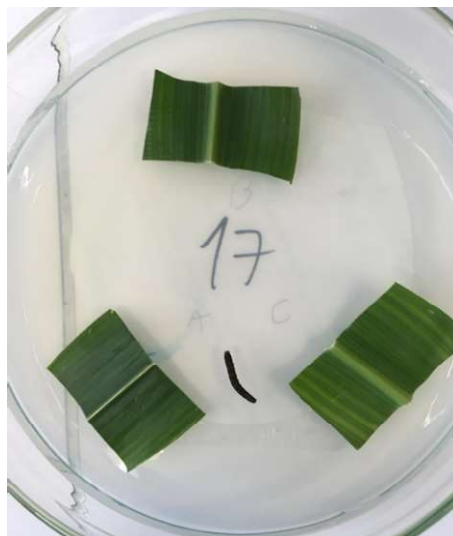


Figure 10 – Disposition des feuilles de maïs lors de l'expérimentation sur la préférence alimentaire de *S. exigua* (A=Si - ; B=Si + ; C=Si ++)

Les boîtes de Petri ont ensuite été conservées dans le noir et dans des conditions adaptées (21°C, 50% HR en moyenne) durant 48h. Les surfaces foliaires consommées par les larves ont été mesurées avant et après l'expérimentation à l'aide du logiciel ImageJ (Wayne Rasband, National Institutes of Health, USA. Java 1.8.0_112 (64-bit)). Deux seuils ont été déterminés :

- 1) Un **seuil minimal de consommation** : une larve ayant consommé moins de 25% de la consommation moyenne des 5 larves les plus consommatrices ne sera pas gardée dans les analyses statistiques.
- 2) Un **seuil de sensibilité** lié à l'utilisation d'ImageJ. Le logiciel introduit un biais dans ses mesures qui ne lui permet pas de déterminer avec exactitude la surface réelle d'une feuille. Toute mesure de surface qui sera inférieure à ce biais ne sera alors pas comptabilisée. La valeur de ce biais sera déterminée dans la section suivante.

Calibration d'ImageJ

Le logiciel ImageJ a été testé afin de déterminer sa fiabilité et sa sensibilité. Pour ce faire, 10 répliques d'une surface foliaire connue (8,55 cm²) ont été analysés par le logiciel. Il en résulte un biais moyen de 0,11 cm² par rapport à la surface réelle (**Tableau 7**).

Un deuxième test a été mené avec pour but d'estimer l'amplitude maximale que le logiciel pouvait donner pour une même surface. La même feuille que celle du premier test a été utilisée à la différence près qu'elle fût rognée afin de ne pas connaître sa surface exacte. Le test a été réalisé sur 20 répliques et un écart de 0,13 cm² a été constaté entre les différentes mesures (**Tableau 7**).

Par conséquent, un seuil minimal de consommation de 0,13 cm² sera utilisé dans le cadre de cette expérimentation.

Tableau 7 – Etude de sensibilité du logiciel ImageJ

| | Moyenne (cm²) | RMSE | Amplitude maximale entre les mesures (cm²) | Biais sur la mesure (cm²) |
|--|---------------------------------|-------------|--|---|
| Surface connue (8,55 cm ²) | 8,66 | 1,27% | 0,13 | 0,11 |
| Surface inconnue | 7,90 | 0,66% | 0,13 | / |

4.2. Si et efficacité de l'alimentation

Le but de cette deuxième expérience est d'étudier si le Si a une influence sur l'efficacité de l'alimentation de *S. exigua*. 92 larves au cinquième stade ont été utilisées pour cette expérimentation. Celles-ci ont été disposées individuellement dans une boîte de Petri de 9 cm de diamètre (**Figure 11**) après avoir été préalablement affamées pendant 24h. Les larves sont nourries avec un morceau de feuille de maïs de 4x4 cm (stade BBCH 16-18) qui est échangé par des morceaux de même modalité en Si toutes les 24h pendant les trois jours de l'expérimentation. Afin de limiter l'assèchement des feuilles, un papier filtre humidifié de 42,5 cm de diamètre est déposé dans le fond de la boîte. L'expérimentation se déroule dans des conditions d'humidité et de température adéquates (21°C, 50% HR en moyenne). Au terme des trois jours de l'expérience, les larves ont été affamées une seconde fois pendant 24h afin que celles-ci complètent leur cycle de digestion.



Figure 11 – Dispositif de l'expérimentation sur l'efficacité de l'alimentation de *S. exigua*

Au cours de l'expérience, plusieurs pesées sont réalisées à l'aide d'une balance analytique de la marque Kern (Kern & Sohn, Allemagne) ayant une précision d'un cent-millième de gramme.

- La masse fraîche des feuilles avant introduction
- La masse fraîche et sèche des feuilles après 24h. Afin d'obtenir la masse sèche, les feuilles ont été passées à l'étuve à 50°C pendant 48h.
- La masse fraîche des larves avant introduction et au terme de l'expérience
- La masse fraîche des fèces de chaque larve.

Ces mesures sont répétées toutes les 24h pendant les trois jours de l'expérience.

A partir des pesées, trois indices ont été calculés pour chaque larve (Massey *et al.*, 2006 ; Hall *et al.*, 2020a) :

1. Le taux de croissance relatif (*Relative Growth Rate*)

$$RGR = \frac{\text{gain de masse de la larve [mg]}}{\text{masse initiale de la larve [mg]} \times \text{durée [jour]}}$$

2. La consommation relative (*Relative Consumption*)

$$RC = \frac{\text{masse sèche de matériel végétal ingéré [mg]}}{\text{masse moyenne de la larve au cours de l'expérience [mg]}}$$

3. La masse fraîche de fèces produite [mg]

4.3. Si et développement larvaire

Cette troisième expérimentation a été conçue pour étudier l'effet du Si sur les paramètres de développement de *S. exigua*. 111 larves récemment écloses ont été placées individuellement dans des boîtes de Petri de 9 cm de diamètre. Les larves ont été nourries pendant tout leur développement larvaire avec des morceaux de feuilles de maïs de 4x4 cm (BBCH 16-18) renouvelés régulièrement et de même modalité en Si. Afin de limiter l'assèchement des feuilles, un fond d'agar 1% a été coulé au préalable dans les boîtes de Petri.

Le nombre de jours s'écoulant entre chaque stade larvaire a été comptabilisé. La présence d'une capsule céphalique est l'élément indicateur d'un changement de stade larvaire. A partir du troisième stade, les larves ont été mesurées tous les trois jours à l'aide d'un papier millimétré (**Figure 12A**). La

taille des larves a été estimée lorsque celles-ci étaient en extension maximale. Un taux de croissance journalier a été estimé pour chaque larve sur base de la pente de leur droite de croissance.

Une fois au stade nymphal (**Figure 12B**), le poids des nymphes a été déterminé à l'aide d'une balance analytique de la marque Kern (Kern & Sohn, Allemagne). Le sexe a également été évalué en utilisant un binoculaire afin de définir le *sex ratio*. Enfin, le taux de mortalité a été déterminé pour chaque stade larvaire ainsi qu'au stade nymphal.

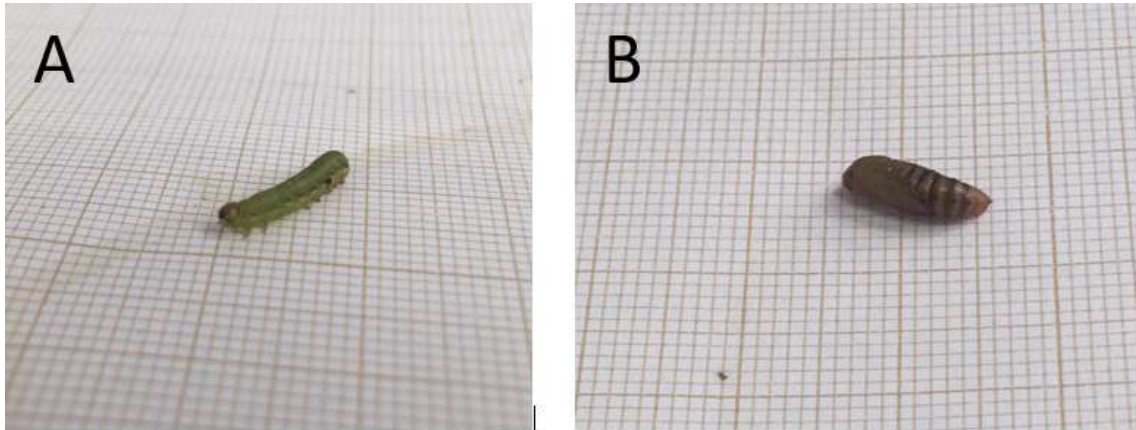


Figure 12 – Larve (A) et nymphe (B) de *S. exigua* sur papier millimétré

5. Analyse statistique des résultats

Le logiciel RStudio a été utilisé pour l'ensemble des analyses statistiques.

L'effet de la biodisponibilité en Si en hydroponie sur les teneurs foliaires en Si ainsi que sur la préférence alimentaire et les indices de croissance larvaire ont été étudiés en y appliquant une ANOVA à un facteur fixe (en cas de respect de l'hypothèse de normalité) ou Kruskal-Wallis (en cas de non-respect de l'hypothèse de normalité). Si l'ANOVA ou le test de Kruskal-Wallis est significatif, les tests de Tukey (en cas de respect de l'hypothèse de normalité) et de Dunnett avec l'ajustement de Bonferroni (en cas de non-respect de l'hypothèse de normalité) ont été appliqués. Un test χ^2 a été utilisé pour l'évaluation du *sex ratio*, paramètre lié à l'expérience sur le développement larvaire. Il est important de spécifier que l'hypothèse nulle est généralement rejetée lorsque la *p-value* du test est inférieure à 0,05, à l'exception du test de Dunnett qui requiert une *p-value* inférieure à 0,025 (0,05/2).

Afin de respecter l'hypothèse de normalité, différentes transformations ont été effectuées. Pour l'expérience sur la préférence alimentaire, les données de surface foliaires des cinquièmes stades larvaires ont subi une « *rntransform* ». Les données de RC ont également été transformées de la même façon pour l'expérience sur l'efficacité de l'alimentation de *S. exigua*. Enfin, une transformation racine carrée a été effectuée sur les durées du troisième stade ainsi qu'une transformation inverse sur les durées totales de la phase larvaire pour l'expérience sur le développement larvaire.

Afin d'évaluer la mortalité des larves, deux tests différents ont été effectués. Un test χ^2 a d'abord été utilisé pour déceler des différences significatives entre les taux de mortalité des différents stades larvaires. Ensuite, des courbes de survie de Kaplan-Meier ont été dressées et ont été couplées à un test *Logrank* dans le but de déterminer si l'évolution de la mortalité suit des tendances similaires en fonction du traitement en Si.

IV. Résultats

1. Quantification des teneurs en Si dans les feuilles de maïs

L'ajout de Si impacte les teneurs en Si dans les feuilles de maïs ($n = 15$; $F_{2,12} = 39,39$; $p = 5,34e^{-6}$). Les valeurs moyennes passent de 0,21 g Si/kg MS (sans ajout de Si) à 3,85 et 8,06 g Si/kg MS pour les plantes Si + et Si ++, respectivement (**Figure 13**). Les résultats du test de Tukey montrent qu'il existe des différences très significatives entre les plantes Si – et Si + ($p = 0,0038$) ainsi qu'entre les plantes Si + et Si ++ ($p = 0,0013$).

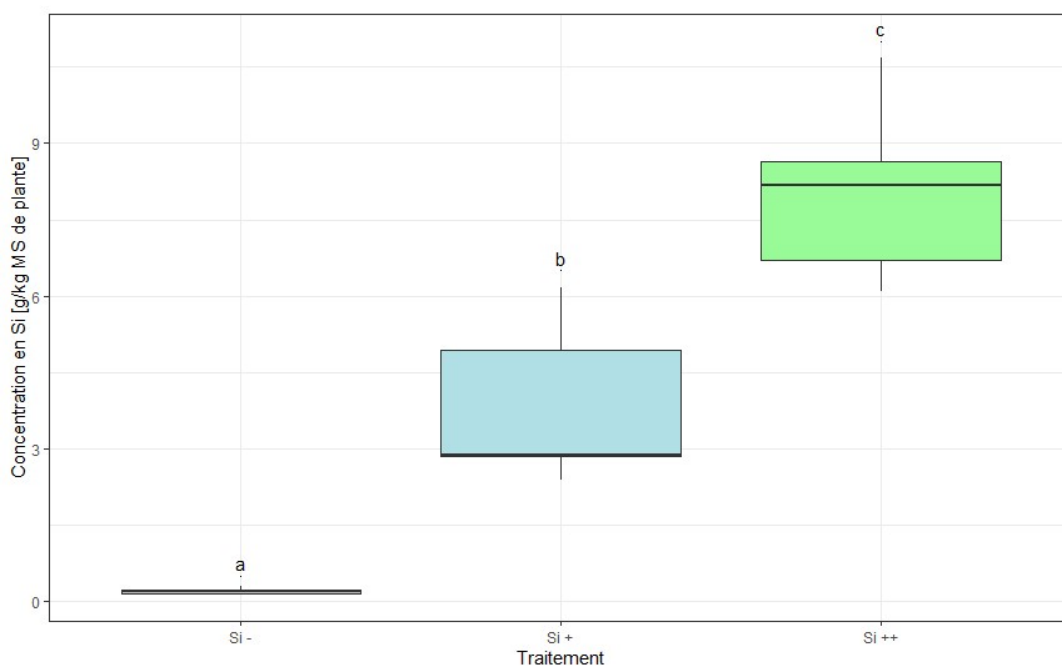


Figure 13 – Distribution des teneurs en Si dans les feuilles de maïs en fonction des modalités en Si dans l'hydroponie. Des lettres minuscules différentes indiquent une différence significative entre les modalités ($p < 0,05$)

2. Influence du Si sur la préférence alimentaire de *Spodoptera exigua*

La préférence alimentaire du troisième stade larvaire de *S. exigua* est indépendante du contenu foliaire en Si ($n = 50$; $\chi^2 = 0,316$; $p = 0,854$) (**Figure 14**). La consommation moyenne pour les trois modalités de Si sont : Si - = 0,67 cm² ; Si + = 0,62 cm² ; Si ++ = 0,67 cm².

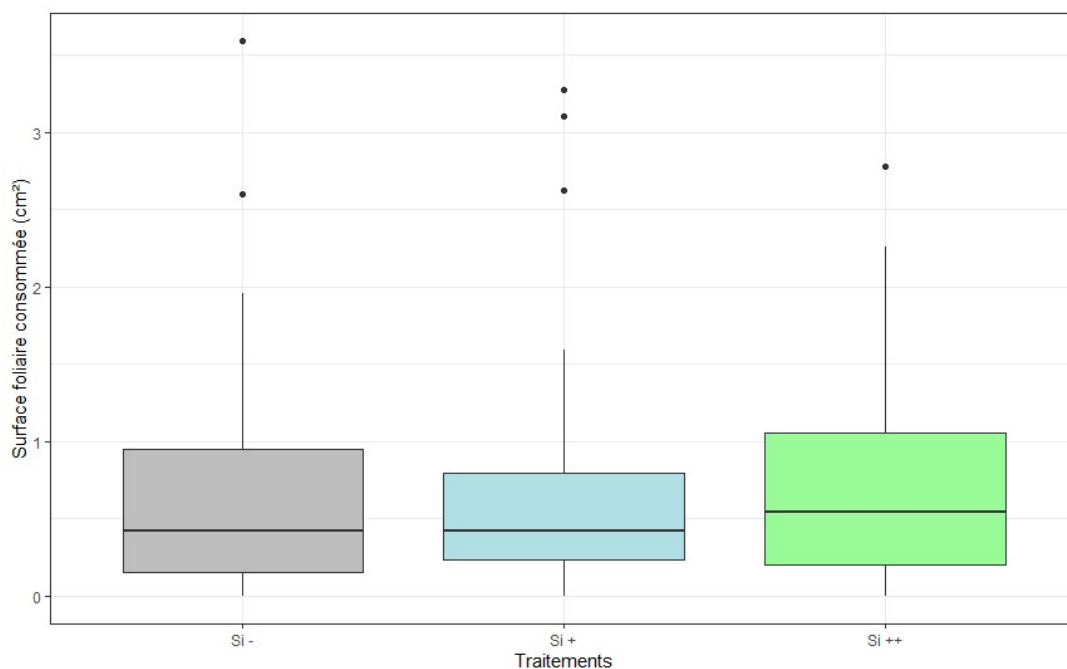


Figure 14 – Consommations foliaires des larves de *S. exigua* de troisième stade pour chaque modalité contrastée d’apports en Si en hydroponie

Ces résultats contrastent avec ceux du cinquième stade larvaire. La teneur en Si a impacté la consommation foliaire ($n = 54$; $F_{2,159} = 11,23$; $p = 2,75e^{-5}$) (**Figure 15**), les feuilles appauvries en Si (Si –) étant plus consommées que les feuilles enrichies Si + ($p = 0,012$) et Si ++ ($p = 1,7e^{-5}$). *A contrario*, les consommations des feuilles Si + et Si ++ ne sont pas significativement différentes ($p = 0,175$). Les larves consomment en moyenne $7,35 \text{ cm}^2$, $5,85 \text{ cm}^2$ et $4,92 \text{ cm}^2$ des feuilles Si –, Si + et Si ++, respectivement.

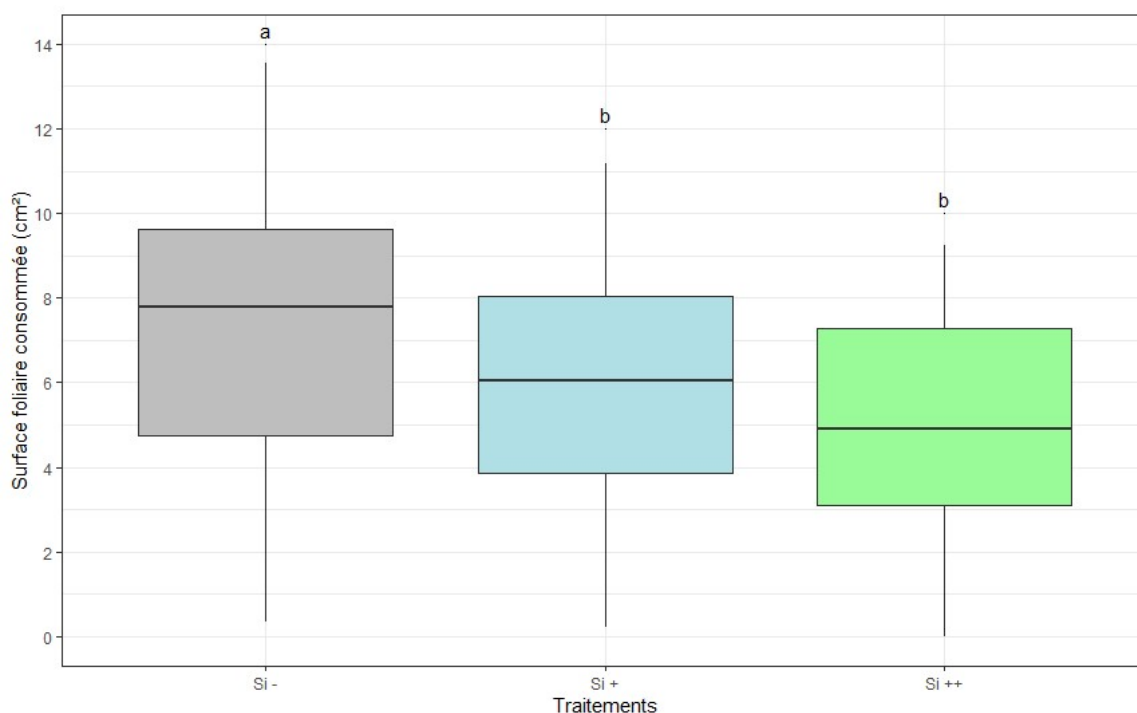


Figure 15 – Consommations foliaires des larves de *S. exigua* de cinquième stade pour chaque modalité contrastée d’apport en Si en hydroponie. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives entre les modalités ($p < 0,05$)

Sur 50 larves testées pendant leur troisième stade, seulement 25 larves ne consomment que deux feuilles de maïs sur les trois disponibles et seules trois larves ne goûtent qu'à une seule feuille. En ce qui concerne les cinquièmes stades larvaires, une seule larve n'a pas consommé une des feuilles de maïs, la quasi-totalité des larves ayant consommé les trois feuilles. Le **Tableau 8** montre que les larves n'ont pas évité des feuilles d'une modalité en Si précise.

Tableau 8 – Nombre et modalité des feuilles non consommées par les larves de *S. exigua* au troisième (III) et cinquième stade (V)

| Stade larvaire | Nombre de feuilles non consommées | Nombre de larves concernées | Feuilles Si- non consommées | Feuilles Si+ non consommées | Feuilles Si++ non consommées | <i>p</i> -value du test χ^2 |
|----------------|-----------------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|------------------------------|----------------------------------|
| III | 2 sur 3 | 3 | 1 | 3 | 2 | 0,60 |
| | 1 sur 3 | 25 | 11 | 8 | 6 | 0,47 |
| V | 1 sur 3 | 1 | 0 | 0 | 1 | / |

3. Influence du Si sur l'efficacité de l'alimentation de *S. exigua*

Le RGR des larves est réduit de façon importante lorsque celles-ci sont nourries avec des feuilles de maïs enrichies en Si ($n = 92$; $F_{2,89} = 10,23$; $p = 0,0001$) (**Figure 16**). Si les différences sont fortement marquées entre les larves Si – et Si + ($p = 0,0001$) ainsi qu'entre les larves Si – et Si ++ ($p = 0,004$), le test de Tukey ne montre pas de différence significative entre les modalités Si + et Si ++ ($p = 0,6$). Le RGR moyen s'élève à 0,565 pour la modalité Si – , 0,319 pour la modalité Si + et 0,381 pour la modalité Si ++.

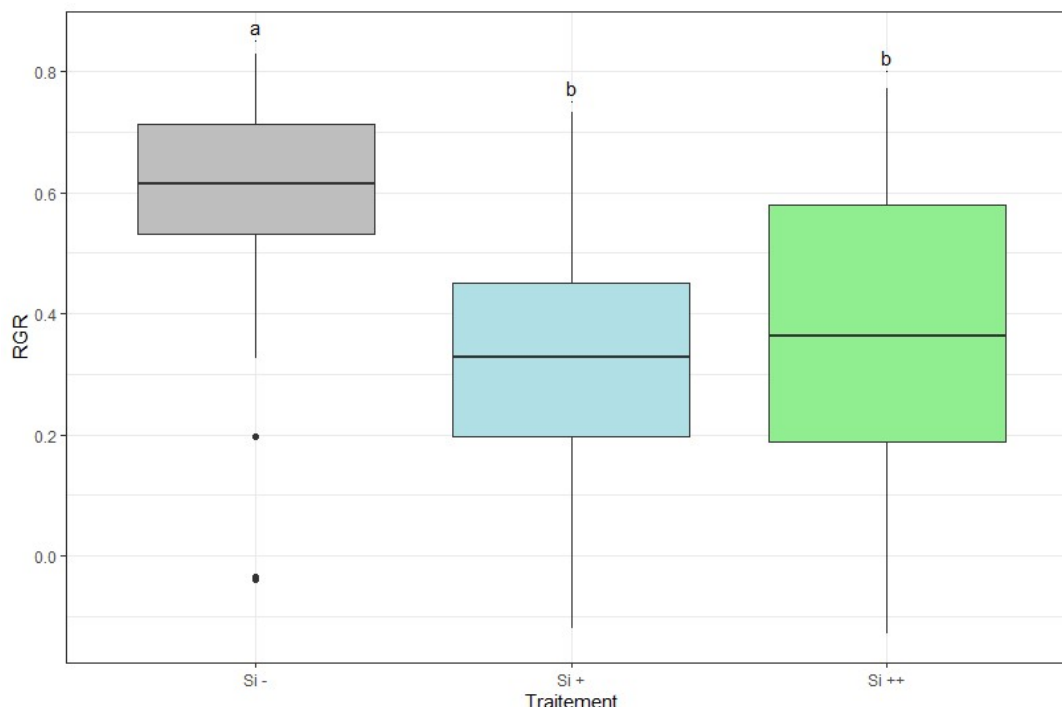


Figure 16 – RGR des larves de *S. exigua* pour chaque modalité contrastée d'apport en Si en hydroponie. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives entre les modalités ($p < 0,05$)

A contrario, le Si n'a pas eu d'effet sur le RC des larves ($n = 92$; $F_{2,89} = 1,118$; $p = 0,331$) (**Figure 17**). Les moyennes diminuent faiblement avec l'enrichissement des feuilles en Si (Si - = 0,786 ; Si + = 0,680 ; Si ++ = 0,630).

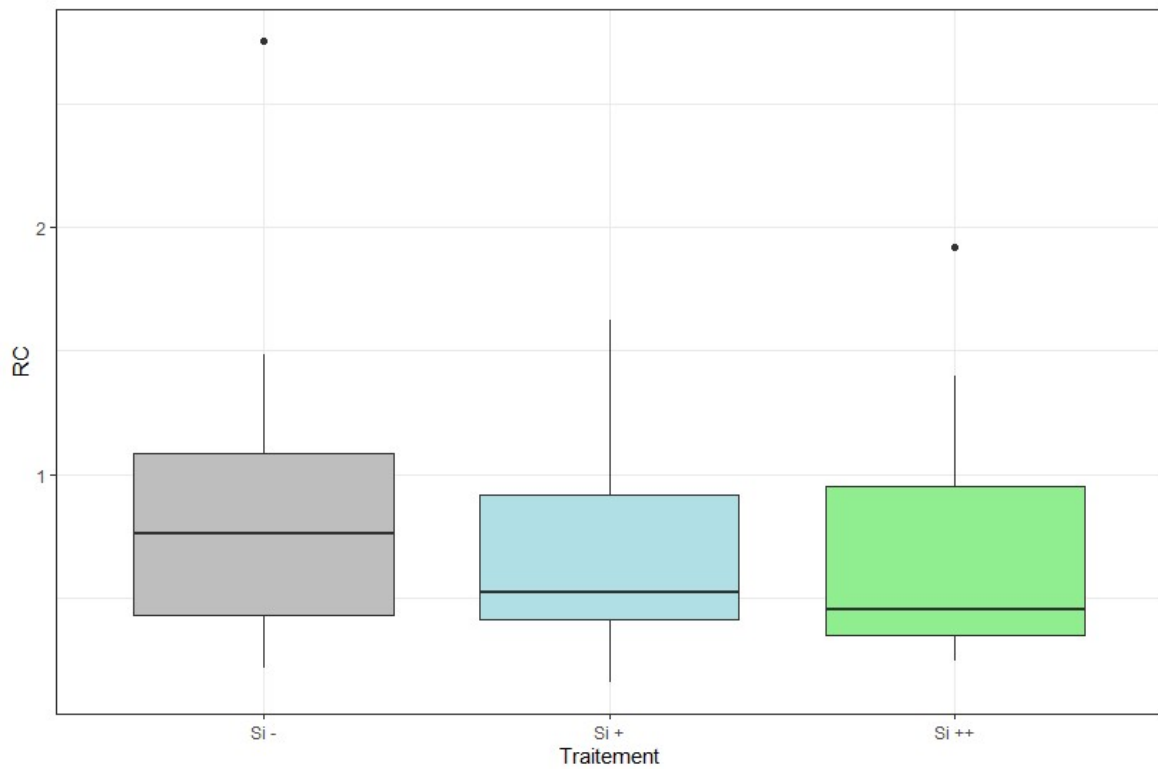


Figure 17 – RC des larves de *S. exigua* pour chaque modalité contrastée d'apport en Si en hydroponie

Enfin, l'enrichissement en Si des feuilles réduit de façon très importante la masse de fèces rejetée par les larves ($n = 92$, $F_{2,89} = 14,98$; $p = 2,47e^{-6}$) (**Figure 18**). Les larves nourries avec des feuilles dépourvues en Si génèrent beaucoup plus de fèces que les larves nourries avec des feuilles Si + ($p = 4e^{-5}$) et Si ++ ($p = 2e^{-5}$). Cependant, de façon similaire au RGR, aucun effet n'est observé entre les modalités Si + et Si ++ ($p = 0,98$). La masse fraîche moyenne rejetée par les larves diminue de 100 mg pour la modalité Si - à 65,8 mg et 64,4 mg pour les modalités Si + et Si ++, respectivement.

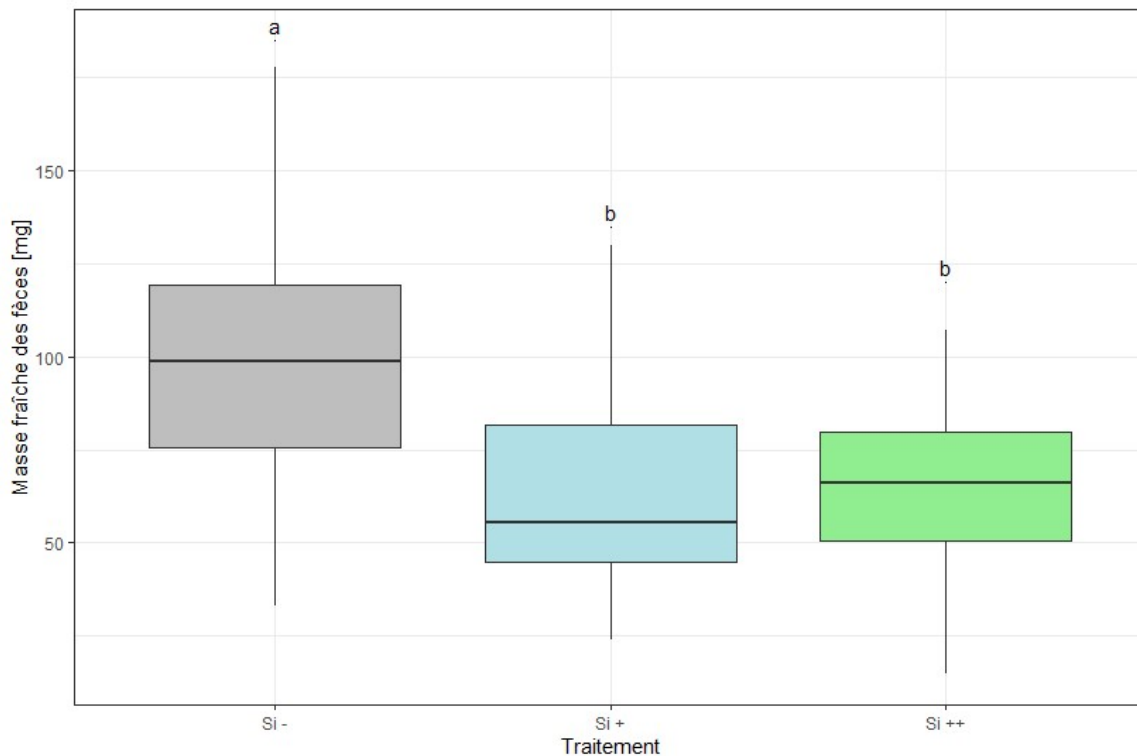


Figure 18 – Masse fraîche des fèces rejetées par les larves de *S. exigua* pour chaque modalité contrastée d'apport en Si en hydroponie. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives entre les modalités ($p < 0,05$)

4. Influence du Si sur le développement larvaire de *S. exigua*

Evolution temporelle de la taille des larves

Le Si réduit le taux de croissance journalier des larves de *S. exigua* ($n = 66$; $\chi^2 = 34,204$; $p = 3,738e^{-8}$) (**Figure 19**). Les différences sont particulièrement marquées entre les larves Si – et Si + ($p = 0,0007$) et les larves Si – et Si ++ ($p < 0,0001$). Aucune différence significative n'est observée entre les larves Si + et Si ++ (p *Dunnnett Test* = $0,0367 > 0,025$). Le taux de croissance journalier moyen passe de 2,17 mm/jour pour les larves Si – à 1,51 mm/jour pour les larves Si + et 1,09 mm/jour pour les larves Si ++.

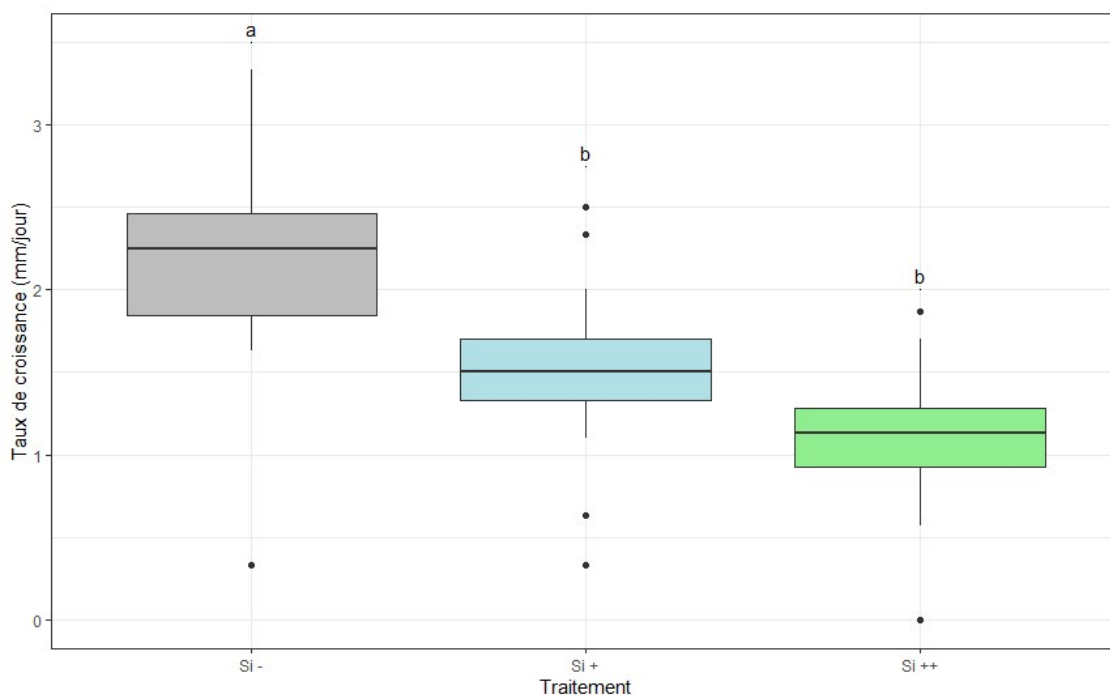


Figure 19 – Taux de croissance journalier des larves de *S. exigua* pour chaque modalité contrastée d’apport en Si en hydroponie. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives entre les modalités ($p < 0,05$)

La **Figure 20** montre l’évolution moyenne de la taille des larves en fonction de la modalité en Si. Les tailles pour les modalités Si – et Si + ne sont pas disponibles pour le 12^{ème} jour car la majorité des larves ont nymphosé et ont donc terminé leur développement larvaire entre le 9^{ème} et 12^{ème} jour.

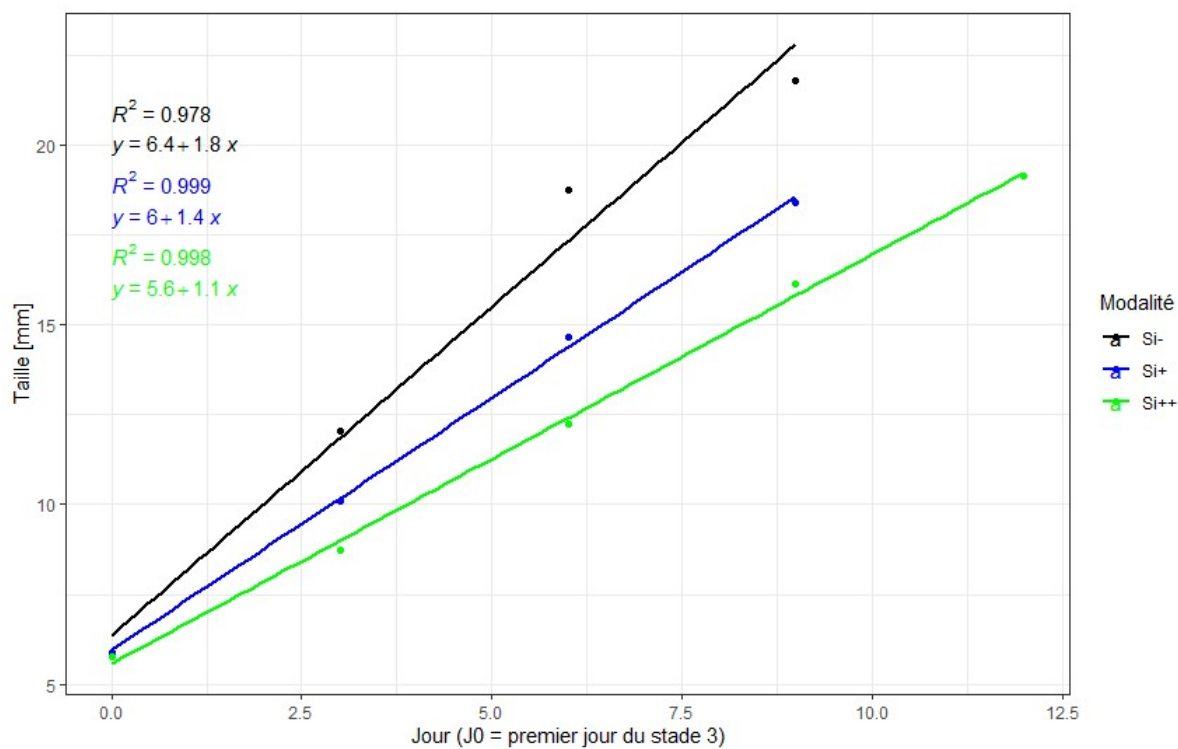


Figure 20 – Evolution moyenne de la taille des larves de *S. exigua* en fonction des modalités en Si

Durée des stades larvaires

Le Si prolonge la durée du stade larvaire ($n = 31$; $F_{2,28} = 3,778$; $p = 0,035$) : les larves nourries avec des feuilles Si ++ ont un développement larvaire rallongé en moyenne de 3,61 jours par rapport aux larves nourries avec des feuilles Si -. Le Si impacte la durée des stades III ($p = 0,0049$), IV ($p = 0,0028$) et V ($p = 0,0024$) mais n'a pas d'effets significatifs sur celle des stades I, II et VI (**Tableau 9**). La durée du développement des larves Si + n'est pas significativement différente de celles des larves Si - (à l'exception du stade IV) et Si ++.

Tableau 9 – Durée des stades et du développement larvaire complet de *S. exigua* (jours). Les valeurs moyennes sont suivies de l'intervalle de confiance (95%). NS signifie qu'aucun effet significatif n'a été observé. Dans le cas contraire, des lettres différentes dans une même colonne indiquent des différences significatives ($p < 0,05$)

| Modalité | Stade I (NS) | Stade II (NS) | Stade III | Stade IV | Stade V | Stade VI (NS) | Développement complet |
|----------------|-----------------|------------------|---------------|--------------|---------------|------------------|-----------------------|
| Si - | 2,83 ± 0,40 | 3,45 ± 0,70 | 2,78 ± 0,32a | 1,96 ± 0,37a | 2,17 ± 0,34a | 4,54 ± 0,58 | 18,77 ± 1,90a |
| Si + | 3,30 ± 0,70 | 4,13 ± 0,67 | 3,50 ± 0,62ab | 2,84 ± 0,56b | 2,75 ± 0,53ab | 4,90 ± 0,92 | 21,30 ± 2,61ab |
| Si ++ | 3,48 ± 0,69 | 3,91 ± 0,77 | 4,06 ± 0,79b | 3,27 ± 0,77b | 3,27 ± 0,57b | 5,25 ± 0,59 | 22,38 ± 2,86b |
| p-value | 0,49 | 0,15 | 0,0049 | 0,0028 | 0,0024 | 0,31 | 0,035 |

Poids et sex ratio des nymphes

La teneur en Si dans les feuilles de maïs n'affecte pas le poids des nymphes ($n = 31$; $F_{2,28} = 2,87$; $p = 0,069$) ni le sex ratio ($n = 31$; $\chi^2 = 0,962$; $p = 0,62$) (**Tableau 10**). Ce dernier paramètre est défini comme le rapport entre le nombre de mâles et le nombre de femelles. Il est important de souligner le faible nombre de répétitions pour ces paramètres (13 nymphes Si -, 10 nymphes Si + et 8 nymphes Si ++), due à une forte mortalité des individus (**Tableau 10**).

Tableau 10 – Poids et sex ratio des nymphes de *S. exigua*. Les valeurs moyennes sont suivies de l'intervalle de confiance (95%). NS signifie qu'aucun effet significatif n'a été observé.

| Modalité | Poids des nymphes [mg] (NS) | Sex ratio (NS) |
|----------------|-----------------------------|----------------|
| Si - | 75,93 ± 4,71 | 0,63 |
| Si + | 69,90 ± 14,22 | 2,33 |
| Si ++ | 61,63 ± 8,14 | 1,67 |
| p-value | 0,074 | 0,62 |

Mortalité des larves et des nymphes

Sur l'entièreté des phases larvaires ($n = 111$; $\chi^2 = 0,889$; $p = 0,64$) et nymphales ($\chi^2 = 0,338$; $p = 0,84$), le Si n'impacte pas la mortalité des larves. La mortalité des larves est très importante, dépassant les 60% pour les trois modalités en Si (**Tableau 11**).

Seuls les stades I ($\chi^2 = 10,811$; $p = 0,0045$) et V ($\chi^2 = 9,460$; $p = 0,0088$) montrent des différences significatives en fonction des contenus en Si. Au stade I, le taux de mortalité des larves quadruple entre les larves Si - et Si ++, celui des larves Si + n'étant pas significativement différent des deux autres modalités. De façon étonnante, aucune mortalité au stade V n'a été détectée pour les larves Si ++. Conséquemment, les larves Si + et Si ++ présentent des taux de mortalité différents. Les larves sont sensibles au stade II et VI, particulièrement pendant leur entrée en nymphose, ainsi qu'au stade nymphal.

Tableau 11 – Taux de mortalité de *S. exigua* par stade de développement (%). NS signifie qu’aucun effet significatif n’a été observé. Dans le cas contraire, des lettres différentes dans une même colonne indiquent des différences significatives ($p < 0,05$)

| Modalité | Stade I | Stade II (NS) | Stade III (NS) | Stade IV (NS) | Stade V | Stade VI (NS) | Total phase larvaire (NS) | Nymphe (NS) |
|----------------|---------|---------------|----------------|---------------|---------|---------------|---------------------------|-------------|
| Si - | 5,41a | 16,22 | 5,41 | 5,41 | 2,70ab | 29,73 | 64,87 | 13,51 |
| Si + | 10,81ab | 27,03 | 8,11 | 2,70 | 8,11b | 16,22 | 72,97 | 16,22 |
| Si ++ | 21,62b | 18,92 | 10,81 | 8,11 | 0,00a | 16,22 | 75,68 | 13,51 |
| <i>p-value</i> | 0,0045 | 0,22 | 0,41 | 0,26 | 0,0088 | 0,094 | 0,64 | 0,84 |

La réalisation de courbes de survie confirme l’absence d’influence du Si sur la mortalité des larves (**Figure 21**). La *p-value* du test de *Logrank* est en effet supérieure à 0,05 et montre que les risques de mortalité entre les modalités ne sont pas significativement différents. On peut néanmoins remarquer que, entre les jours 2 et 16, les probabilités de survie des larves Si – sont meilleures que celles des larves Si ++. Ces différences de performance sont liées à la forte mortalité des larves Si ++ observée lors du stade I (**Tableau 11**). Après le jour 16, l’évolution de la mortalité des larves suivent des tendances similaires, peu importe l’enrichissement des feuilles de maïs en Si.

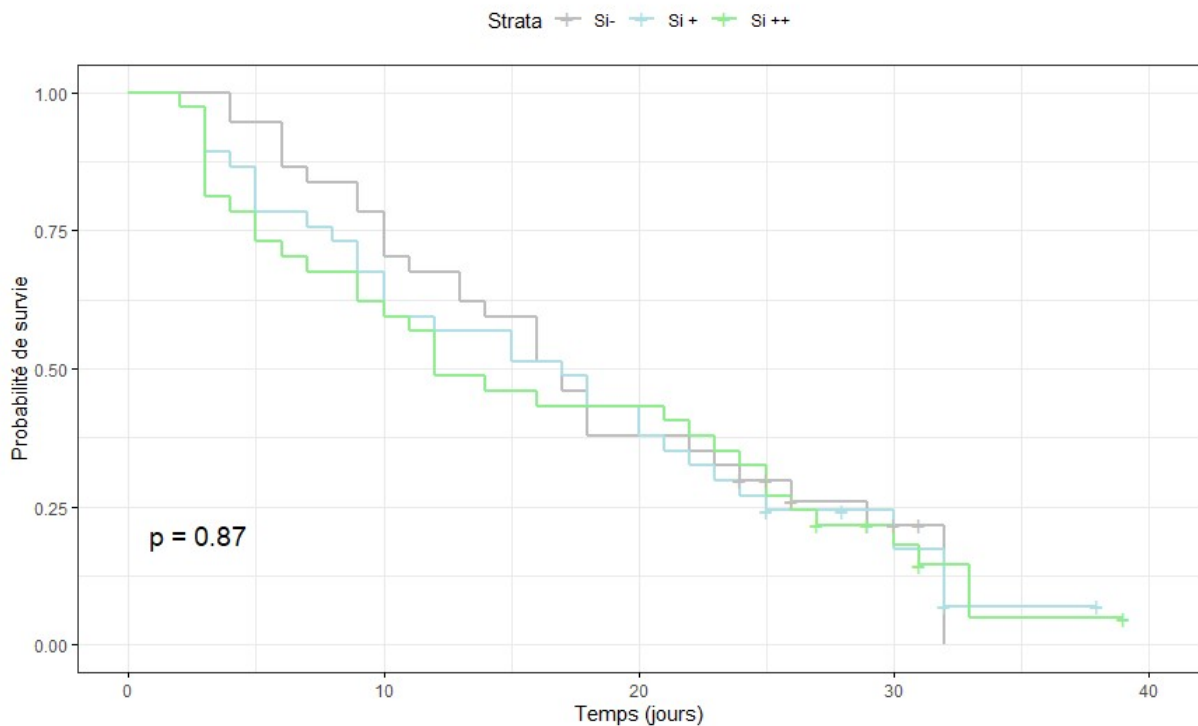


Figure 21 – Courbes de survie des larves de *S. exigua* en fonction des modalités en Si. La lettre p correspond à la *p-value* du test *Logrank*

V. Discussion

L'objectif de ce travail était d'étudier l'impact d'une alimentation à teneurs contrastées en Si sur d'importants paramètres de développement d'un ravageur folivore. Pour pouvoir étudier cet effet, il a fallu mettre en place un dispositif de culture des plantes leur permettant de se développer dans différentes modalités d'enrichissement en Si. Le dispositif sélectionné est l'hydroponie parce qu'elle permet, tout d'abord, de moduler l'apport en Si aux plantes et, deuxièmement, de contrôler tous les paramètres de culture extérieurs. Grâce à cela, il a été possible d'étudier seul l'effet du Si sur la préférence, le développement et l'efficacité de l'alimentation de *Spodoptera exigua*.

La majorité des papiers s'intéressant à l'effet du Si sur ces paramètres se limite à comparer une plante témoin à une plante enrichie en Si (Nascimento *et al.*, 2018 ; Johnson *et al.*, 2019a ; Hall *et al.*, 2020a ; Rowe *et al.*, 2020). Alors que, dans ce cas-ci, la comparaison s'effectue entre la plante témoin et deux modalités distinctes d'enrichissement en Si. Une autre particularité de ce dispositif est de pouvoir maintenir les teneurs en Si dans les plantes témoin à des valeurs minimales. En effet, tout substrat sol contient presque systématiquement une certaine quantité de Si biodisponible, pouvant dès lors être assimilée par la plante (Epstein, 1999). En conséquence, plusieurs modalités d'enrichissement, combinées à des teneurs minimales de Si dans la plante témoin, font l'originalité de ce travail.

La première chose à tirer de nos résultats est qu'il existe une corrélation entre les niveaux de Si biodisponible en solution et les quantités de Si accumulées par les plantes. Le maïs étant un accumulateur intermédiaire en Si, celui-ci a la faculté de le puiser dans la solution nutritive et de le concentrer en grandes quantités dans ses tissus (Liang *et al.*, 2006). Les différentes expériences de ce travail permettent ainsi de vérifier, non seulement, l'effet du Si foliaire sur *S. exigua* mais également l'existence potentielle d'un écart minimal entre la plante témoin et la plante enrichie à partir duquel l'insecte serait impacté.

Effet du Si sur la préférence alimentaire de *Spodoptera exigua*

Les résultats montrent que le comportement d'alimentation de *S. exigua* diffère en fonction du stade larvaire. Les larves au troisième stade larvaire consomment indifféremment les feuilles mises à leur disposition alors que les larves du cinquième stade se nourrissent davantage des feuilles dépourvues en Si. En utilisant des larves de *S. frugiperda*, Alvarenga *et al.* (2017) n'avait pas remarqué de préférence alimentaire pour des chenilles au premier stade larvaire alors que Nascimento *et al.* (2014) observe une consommation plus importante de feuilles de riz appauvries en Si avec des chenilles du deuxième stade larvaire de la même espèce.

L'ensemble de ces observations semble indiquer qu'un insecte adopte des stratégies de consommation différentes selon son stade de développement et que, par conséquent, cet aspect doit être pris en compte dans les études de préférence alimentaire. L'utilisation de plusieurs stades larvaires dans le contexte de la préférence alimentaire liée au Si constitue, à notre connaissance, une autre approche car la grande majorité des autres études sur le sujet n'utilise qu'un seul stade larvaire (Alvarenga *et al.*, 2017 ; Nascimento *et al.*, 2017).

Sur base de ces résultats, nous avons tenté de comprendre si cette préférence était liée à une répulsion envers les feuilles enrichies en Si. Dans un premier temps, la majorité des larves (Stade V) semblent consommer toutes les feuilles mises à leur disposition avant de se nourrir essentiellement d'une seule feuille, généralement celle présentant les concentrations en Si les plus basses. Ainsi, quasiment aucune

feuille présentée aux cinquièmes stades larvaires n'est intacte au terme de l'expérience (**Tableau 8**). Il ne s'agit donc pas d'une répulsion olfactive et celle-ci serait plutôt liée de l'abrasivité, la palatabilité ou encore la qualité nutritionnelle des feuilles. Ce constat n'est cependant pas valable pour les troisièmes stades larvaires qui ne semblent pas consommer de feuille de façon préférentielle.

Effet du Si sur l'efficacité de l'alimentation de *S. exigua*

Pour cette expérience, nous avons utilisé trois paramètres pour évaluer la capacité de *S. exigua* à métaboliser un régime alimentaire composé de différents teneurs en Si. Le RGR est un indice qui mesure l'efficacité de la conversion de la nourriture en masse corporelle. Le RC permet d'estimer la consommation relative de l'insecte et enfin, une réduction de la quantité de fèces produite peut indiquer une meilleure assimilation de la nourriture ou une réduction de la consommation des larves.

Les résultats obtenus lors de notre expérience semblent montrer que, si la consommation relative (RC) des larves de *S. exigua* reste inchangée malgré l'augmentation des teneurs foliaires en Si, les chenilles ne sont pas capables de mettre à profit la nourriture pour leur croissance (RGR) aussi efficacement que lorsqu'elles sont nourries avec des feuilles dépourvues en Si. Massey & Hartley (2009) étaient parvenus à des résultats similaires en utilisant des larves de *S. exempta*, les auteurs constatant en outre que les larves absorbaient de moins grandes quantités de N. D'autres études arrivent cependant à des résultats contradictoires. Ainsi, lorsque le RGR des larves de *Cnaphalocrocis medinalis* reste relativement constant, le RCR¹ augmente avec les teneurs en Si dans le riz (Hall *et al.*, 2020a). Une explication de ces observations pourrait être liée au mécanisme de compensation évoqué dans la partie Introduction (§4.2). Les chenilles consommeraient alors plus de matériel végétal afin de contrebalancer les effets négatifs du Si sur la conversion de la nourriture en masse corporelle. En ce qui concerne Brown (2019), ni la consommation ni la prise de masse des larves de *S. frugiperda* n'étaient affectées par le Si présent dans les feuilles de maïs. Il est important de noter, à propos de cette étude, que la méthodologie choisie par Brown diffère de la nôtre, les chenilles étant directement utilisées durant leur premier stade larvaire et l'expérience se déroulant sur neuf jours. On peut également s'interroger du faible nombre de réplicas (dix au total) durant cette expérience, compromettant l'interprétation de ces résultats (Brown, 2019).

Enfin, le Si diminue la quantité de fèces produite par les larves, constat également établi à la fois par Ma & Takahashi (2002) et par Hall *et al.* (2020b). Toutefois, en combinant ces observations avec les données des RGR et RC, il semble qu'il existe des incohérences. En effet, si les larves Si ++ produisaient moins de fèces alors qu'elles consomment des quantités de nourriture équivalentes, elles devraient être capables de convertir plus efficacement leur nourriture en masse et donc, avoir un RGR plus élevé. Or, le phénomène se produit : celles-ci ont un RGR plus faible.

Pour régler ce paradoxe, il faudrait que le RC des larves Si ++ soit moins important que celui des larves Si -. Ces observations seraient alors en concordance avec celles rencontrées par Hall *et al.* (2020a ; 2020b). Pour étayer cette théorie, la **Figure 17** montre que les RC des larves Si - sont légèrement supérieurs à ceux de la modalité Si ++, bien que l'écart (0,156 entre les larves Si - et Si ++) ne soit pas significatif. Il serait dès lors intéressant d'effectuer de nouveaux réplicas pour vérifier si ces écarts se creusent, ce qui confirmerait nos suppositions.

¹ Le RCR (*Relative Consumption Rate*) est similaire au RC à ceci près qu'il nécessite de quantifier la matière sèche de la larve et qu'il doit être divisé par la durée (en jours) de l'expérimentation

Effet du Si sur le développement larvaire de *S. exigua*

L'accumulation de Si dans les plantes de maïs a pour effet de perturber le développement larvaire de *S. exigua*. Elle réduit le taux de croissance des larves et prolonge la phase larvaire, rendant ainsi les larves plus vulnérables à la prédation. Ces résultats contrastent avec ceux de Goussain *et al.* (2002) et Silva *et al.* (2014) pour lesquels le Si n'a pas eu d'effet sur la durée de la phase larvaire de *S. frugiperda*. Ces deux études sont toutefois critiquables. Effectivement, les teneurs en Si entre les plantes enrichies et témoins pour Goussain *et al.* (2002) sont assez proches (seulement 0,4% de SiO₂ de différence) alors que Silva *et al.* (2014) ignorent complètement de les mentionner.

Les répercussions sur le développement larvaire ne sont pas identiques en fonction de l'ampleur de l'enrichissement en Si. Les larves nourries avec des feuilles Si ++ subissent un prolongement de leur développement par rapport aux feuilles témoins Si –, contrairement aux larves nourries avec des feuilles Si + auxquels aucun effet significatif ne fût constaté. Ces résultats montrent que les écarts entre les teneurs en Si des plantes enrichies et témoins ont une grande importance pour estimer correctement l'effet de l'élément sur les défenses des plantes.

En revanche, le Si ne semble pas provoquer d'augmentation de la mortalité sur la globalité du développement larvaire et nymphal de *S. exigua* et ce, peu importe l'ampleur de l'enrichissement. Le taux de mortalité n'augmente significativement que pour les larves du premier stade, celui-ci quadruplant de 5,41% à 21,62% entre les larves consommant des feuilles Si – et celles élevées avec des feuilles Si ++. Les différences de mortalité entre les larves élevées avec des feuilles Si – et Si + ne sont pas significatives, démontrant à nouveau que la quantité de Si apportée aux plantes a des répercussions sur les insectes ravageurs. Goussain *et al.* (2002) remarque que l'ajout de Si augmente la mortalité des deuxièmes stades larvaires de 14,5% à 36,3%. Les explications fournies par l'étude suggèrent que l'usure des mandibules causée par le dépôt de Si dans la feuille est responsable de cet effet, la larve s'alimentant plus difficilement.

Il est important de noter les hauts taux de mortalité sur l'entièreté du développement larvaire (64,87% des larves Si – et 75,68% des larves Si ++). A titre de comparaison, au cours de l'expérience de Silva *et al.* (2014), ces taux de mortalité atteignent à peine 20% et 46% des larves de *S. frugiperda* lorsque celles-ci sont nourries avec des feuilles appauvries et enrichies en Si, respectivement. Avec la même espèce, Nascimento *et al.* (2018) obtient un taux de mortalité de 24% pour des larves nourries avec des feuilles appauvries en Si. Les taux élevés de mortalité observés dans notre expérience pourraient être due au développement de SeMNPV (*Spodoptera exigua nuclear polyhedrosis virus*), un pathogène spécifique à *S. exigua* (Bianchi *et al.*, 2000). En effet, à plusieurs reprises, la couleur de certaines larves devenait jaunâtre (ou noirâtre en début de nymphose) et, une fois mortes, celles-ci se liquéfiaient. Il est donc probable que ce pathogène ait augmenté significativement les taux de mortalité de *S. exigua*.

Les teneurs en Si n'ont pas eu d'effet sur le poids et le *sex ratio* des nymphes de *S. exigua*. Cependant, due à la forte mortalité des individus au cours de leur développement larvaire, le nombre de répétitions pour ces deux paramètres est faible (13 nymphes Si –, 10 nymphes Si + et 8 nymphes Si ++) et entrave fortement la puissance des tests statistiques. Un nombre plus important de réplicas aurait été requis afin d'avoir des informations plus fidèles sur l'effet du Si sur ces paramètres.

Impact d'une alimentation en teneurs contrastées en Si

L'alimentation contrastée en Si a eu des résultats différents en fonction des paramètres de développement étudiés au cours de ce travail. Lors de l'expérience sur la préférence alimentaire, les larves au cinquième stade de *S. exigua* n'ont pas effectué de discrimination entre les feuilles présentant des teneurs intermédiaires (Si +) et celles ayant des concentrations élevées en Si (Si ++).

Ces observations sont valables de surcroît pour l'expérience sur l'efficacité de l'alimentation de *S. exigua*, le RGR, le RC ainsi que la quantité des fèces étant similaires entre les larves Si + et Si ++.

Toutefois, l'expérience sur le développement a révélé que l'ampleur de l'apport en Si aux plants de maïs a une influence sur certains paramètres. Ainsi, seules les larves Si ++ voyaient leur développement larvaire prolongé par rapport aux larves élevées avec des feuilles dépourvues en Si (Si –). Ce constat est également valable pour les taux de mortalité, avec une mortalité bien plus faible pour les larves Si – comparativement aux larves Si ++ alors que celles-ci sont similaires entre les larves Si – et Si +.

A l'exception de quelques articles (Han *et al.*, 2015), l'étude de différentes concentrations enrichies en Si est négligée dans la bibliographie actuelle. Nos résultats montrent néanmoins que cet aspect peut avoir un effet important sur le comportement et le développement des insectes ravageurs et, par conséquent, ne devrait pas être mis de côté.

VI. Conclusion et perspectives

L'objectif de ce travail était de vérifier si l'enrichissement de plantes de maïs en silicium (Si) avait des répercussions sur le comportement et le développement de l'insecte *Spodoptera exigua*. L'attrait particulier de ces recherches vient de l'utilisation de teneurs en Si contrastées, qui permet de déterminer l'existence d'un écart minimal entre les plantes enrichies et les plantes témoins (dépourvues de Si) à partir duquel le Si provoque des effets significatifs sur le ravageur foliaire.

Pour ce faire, différentes expériences ont été menées pour étudier l'influence du Si sur :

1. La préférence alimentaire de deux stades larvaires différents de *S. exigua*
2. L'efficacité d'alimentation de ces larves, via trois indices (RGR, RC et masse fraîche des fèces)
3. Le développement de l'insecte avec une étude du taux de croissance larvaire, la durée et le taux de mortalité des stades de développement, le poids des nymphes ainsi que leur *sex ratio*

De manière globale, nous pouvons en conclure que le Si impacte les larves *S. exigua* sur plusieurs niveaux

- Il modifie le comportement des larves. Ce constat n'est cependant pas valable pour tous les stades larvaires, les chenilles au troisième stade étant insensibles à l'enrichissement en Si alors que celles étant au cinquième stade préfèrent consommer des feuilles appauvries en Si
- Il réduit l'efficacité de l'alimentation des larves en entravant la conversion de la nourriture en masse corporelle et en réduisant la production de fèces
- Il prolonge le temps de développement larvaire (en particulier des stades III, IV et V) et retarde, par conséquent, la nymphose des chenilles
- Il réduit le taux de croissance des chenilles durant leur développement larvaire
- Il provoque une hausse de la mortalité des larves durant le premier stade larvaire

Les facteurs responsables de ces effets restent néanmoins à déterminer. Les pistes les plus probables sont que le Si provoque des mécanismes physiques et/ou nutritionnels de défense contre les ravageurs. Afin de vérifier la véracité de ces propos, des analyses complémentaires sont nécessaires. Il serait intéressant d'évaluer les propriétés mécaniques (épaisseur des limbes) et nutritionnelles (teneurs en azote, rapport C:N) des feuilles de maïs enrichies en Si ainsi que certaines caractéristiques morphologiques comme la densité de poils cireux.

Les résultats montrent aussi que la qualité de l'enrichissement en Si joue un rôle sur le développement larvaire de *S. exigua* car les durées et taux de mortalité de certains stades larvaires ne sont pas modifiés lorsque la plante présente des teneurs en Si intermédiaires. Ce constat souligne l'importance de la qualité de l'apport en Si sur les défenses des plantes.

Deux expériences ont également besoin d'être répétées pour améliorer la puissance statistique de certains paramètres et améliorer l'interprétation des résultats. C'est notamment le cas du poids et du *sex ratio* des nymphes ainsi que le RC.

Bibliographie

- Abdullah M., Sarnthoy O. & Chaeychomsri S., 2000. Comparative Study of Artificial Diet and Soybean Leaves on Growth, Development and Fecundity of Beet Armyworm, *Spodoptera exigua* (Hubner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Kasetsart Journal. Nat. Sci.* **34**(3), 339–344.
- Adamczyk J.J., Williams M.R., Reed J.T., Hubbard D.W. & Hardee D.D., 2003. Spatial and Temporal Occurrence of Beet Armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) Moths in Mississippi. *Florida Entomol.* **86**(3), 229–232.
- Ahmad M. & Arif I.M., 2010. Resistance of beet armyworm *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) to endosulfan, organophosphorus and pyrethroid insecticides in Pakistan. *Crop Prot.* **29**(12), 1428–1433.
- Ahmad M., El-Saeid M.H., Akram M.A., Ahmad H.R., Haroon H. & Hussain A., 2016. Silicon fertilization – A tool to boost up drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) crop for better yield. *J. Plant Nutr.* **39**(9), 1283–1291.
- Ahmad R., Zaheer S.H. & Ismail S., 1992. Role of silicon in salt tolerance of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Sci.* **85**(1), 43–50.
- Al-aghabary K., Zhu Z. & Shi Q., 2005. Influence of Silicon Supply on Chlorophyll Content, Chlorophyll Fluorescence, and Antioxidative Enzyme Activities in Tomato Plants Under Salt Stress. *J. Plant Nutr.* **27**(12), 2101–2115.
- Aldosari S.A., Watson T.F., Sivasupramaniam S. & Osman A.A., 1996. Susceptibility of field populations of beet armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) to cyfluthrin, methomyl, and profenofos, and selection for resistance to cyfluthrin. *J. Econ. Entomol.* **89**(6), 1359–1363.
- Alexandre A., Meunier J.-D., Colin F. & Koud J.-M., 1997. Plant impact on the biogeochemical cycle of silicon and related weathering processes. *Geochim. Cosmochim. Acta* **61**(3), 677–682.
- Alhousari F. & Greger M., 2018. Silicon and mechanisms of plant resistance to insect pests. *Plants* **7**(2), 1–11.
- Ali A. & Gaylor M.J., 1992. Effects of temperature and larval diet on development of the beet armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.* **21**(4), 780–786.
- Ali A.I., Schulthess F., Ogol C.K.P.O. & Omwega C.O., 2006. Effect of nitrogen fertilizer level on infestations of lepidopterous stemborers and yields of maize in Zanzibar. *Int. J. Entomol.* **42**(3–4), 481–486.

- Ali J.G. & Agrawal A.A., 2014. Asymmetry of plant-mediated interactions between specialist aphids and caterpillars on two milkweeds. *Funct. Ecol.* **28**(6), 1404–1412.
- Aljibory Z. & Chen M.S., 2018. Indirect plant defense against insect herbivores: a review. *Insect Sci.* 25(1), 2–23.
- Alloway B.J., 2008. Micronutrients and Crop Production: An Introduction. In: Alloway B.J., eds. *Micronutrient Deficiencies in Global Crop Production*. Springer, Dordrecht.
- Alvarenga R., Moraes J.C., Auad A.M., Coelho M. & Nascimento A.M., 2017. Induction of resistance of corn plants to *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae) by application of silicon and gibberellic acid. *Bull. Entomol. Res.* 107(4), 527–533.
- Amin M., Ahmad R., Ali A., Hussain I., Mahmood R., Aslam M. & Lee D.J., 2018. Influence of Silicon Fertilization on Maize Performance Under Limited Water Supply. *Silicon* **10**(2), 177–183.
- Andama J.B., Mujiono K., Hojo Y., Shinya T. & Galis I., 2020. Nonglandular silicified trichomes are essential for rice defense against chewing herbivores. *Plant Cell Environ.* **43**(9), 2019–2032.
- Andrews J.A. & Schlesinger W.H., 2001. Soil CO₂ dynamics, acidification, and chemical weathering in a temperate forest with experimental CO₂ enrichment. *Global Biogeochem. Cycles* 15(1), 149–162.
- Artyszak A., 2018. Effect of silicon fertilization on crop yield quantity and quality—A literature review in Europe. *Plants* **7**(3).
- Asgharipour M.R. & Heidari M., 2011. Effect of potassium supply on drought resistance in sorghum: Plant growth and macronutrient content. *Pakistan J. Agric. Sci.* **48**(3), 197–204.
- Ashraf M. & Harris P.J.C., 2013. Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica* **51**(2), 163–190.
- Aucique Perez C.E., Rodrigues F.Á., Moreira W.R. & DaMatta F.M., 2014. Photosynthetic gas exchange in leaves of wheat plants supplied with silicon and infected with *Pyricularia oryzae*. *Am. Phytopathol. Soc.* **104**(2), 143–149.
- Avila R.G., Magalhães P.C., da Silva E.M., Gomes Júnior C.C., de Paula Lana U.G., de Alvarenga A.A. & de Souza T.C., 2019. Silicon Supplementation Improves Tolerance to Water Deficiency in Sorghum Plants by Increasing Root System Growth and Improving Photosynthesis. *Silicon*.
- Awmack C.S. & Leather S.R., 2002. Host Plant Quality and Fecundity in Herbivorous Insects. *Annu. Rev. Entomol.* 47(1), 817–844.

- Azam F., Hemmingsen B.B. & Volcani B.E., 1974. Role of silicon in diatom metabolism - V. silicic acid transport and metabolism in the heterotrophic diatom *Nitzschia alba*. *Arch. Microbiol.* **97**, 103–114.
- Azidah A.A. & Sofian-Azirun M., 2006. Fecundity Study of *Spodoptera exigua* on various host plants-. *J. Ento.*
- Baize D., 1997. *Teneurs totales en éléments traces métalliques dans les sols (France)*. Paris : INRA Editions.
- Barber D.A. & Shone M.G.T., 1966. The absorption of silica from aqueous solutions by plants. *Journal of Experimental Botany.* **17**, 557-566.
- Barbercheck M.E. & Kaya H.K., 1991. Competitive interactions between entomopathogenic nematodes and *Beauveria bassiana* (Deuteromycotina: Hyphomycetes) in soilborne larvae of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.* **20**(2), 707-712.
- Bathoova M., Bokor B., Soukup M., Lux A. & Martinka M., 2018. Silicon-mediated cell wall modifications of sorghum root exodermis and suppression of invasion by fungus *Alternaria alternata*. *Plant Pathol.* **67**(9), 1891–1900.
- Bélanger R.R., Benhamou N. & Menzies J.G., 2003. Cytological evidence of an active role of silicon in wheat resistance to powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*). *Phytopathology* **93**(4), 402–412.
- Bezemer T.M. & Jones T.H., 1998. Plant-Insect Herbivore Interactions in Elevated Atmospheric CO₂ : Quantitative Analyses and Guild Effects. *Oikos* **82**(2), 212–222.
- Bianchi F.J.J.A., Snoeiijing I., Van Der Werf W., Mans R.M.W., Smits P.H. & Vlak J.M., 2000. Biological activity of SeMNPV, AcMNPV, and three AcMNPV deletion mutants against *Spodoptera exigua* larvae (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Invertebr. Pathol.* **75**(1), 28–35.
- Bonaventure G., 2012. Perception of insect feeding by plants. *Plant Biol.* **14**(6), 872–880.
- Bonaventure G., VanDoorn A. & Baldwin I.T., 2011. Herbivore-associated elicitors: FAC signaling and metabolism. *Trends Plant Sci.* **16**(6), 294–299.
- Brewer M.J. & Trumble J.T., 1994. Beet armyworm resistance to fenvalerate and methomyl: Resistance variation and insecticide synergism. *J.Agric.Entomol.* **11**(4), 291–300.
- Brown D., 2019. The effects of silicon accumulation in corn on the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae).
- Brown E.S., 1975. The genus *spodoptera* (Lepidoptera: Noctuidae) in Africa and the Near East. *Bull. Entomol. Res.* **65**(2), 221–262.

- Buttaro D., Bonasia A., Minuto A., Serio F. & Santamaria P., 2009. Effect of silicon in the nutrient solution on the incidence of powdery mildew and quality traits in carosello and barattiere (*Cucumis melo* L.) grown in a soilless system. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* **84**(3), 300–304.
- CABI, 1972. Distribution Maps of Plant Pests. Map 302. Wallingford, UK: CAB International.
- CABI, 2019a. *Spodoptera frugiperda* (fall armyworm). *Crop. Prot. Compend*, Wallingford, Oxfordshire, UK, <https://www.cabi.org/cpc/datasheet/29810>, (28/08/2020).
- CABI, 2019b. *Spodoptera exempta* (black armyworm). *Crop. Prot. Compend*, Wallingford, Oxfordshire, UK, <https://www.cabi.org/cpc/datasheet/29809>, (28/08/2020).
- CABI, 2019c. *Spodoptera exigua* (beet armyworm). *Crop. Prot. Compend*, Wallingford, Oxfordshire, UK, <https://www.cabi.org/cpc/datasheet/29808>, (11/03/2020).
- Cai K., Gao D., Luo S., Zeng R., Yang J. & Zhu X., 2008. Physiological and cytological mechanisms of silicon-induced resistance in rice against blast disease. *Physiol. Plant.* **134**(2), 324–333.
- Cakmak I., 2005. The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* **168**(4), 521–530.
- Calandra I., Zub K., Szafrńska P.A., Zalewski A. & Merceron G., 2016. Silicon-based plant defences, tooth wear and voles. *J. Exp. Biol.* **219**(4), 501–507.
- Caldwell M.M., Ballaré C.L., Bornman J.F., Flint S.D., Björn L.O., Teramura A.H., Kulandaiveli G. & Tevini M., 2003. Terrestrial ecosystems, increased solar ultraviolet radiation and interactions with other climatic change factors. *Photochem. Photobiol. Sci.* **2**(1), 29–38.
- Capinera J.L., 1999. Beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner) (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae). Florida Department of Agriculture and Consumer Services, University of Florida. http://entnemdept.ufl.edu/creatures/veg/leaf/beet_armyworm.htm, (22/03/2020)
- Carré-Missio V., Rodrigues F.A., Schurt D.A., Resende R.S., Souza N.F.A., Rezende D.C., Moreira W.R. & Zambolim L., 2014. Effect of foliar-applied potassium silicate on coffee leaf infection by *Hemileia vastatrix*. *Ann. Appl. Biol.* **164**(3), 396–403.
- Carver T.L.W., Zeyen R.J. & Ahlstrand G.G., 1987. The relationship between insoluble silicon and success or failure of attempted primary penetration by powdery mildew (*Erysiphe graminis*) germlings on barley. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* **31**(1), 133–148.
- Casey W.H., Kinrade S.D., Knight C.T.G., Rains D.W. & Epstein E., 2003. Aqueous silicate complexes in wheat, *Triticum aestivum* L. *Plant, Cell Environ.* **27**(1), 51–54.
- Chao T.T. & Sanzolone R.F., 1992. Decomposition techniques. *J. Geochem Explor.* **44**, 65–106.

- Che W., Shi T., Wu Y. & Yang Y., 2013. Insecticide Resistance Status of Field Populations of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) From China. *J. Econ. Entomol.* **106**(4), 1855–1862.
- Chen D., Cao B., Qi L., Yin L., Wang S. & Deng X., 2016. Silicon-moderated K-deficiency-induced leaf chlorosis by decreasing putrescine accumulation in sorghum. *Ann. Bot.* **118**(2), 305–315.
- Chen W., Yao X., Cai K. & Chen J., 2011. Silicon alleviates drought stress of rice plants by improving plant water status, photosynthesis and mineral nutrient absorption. *Biol. Trace Elem. Res.* **142**(1), 67–76.
- Chérif M., Asselin A. & Bélanger R.R., 1994. Defense responses induced by soluble silicon in cucumber roots infected by *Phytophthora* spp. *Phytopathology* **84**(3), 236–242.
- Chiba Y., Mitani N., Yamaji N. & Ma J.F., 2009. HvLsi1 is a silicon influx transporter in barley. *Plant J.* **57**, 810–818.
- Clarke J., 2003. The occurrence and significance of biogenic opal in the regolith. *Earth-Science Rev.* **60**(3–4), 175–194.
- de Clercq P., Mohaghegh J. & Tirry L., 2000. Effect of host plant on the functional response of the predator *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae). *Biol. Control* **18**(1), 65–70.
- Cocker K.M., Evans D.E. & Hodson M.J., 1998a. The amelioration of aluminium toxicity by silicon in higher plants: Solution chemistry or an in planta mechanism? *Physiol. Plant.* **104**, 608–614.
- Cocker K.M., Evans D.E. & Hodson M.J., 1998b. The amelioration of aluminium toxicity by silicon in wheat (*Triticum aestivum* L.): malate exudation as evidence for an in planta mechanism. *Planta* **204**, 318–323.
- Conceição C.S., Felix K.C.S., Mariano R.L.R., Medeiros E. V. & Souza E.B., 2014. Combined effect of yeast and silicon on the control of bacterial fruit blotch in melon. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. **174**(1), 164–170.
- Conley D.J., 2002. Terrestrial ecosystems and the global biogeochemical silica cycle. *Global Biogeochem. Cycles* **16**(4), 68-1-68–8.
- Connick V.J., 2011. The impact of silicon fertilisation on the chemical ecology of grapevine, *Vitis vinifera*; constitutive and induced chemical defences against arthropod pests. Ph.D. Thesis, Charles Sturt University, Albury-Wodonga, NSW, Australia.
- Cooke J. & Leishman M.R., 2016. Consistent alleviation of abiotic stress with silicon addition: a meta-analysis. *Funct. Ecol.* **30**(8), 1340–1357.

- Cornélis J.T., Delvaux B. & Titeux H., 2010a. Contrasting silicon uptakes by coniferous trees: A hydroponic experiment on young seedlings. *Plant Soil* **336**(1), 99–106.
- Cornélis J.T., Ranger J., Iserentant A. & Delvaux B., 2010b. Tree species impact the terrestrial cycle of silicon through various uptakes. *Biogeochemistry* **97**(2), 231–245.
- Cornélis J.T. & Delvaux B., 2016. Soil processes drive the biological silicon feedback loop. *Funct. Ecol.* **30**(8), 1298–1310.
- Coskun D., Britto D.T., Huynh W.Q. & Kronzucker H.J., 2016. The role of silicon in higher plants under salinity and drought stress. *Front. Plant Sci.* **7**(2016JULY), 1–7.
- Coskun D., Deshmukh R., Sonah H., Menzies J.G., Reynolds O., Ma J.F., Kronzucker H.J. & Richard R., 2019. The controversies of silicon's role in plant biology. *New Phytol.* **221**, 67–85.
- Costa R.R., Moraes J.C. & DaCosta R.R., 2011. Feeding behaviour of the greenbug *Schizaphis graminum* on wheat plants treated with imidacloprid and/or silicon. *J. Appl. Entomol.* **135**(1–2), 115–120.
- Côté-Beaulieu C., Chain F., Menzies J.G., Kinrade S.D. & Bélanger R.R., 2009. Absorption of aqueous inorganic and organic silicon compounds by wheat and their effect on growth and powdery mildew control. *Environ. Exp. Bot.* **65**(2–3), 155–161.
- Cotterill J.V., Watkins R.W., Brennon C.B. & Cowan D.P., 2007. Boosting silica levels in wheat leaves reduces grazing by rabbits. *Pest Manag. Sci.* **63**, 247–253.
- da Cunha K.P.V., do Nascimento C.W.A. & da Silva A.J., 2008. Silicon alleviates the toxicity of cadmium and zinc for maize (*Zea mays* L.) grown on a contaminated soil. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* **171**(6), 849–853.
- Dallagnol L.J., Rodrigues F.A., Damatta F.M., Mielli M.V.B. & Pereira S.C., 2011. Deficiency in silicon uptake affects cytological, physiological, and biochemical events in the rice-*Bipolaris oryzae* interaction. *Phytopathology* **101**(1), 92–104.
- Dannon E.A. & Wydra K., 2004. Interaction between silicon amendment, bacterial wilt development and phenotype of *Ralstonia solanacearum* in tomato genotypes. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* **64**(5), 233–243.
- Datnoff L.E., Deren C.W. & Snyder G.H., 1997. Silicon fertilization for disease management of rice in Florida. *Crop Prot.* **16**(6), 525–531.
- Debona D., Rodrigues F.A. & Datnoff L.E., 2017. Silicon's Role in Abiotic and Biotic Plant Stresses. *Annu. Rev. Phytopathol.* **55**(1), 85–107.
- Deren C.W., 1997. Changes in nitrogen and phosphorus concentrations of silicon-fertilized rice grown on organic soil. *J. Plant Nutr.* **20**(6), 765–771.

- Deren C.W., 2001. Plant genotype, silicon concentration and silicon-related responses. *In*: Datnoff, L.E., Snyder, G.H., Korndörfer, G.H. eds. *Silicon in Agriculture*. Amsterdam, 149–158.
- Deshmukh R.K., Vivancos J., Guérin V., Sonah H., Labbé C., Belzile F. & Bélanger R.R., 2013. Identification and functional characterization of silicon transporters in soybean using comparative genomics of major intrinsic proteins in Arabidopsis and rice. *Plant Mol. Biol.* **83**, 303–315.
- Deshmukh R. & Bélanger R.R., 2016. Molecular evolution of aquaporins and silicon influx in plants. *Funct. Ecol.* **30**(8), 1277–1285.
- Detmann K.C., Araújo W.L., Martins S.C.V., Sanglard L.M.V.P., Reis J. V., Detmann E., Rodrigues F.Á., Nunes-Nesi A., Fernie A.R. & Damatta F.M., 2012. Silicon nutrition increases grain yield, which, in turn, exerts a feed-forward stimulation of photosynthetic rates via enhanced mesophyll conductance and alters primary metabolism in rice. *New Phytol.* **196**(3), 752–762.
- Deus A.C.F., de Mello Prado R., de Cássia Félix Alvarez R., de Oliveira R.L.L. & Felisberto G., 2020. Role of Silicon and Salicylic Acid in the Mitigation of Nitrogen Deficiency Stress in Rice Plants. *Silicon* **12**, 997–1005.
- Diamond S.E. & Kingsolver J.G., 2011. Host plant quality, selection history and trade-offs shape the immune responses of *Manduca sexta*. *Proc. R. Soc. B* **278**, 289–297.
- Diogo R.V.C. & Wydra K., 2007. Silicon-induced basal resistance in tomato against *Ralstonia solanacearum* is related to modification of pectic cell wall polysaccharide structure. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* **70**(4–6), 120–129.
- Djain A. & Pathak M.D., 1967. Role of Silica in Resistance to Asiatic Rice Borer, *Chilo suppressalis* (Walker), in Rice Varieties¹. *J. Econ. Entomol.* **60**(2), 347–351.
- Dolan L. & Davies J., 2004. Cell expansion in roots. *Curr. Opin. Plant Biol.* **7**(1), 33–39.
- Doncheva S., Poschenrieder C., Stoyanova Z., Georgieva K., Velichkova M. & Barceló J., 2009. Silicon amelioration of manganese toxicity in Mn-sensitive and Mn-tolerant maize varieties. *Environ. Exp. Bot.* **65**(2–3), 189–197.
- Ebbs S.D. & Kochian L. V., 1997. Toxicity of Zinc and Copper to Brassica Species: Implications for Phytoremediation. *J. Environ. Qual.* **26**(3), 776–781.
- Eneji A.E., Inanaga S., Muranaka S., Li J., Hattori T., An P. & Tsuji W., 2008. Growth and nutrient use in four grasses under drought stress as mediated by silicon fertilizers. *J. Plant Nutr.* **31**(2), 355–365.
- Epstein E., 1994. The anomaly of silicon in plant biology. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **91**(1), 11–17.

- Epstein E., 1999. Silicon. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50, 641–664.
- Epstein E. & Bloom A.J., 2003. *Mineral nutrition of Plants: Principles and Perspectives*. 2nd éd., John Wiley & Sons, New York.
- Exley C., 2009. Silicon in life: Whiter biological silicification? *Biosilica in Evolution, Morphogenesis and Nanobiotechnology*. 174-183.
- Fallah A., 2012. Silicon effect on lodging parameters of rice plants under hydroponic culture. *Int. Agric. Sci.* **2**, 630-634.
- Farmer V.C., Delbos E. & Miller J.D., 2005. The role of phytolith formation and dissolution in controlling concentrations of silica in soil solutions and streams. *Geoderma* 127(1–2), 71–79.
- Farooq M., Wahid A., Kobayashi N. & S.M.A. Fujita D.B., 2009. Plant drought stress : effects , mechanisms and management. *Agron. Sustain. Dev.* **29**(1), 185–212.
- Fauteux F., Rémus-Borel W., Menzies J.G. & Bélanger R.R., 2005. Silicon and plant disease resistance against pathogenic fungi. *FEMS Microbiol. Lett.* 249(1), 1–6.
- Fawe A., Abou-Zaid M., Menzies J.G. & Bélanger R.R., 1998. Silicon-mediated accumulation of flavonoid phytoalexins in cucumber. *Phytopathology* **88**(5), 396–401.
- Feng J., Shi Q., Wang X., Wei M., Yang F. & Xu H., 2010. Silicon supplementation ameliorated the inhibition of photosynthesis and nitrate metabolism by cadmium (Cd) toxicity in *Cucumis sativus* L. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. **123**(4), 521–530.
- Ferreira H.A., Nascimento C.W.A. do, Datnoff L.E., Nunes G.H. de S., Preston W., Souza E.B. de & Mariano R. de L.R., 2015. Effects of silicon on resistance to bacterial fruit blotch and growth of melon. *Crop Prot.* **78**, 277–283.
- Finger-Teixeira A., Lucio Ferrarese M. de L., Ricardo Soares A., da Silva D. & Ferrarese-Filho Osvaldo O., 2010. Cadmium-induced lignification restricts soybean root growth. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* **73**(8), 1959–1964.
- Fisher R.A., 1929. A preliminary note on the effect of sodium silicate in increasing the yield of barley. *J. Agric. Sci.* 19(1), 132–139.
- Fleck A.T., Nye T., Repenning C., Stahl F., Zahn M. & Schenk M.K., 2011. Silicon enhances suberization and lignification in roots of rice (*Oryza sativa*). *J. Exp. Bot.* **62**(6), 2001–2011.
- de Freitas L.B., Fernandes D.M., Maia S.C.M. & Fernandes A.M., 2017. Effects of silicon on aluminum toxicity in upland rice plants. *Plant Soil* **420**, 263–275.
- French R.A., 1969. Migration of *Laphygma exigua* Hubner (Lepidoptera : Noctuidae) to the British Isles in Relation to Large-Scale Weather Systems. *J. Anim. Ecol.* **38**(1), 199–210.

- Frew A., Allsopp P.G., Gherlenda A.N. & Johnson S.N., 2017. Increased root herbivory under elevated atmospheric carbon dioxide concentrations is reversed by silicon-based plant defences. *J. Appl. Ecol.* **54**(5), 1310–1319.
- Frew A., Weston L.A., Reynolds O.L. & Gurr G.M., 2018. The role of silicon in plant biology : a paradigm shift in research approach. *Ann. Bot.* **121**, 1265–1273.
- Frew A., Weston L.A. & Gurr G.M., 2019. Silicon reduces herbivore performance via different mechanisms, depending on host–plant species. *Austral Ecol.* **44**(6), 1092–1097.
- Frohnmeier H. & Staiger D., 2003. Ultraviolet-B Radiation-Mediated Responses in Plants. Balancing Damage and Protection. *Plant Physiol.* **133**(4), 1420–1428.
- Frost C.J., Mescher M.C., Carlson J.E. & De Moraes C.M., 2008. Plant defense priming against herbivores: Getting ready for a different battle. *Plant Physiol.* **146**(3), 818–824.
- Fye R.E. & McAda W.C., 1972. *Laboratory studies on the development, longevity, and fecundity of six lepidopterous pests of cotton in Arizona*. USDA Technical Bulletin 1454.
- Fye R.E. & Carranza R.L., 1973. Cotton Pests: Overwintering of Three Lepidopterous Species in Arizona. *J. Econ. Entomol.* **66**(3), 657–660.
- Gao X., Zou C., Wang L. & Zhang F., 2005. Silicon Improves Water Use Efficiency in Maize Plants. *J. Plant Nutr.* **27**(8), 1457–1470.
- Gao X., Zou C., Wang L. & Zhang F., 2006. Silicon decreases transpiration rate and conductance from stomata of maize plants. *J. Plant Nutr.* **29**(9), 1637–1647.
- Garg N. & Singla P., 2011. Arsenic toxicity in crop plants: physiological effects and tolerance mechanisms. *Environ. Chem. Lett.* **9**, 303–321.
- Gewirtzman J., Tang J., Melillo J.M., Werner W.J., Kurtz A.C., Fulweiler R.W. & Carey J.C., 2019. Soil Warming Accelerates Biogeochemical Silica Cycling in a Temperate Forest. *Front. Plant Sci.* **10**(September), 1–15.
- Gomes F.B., de Moraes J.C., dos Santos C.D. & Goussain M.M., 2005. Resistance Induction in Wheat Plants. *Sci. Agric.* **62**(6), 547–551.
- Gong H., Zhu X., Chen K., Wang S. & Zhang C., 2005. Silicon alleviates oxidative damage of wheat plants in pots under drought. *Plant Sci.* **169**(2), 313–321.
- Gong H.J., Randall D.P. & Flowers T.J., 2006. Silicon deposition in the root reduces sodium uptake in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings by reducing bypass flow. *Plant, Cell Environ.* **29**(10), 1970–1979.
- González A. & Lynch J.P., 1997. Effects of manganese toxicity on leaf CO₂ assimilation of contrasting common bean genotypes. *Physiol. Plant.* **101**(4), 872–880.

- Goto M., Ehara H., Karita S., Takabe K., Ogawa N., Yamada Y., Ogawa S., Yahaya M.S. & Morita O., 2003. Protective effect of silicon on phenolic biosynthesis and ultraviolet spectral stress in rice crop. *Plant Sci.* **164**(3), 349–356.
- Goussain M.M., Moraes J.C., Carvalho J.G., Nogueira N.L. & Rossib M.L., 2002. Efeito da aplicação de silício em plantas de milho no desenvolvimento biológico da lagarta-do-cartucho *Spodoptera frugiperda* (J.E.Smith) (Lepidoptera: Noctuidae). *Neotrop. Entomol.* **31**(2), 305–310.
- Goussain M.M., Prado E. & Moraes J.C., 2005. Effect of silicon applied to wheat plants on the biology and probing behaviour of the greenbug *Schizaphis graminum* (Rond.) (Hemiptera: Aphididae). *Neotrop. Entomol.* **34**(5), 807–813.
- Greenberg S.M., Sappington T.W., Legaspi B.C., Liu T.-X. & Sétamou M., 2001. Feeding and Life History of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) on Different Host Plants. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **94**(4), 566–575.
- Gu H.H., Zhan S.S., Wang S.Z., Tang Y.T., Chaney R.L., Fang X.H., Cai X. De & Qiu R.L., 2012. Silicon-mediated amelioration of zinc toxicity in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. *Plant Soil.* **350**(1–2), 193–204.
- Guérin V., Lebreton A., Cogliati E.E., Hartley S.E., Belzile F., Menzies J.G. & Bélanger R.R., 2014. A zoospore inoculation method with *Phytophthora Sojae* to assess the prophylactic role of silicon on soybean cultivars. *Plant Dis.* **98**(12), 1632–1638.
- Gunes A., Pilbeam D.J., Inal A. & Coban S., 2008. Influence of silicon on sunflower cultivars under drought stress, I: Growth, antioxidant mechanisms, and lipid peroxidation. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* **39**(13–14), 1885–1903.
- Guntzer F., Keller C. & Meunier J.D., 2012. Benefits of plant silicon for crops: A review. *Agron. Sustain. Dev.* **32**(1), 201–213.
- Hall C.R., Mikhael M., Hartley S.E. & Johnson S.N., 2020a. Elevated atmospheric CO₂ suppresses jasmonate and silicon-based defences without affecting herbivores. *Funct. Ecol.* **34**(5), 993–1002.
- Hall C.R., Dagg V., Waterman J.M. & Johnson S.N., 2020b. Silicon alters leaf surface morphology and suppresses insect herbivory in a model grass species. *Plants* **9**(5), 1–11.
- Han J.H., Jin B.R., Kim J.J. & Lee S.Y., 2014. Virulence of entomopathogenic fungi *Metarhizium anisopliae* and *Paecilomyces fumosoroseus* for the microbial control of *Spodoptera exigua*. *Mycobiology* **42**(4), 385–390.
- Han Y., Lei W., Wen L. & Hou M., 2015. Silicon-mediated resistance in a susceptible rice variety to the rice leaf folder, *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée (Lepidoptera: Pyralidae). *PLoS One* **10**(4), 1–13.

- Handreck K.A. & Jones L.H.P., 1968. Studies of silica in the oat plant - IV. Silica content of plant parts in relation to stage of growth, supply of silica, and transpiration. *Plant Soil* 29(3), 449–459.
- Hao P., Liu C., Wang Y., Chen R., Tang M., Du B., Zhu L. & He G., 2008. Herbivore-induced callose deposition on the sieve plates of rice: An important mechanism for host resistance. *Plant Physiol.* **146**(4), 1810–1820.
- Hare J.D., 2011. Ecological Role of Volatiles Produced by Plants in Response to Damage by Herbivorous Insects. *Annu. Rev. Entomol.* **56**, 161–180.
- Hartley S.E., Fitt R.N., McLarnon E.L. & Wade R.N., 2015. Defending the leaf surface: Intra- and inter-specific differences in silicon deposition in grasses in response to damage and silicon supply. *Front. Plant Sci.* **6**(FEB), 1–8.
- Hartmann J., Jansen N., Dürr H.H., Harashima A., Okubo K. & Kempe S., 2010. Predicting riverine dissolved silica fluxes to coastal zones from a hyperactive region and analysis of their first-order controls. *Int. J. Earth Sci.* 99(1), 207–230.
- Hattori T., Inanaga S., Araki H., An P., Morita S., Luxova M. & Lux A., 2005. Application of silicon enhanced drought tolerance in *Sorghum bicolor*. *Physiol. Plant.* 123, 459–466.
- Haynes R.J., 2014. A contemporary overview of silicon availability in agricultural soils. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 177(6), 831–844.
- He C., Ma J. & Wang L., 2015. A hemicellulose-bound form of silicon with potential to improve the mechanical properties and regeneration of the cell wall of. *New Phytol.* **206**, 1051–1062.
- He Z.L., Yang X.E. & Stoffella P.J., 2005. Trace elements in agroecosystems and impacts on the environment. *J. Trace Elem. Med. Biol.* 19(2–3), 125–140.
- Heckman J., 2013. Silicon: A beneficial substance. *Better Crop.* **97**(4), 14–16.
- Henriet C., Draye X., Oppitz I., Swennen R. & Delvaux B., 2006. Effects, distribution and uptake of silicon in banana (*Musa* spp.) under controlled conditions. *Plant Soil* **287**(1–2), 359–374.
- Henriet C., De Jaeger N., Dorel M., Opfergelt S. & Delvaux B., 2008. The reserve of weatherable primary silicates impacts the accumulation of biogenic silicon in volcanic ash soils. *Biogeochemistry* 90(2), 209–223.
- Hilley G.E. & Porder S., 2008. A framework for predicting global silicate weathering and CO₂ drawdown rates over geologic time-scales. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **105**(44), 16855–16859.

- Hochholdinger F., Woll K., Sauer M. & Dembinsky D., 2004. Genetic dissection of root formation in maize (*Zea mays*) reveals root-type specific developmental programmes. *Ann. Bot.* **93**(4), 359–368.
- Hodge A., 2004. The plastic plant: Root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytol.* **162**(1), 9–24.
- Hodson M.J. & Sangster A.G., 1993. The Interaction between silicon and aluminum in *Sorghum bicolor* (L.) Moench: Growth analysis and X-ray microanalysis. *Ann. Bot.* **72**, 389–400.
- Hodson M.J., White P.J., Mead A. & Broadley M.R., 2005. Phylogenetic variation in the silicon composition of plants. *Ann. Bot.* **96**(6), 1027–1046.
- Horst W.J. & Marschner H., 1978. Effect of Silicon on Manganese Tolerance of Bean Plants. *Plant Soil* **303**, 287–303.
- Hossain M.A., Hasanuzzaman M. & Fujita M., 2010. Up-regulation of antioxidant and glyoxalase systems by exogenous glycinebetaine and proline in mung bean confer tolerance to cadmium stress. *Physiol. Mol. Biol. Plants* **16**(3), 259–272.
- Howe G.A. & Jander G., 2008. Plant Immunity to Insect Herbivores. *Annu. Rev. Plant Biol.* **59**(1), 41–66.
- Hřivná L., Kong J.H., Machálková L., Burešová I., Sapáková E., Kučerová J. & Šottníková V., 2017. Vliv mimokořenové výživy draslíkem a křemíkem na výnos a kvalitu cukrovky v nestandardních povětrnostních podmínkách roku 2014 a 2015. *List. Cukrov. a Repar.* **133**(5–6), 182–187.
- Humborg C., Ittekkot V., Cociasu A. & Bodungen B.V., 1997. Effect of Danube river dam on Black sea biogeochemistry. *Nature* **386**, 385–388.
- Hussain A., Rizwan M., Ali Q. & Ali S., 2019. Seed priming with silicon nanoparticles improved the biomass and yield while reduced the oxidative stress and cadmium concentration in wheat grains. *Environ. Sci. Pollut. Res.* **26**(8), 7579–7588.
- Imtiaz M., Rizwan M.S., Mushtaq M.A., Ashraf M., Shahzad S.M., Yousaf B., Saeed D.A., Rizwan M., Nawaz M.A., Mehmood S. & Tu S., 2016. Silicon occurrence, uptake, transport and mechanisms of heavy metals, minerals and salinity enhanced tolerance in plants with future prospects: A review. *J. Environ. Manage.* **183**, 521–529.
- IPCC, 2014. Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In: Core Writing Team, Pachauri R.K. & Meyer L.A. (eds). *IPCC*. Geneva, Switzerland.
- IPNI, 2015. *Nutri-Facts. Silicon. No. 14.* [http://www.ipni.net/publication/nutrifacts-na.nsf/0/A7B4AB4D35C153BF85257ECE006E0E34/\\$FILE/NutriFacts-NA-14.pdf](http://www.ipni.net/publication/nutrifacts-na.nsf/0/A7B4AB4D35C153BF85257ECE006E0E34/$FILE/NutriFacts-NA-14.pdf) (23/04/2020).

- Isa M., Bai S., Yokoyama T., Ma J.F., Ishibashi Y., Yuasa T. & Iwaya-Inoue M., 2010. Silicon enhances growth independent of silica deposition in a low-silica rice mutant, *Isi1*. *Plant Soil* **331**(1), 361–375.
- Ishtiaq M. & Saleem M.A., 2011. Generating Susceptible Strain and Resistance Status of Field Populations of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) Against Some Conventional and New Chemistry Insecticides in Pakistan. *J. Econ. Entomol.* **104**(4), 1343–1348.
- Islam A. & Saha R.C., 1969. Effects of silicon on the chemical composition of rice plants. *Plant Soil* **30**(3), 446–458.
- Islam W., Tayyab M., Khalil F., Hua Z., Huang Z. & Chen H.Y.H., 2020. Silicon-mediated plant defense against pathogens and insect pests. *Pestic. Biochem. Physiol.* **168**(June), 104641.
- Jang S.W., Kim Y., Khan A.L., Na C.I. & Lee I.J., 2018. Exogenous short-term silicon application regulates macro-nutrients, endogenous phytohormones, and protein expression in *Oryza sativa* L. *BMC Plant Biol.* **18**(1), 1–12.
- Jayawardana H.A.R.K., Weerahewa H.L.D. & Saparamadu M.D.J.S., 2015. Enhanced resistance to anthracnose disease in chili pepper (*Capsicum annuum* L.) by amendment of the nutrient solution with silicon. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* **90**(5), 557–562.
- Jiang J., Zeng A., Ji X., Wan N. & Chen X., 2011. Combined effect of nucleopolyhedrovirus and *Microplitis pallidipes* for the control of the beet armyworm, *Spodoptera exigua*. *Pest Manag. Sci.* **67**(6), 705–713.
- Johnson S.N., Ryalls J.M.W., Gherlenda A.N., Frew A. & Hartley S.E., 2018. Benefits from below: Silicon supplementation maintains legume productivity under predicted climate change scenarios. *Front. Plant Sci.* **9**(February), 1–9.
- Johnson S.N., Rowe R.C. & Hall C.R., 2019a. Silicon is an inducible and effective herbivore defence against *Helicoverpa punctigera* (Lepidoptera: Noctuidae) in soybean. *Bull. Entomol. Res.* 1–6.
- Johnson S.N., Reynolds O.L., Gurr G.M., Esveld J.L., Moore B.D., Tory G.J. & Gherlenda A.N., 2019b. When resistance is futile, tolerate instead: Silicon promotes plant compensatory growth when attacked by above- And belowground herbivores. *Biol. Lett.* **15**(7), 3–7.
- Johnson S.N., Rowe R.C. & Hall C.R., 2020. Aphid Feeding Induces Phytohormonal Cross-Talk Subsequent Chewing Herbivores. *Plants* **9**(1009).
- Jones L.H.P. & Handreck K.A., 1965. Studies of silica in the oat plant: III. Uptake of silica from soils by the plant. *Plant Soil* **23**(1), 79–96.
- Jones L.H. & Handreck K.A., 1967. Silica in soils, plants and animals. *Advances in Agronomy*. **19**. 107-149.

- Kafi M., Nabati J., Saadatian B., Oskoueian A. & Shabahang J., 2019. Potato response to silicone compounds (Micro and nanoparticles) and potassium as affected by salinity stress. *Ital. J. Agron.* **14**(3), 162–169.
- Kariyat R.R., Smith J.D., Stephenson A.G., De Moraes C.M. & Mescher M.C., 2017. Non-glandular trichomes of *Solanum carolinense* deter feeding by *Manduca sexta* caterpillars and cause damage to the gut peritrophic matrix. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **284**(1849).
- Kaur H. & Greger M., 2019. A Review on Si Uptake and Transport System. *Plants* **8**(81), 1–8.
- Kaya C., Tuna L. & Higgs D., 2006. Effect of silicon on plant growth and mineral nutrition of maize grown under water-stress conditions. *J. Plant Nutr.* **29**(8), 1469–1480.
- Kaya C., Tuna A.L., Sonmez O., Ince F. & Higgs D., 2009. Mitigation effects of silicon on maize plants grown at high zinc. *J. Plant Nutr.* **32**(10), 1788–1798.
- Keeping M.G. & Kvedaras O.L., 2008. Silicon as a plant defence against insect herbivory: Response to Massey, Ennos and Hartley. *J. Anim. Ecol.* **77**(3), 631–633.
- Keeping M.G., Meyer J.H. & Sewpersad C., 2013. Soil silicon amendments increase resistance of sugarcane to stalk borer *Eldana saccharina* Walker (Lepidoptera: Pyralidae) under field conditions. *Plant Soil* **363**(1–2), 297–318.
- Khan Z.S., Rizwan M., Hafeez M., Ali S., Adrees M., Qayyum M.F., Khalid S., ur Rehman M.Z. & Sarwar M.A., 2020. Effects of silicon nanoparticles on growth and physiology of wheat in cadmium contaminated soil under different soil moisture levels. *Environ. Sci. Pollut. Res.* **27**(5), 4958–4968.
- Kidd P.S., Llugany M., Poschenrieder C., Gunesé B. & Barceló J., 2001. The role of root exudates in aluminium resistance and silicon-induced amelioration of aluminium toxicity in three varieties of maize (*Zea mays* L.). *J. Exp. Bot.* **52**(359), 1339–1352.
- Kim S.G., Kim K.W., Park E.W. & Choi D., 2002. Silicon-induced cell wall fortification of rice leaves: A possible cellular mechanism of enhanced host resistance to blast. *Phytopathology* **92**(10), 1095–1103.
- Kim Y. & Kim N., 1997. Cold Hardiness in *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.* **26**(5), 1117–1123.
- Kim Y. & Song W., 2000. Effect of Thermoperiod and Photoperiod on Cold Tolerance of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.* **29**(5), 868–873.
- Kim Y.H., Khan A.L. & Waqas M., 2014. Regulation of jasmonic acid biosynthesis by silicon application during physical injury to *Oryza sativa* L. *J. Plant Res.* **127**, 525–532.
- Kim Y.H., Khan A.L. & Lee I.J., 2016. Silicon: a duo synergy for regulating crop growth and hormonal signaling under abiotic stress conditions. *Crit. Rev. Biotechnol.* **36**(6), 1099–1109.

- Kobayashi T., Ishiguro K., Nakajima T., Kim H.Y., Okada M. & Kobayashi K., 2006. Effects of elevated atmospheric CO₂ concentration on the infection of rice blast and sheath blight. *Phytopathology* **96**(4), 425–431.
- Kondo A., Yamamoto M., Takashi S. & Maeda S., 1994. NII-Electronic Library Service. *Appl. Entomol. Zool.* **29**(1), 105–111.
- Korndörfer G.H., Snyder G.H., Ulloa M., Powell G. & Datnoff L.E., 2001. Calibration of soil and plant silicon analysis for rice production. *J. Plant Nutr.* **24**(7), 1071–1084.
- Krishnamurthy P., Ranathunge K., Nayak S., Schreiber L. & Mathew M.K., 2011. Root apoplastic barriers block Na⁺ transport to shoots in rice (*Oryza sativa* L.). *J. Exp. Bot.* **62**(12), 4215–4228.
- Kuai J., Sun Y., Guo C., Zhao L., Zuo Q., Wu J. & Zhou G., 2017. Root-applied silicon in the early bud stage increases the rapeseed yield and optimizes the mechanical harvesting characteristics. *F. Crop. Res.* **200**, 88–97.
- Kump L.R., Brantley S.L. & Arthur M.A., 2000. Chemical Weathering, Atmospheric CO₂ and Climate. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* **28**, 611–667.
- Kvedaras O.L. & Keeping M.G., 2007. Silicon impedes stalk penetration by the borer *Eldana saccharina* in sugarcane. *Entomol. Exp. Appl.* **125**(1), 103–110.
- Kvedaras O.L., Byrne M.J., Coombes N.E. & Keeping M.G., 2009. Influence of plant silicon and sugarcane cultivar on mandibular wear in the stalk borer *Eldana saccharina*. *Agric. For. Entomol.* **11**(3), 301–306.
- Kvedaras O.L., An M., Choi Y.S. & Gurr G.M., 2010. Silicon enhances natural enemy attraction and biological control through induced plant defences. *Bull. Entomol. Res.* **100**(3), 367–371.
- Lai T. & Su J., 2011. Effects of chlorantraniliprole on development and reproduction of beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner). *J. Pest Sci. (2004)*. **84**(3), 381–386.
- Lee S.K., Sohn E.Y., Hamayun M., Yoon J.Y. & Lee I.J., 2010. Effect of silicon on growth and salinity stress of soybean plant grown under hydroponic system. *Agrofor. Syst.* **80**(3), 333–340.
- Leroy N., de Tombeur F., Walgraffe Y., Cornélis J.T. & Verheggen F.J., 2019. Silicon and plant natural defenses against insect pests: Impact on plant volatile organic compounds and cascade effects on multitrophic interactions. *Plants* **8**(11).
- Lewin J. & Reimann B.E.F., 1969. Silicon and Plant Growth. *Annual Review of Plant Physiology.* **20**(1), 289–304.
- Li S.-J., Huang J.-P., Chang Y.-Y., Quan S.-Y., Yi W.-T., Chen Z.-S., Liu S.-Q., Cheng X.-W. & Huang G.-H., 2015. Development of *Microplitis similis* (Hymenoptera: Braconidae) on

- Two Candidate Host Species, *Spodoptera litura* and *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Florida Entomol.* **98**(2), 736–741.
- Li W. Bin, Shi X.H., Wang H. & Zhang F.S., 2004. Effects of silicon on rice leaves resistance to ultraviolet-B. *Acta Bot. Sin.* **46**(6), 691–697.
- Li Y., Dicke M., Harvey J.A. & Gols R., 2014. Intra-specific variation in wild *Brassica oleracea* for aphid-induced plant responses and consequences for caterpillar-parasitoid interactions. *Oecologia* **174**(3), 853–862.
- Liang Y.C., Shen Q., Shen Z. & Ma T., 1996. Effects of silicon on salinity tolerance of two barley cultivars. *J. Plant Nutr.* **19**(1), 173–183.
- Liang Y. C., Chen Q., Liu Q., Zhang W. & Ding R., 2003. Exogenous silicon (Si) increases antioxidant enzyme activity and reduces lipid peroxidation in roots of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.). *J. Plant Physiol.* **160**(10), 1157–1164.
- Liang Y. C., Si J. & Römheld V., 2005a. Silicon uptake and transport is an active process in *Cucumis sativus*. *New Phytol.* **167**(3), 797–804.
- Liang Y. C., Wong J.W.C. & Wei L., 2005b. Silicon-mediated enhancement of cadmium tolerance in maize (*Zea mays* L.) grown in cadmium contaminated soil. *Chemosphere* **58**(4), 475–483.
- Liang Y.C., Sun W.C., Si J. & Römheld V., 2005c. Effects of foliar- and root-applied silicon on the enhancement of induced resistance to powdery mildew in *Cucumis sativus*. *Plant Pathol.* **54**(5), 678–685.
- Liang Y. C., Hua H., Zhu Y.G., Zhang J., Cheng C. & Römheld V., 2006. Importance of plant species and external silicon concentration to active silicon uptake and transport. *New Phytol.* **172**(1), 63–72.
- Liang Y. C., Sun W., Zhu Y.G. & Christie P., 2007. Mechanisms of silicon-mediated alleviation of abiotic stresses in higher plants: A review. *Environ. Pollut.* **147**(2), 422–428.
- Liang Y. C., Nikolic M., Bélanger R., Gong H. & Song A., eds., 2015. *Silicon in Agriculture: From Theory to Practice*, Amsterdam: Springer.
- Liebau F., 1985. *Structural chemistry of silicates. Structure, Bonding and Classification*. Berlin: Springer-Verlag.
- Lin Y., Sun Z., Li Z., Xue R., Cui W., Sun S., Liu T., Zeng R. & Song Y., 2019. Deficiency in silicon transporter *Isi1* compromises inducibility of anti-herbivore defense in rice plants. *Front. Plant Sci.* **10**(May), 1–9.
- Liu J., Ma J., He C., Li X., Zhang W., Xu F., Lin Y. & Wang L., 2013. Inhibition of cadmium ion uptake in rice (*Oryza sativa*) cells by a wall-bound form of silicon. *New Phytol.* **200**, 691–699.

- Liu J., Zhu J., Zhang P., Han L., Reynolds O.L., Zeng R., Wu J., Shao Y., You M. & Gurr G.M., 2017. Silicon supplementation alters the composition of herbivore induced plant volatiles and enhances attraction of parasitoids to infested rice plants. *Front. Plant Sci.* **8**(July), 1–8.
- Liu Q., Ma H., Sun Z., Lin X. & Zhou X., 2019. Translocation efficiencies and allocation of nitrogen, phosphorous and potassium in rice as affected by silicon fertilizer under high daytime temperature. *J. Agron. Crop Sci.* **205**(2), 188–201.
- Loranger J., Meyer S.T., Shipley B., Kattge J., Roscher C. & Weisser W.W., 2012. Predicting invertebrate herbivory from plant traits: evidence from 51 grassland species in experimental monocultures. *Ecology* **93**(12), 2674–2682.
- Lux A., Luxová M., Abe J., Tanimoto E., Hattori T. & Inanaga S., 2003. The dynamics of silicon deposition in the sorghum root endodermis. *New Phytol.* **158**(3), 437–441.
- Ma C.C., Gao Y.B., Xin T.R., Ma C.C. & Li Q.F., 2004. Effects of silicon application on drought resistance of cucumber plants. *Soil Sci. Plant Nutr.* **50**(5), 623–632.
- Ma J.F., 2004. Role of silicon in enhancing the resistance of plants to biotic and abiotic stresses. *Soil Sci. Plant Nutr.* **50**(1), 11–18.
- Ma J. F. & Takahashi E., 1989. Effect of silicic acid on phosphorus uptake by rice plant. *Soil Sci. Plant Nutr.* **35**(2), 227–234.
- Ma J. F. & Takahashi E., 1990a. The effect of silicic acid on rice in a P-deficient soil. *Plant Soil* **126**(1), 121–125.
- Ma J. F. & Takahashi E., 1990b. Effect of silicon on the growth and phosphorus uptake of rice. *Plant Soil* **126**(1), 115–119.
- Ma J.F., Sasaki M. & Matsumoto H., 1997. Al-induced inhibition of root elongation in corn, *Zea mays* L. is overcome by Si addition. *Plant Soil* **188**(2), 171–176.
- Ma J.F., Miyake Y. & Takahashi E., 2001. Chapter 2 Silicon as a beneficial element for crop plants. *Stud. Plant Sci.* **8**, 17–39.
- Ma J.F. & Takahashi, 2002. *Soil, Fertilizer, and Plant Silicon Research in Japan*. Elsevier Science, Amsterdam.
- Ma J.F. & Yamaji N., 2006. Silicon uptake and accumulation in higher plants. *Trends Plant Sci.* **11**(8), 392–397.
- Ma J.F., Tamai K., Yamaji N., Mitani N., Konishi S., Katsuhara M., Ishiguro M., Murata Y. & Yano M., 2006. A silicon transporter in rice. *Nature* **440**(7084), 688–691.
- Ma J.F., Yamaji N., Mitani N., Tamai K., Konishi S., Fujiwara T., Katsuhara M. & Yano M., 2007a. An efflux transporter of silicon in rice. *Nature* **448**(7150), 209–212.

- Ma J.F., Yamaji N., Tamai K. & Mitani N., 2007b. Genotypic Difference in Silicon Uptake and Expression of Silicon Transporter Genes in Rice 1. *Plant Physiol.* **145**, 919–924.
- Ma J.F., Yamaji N. & Mitani-Ueno N., 2011. Transport of silicon from roots to panicles in plants. *Proc. Japan Acad. Ser. B Phys. Biol. Sci.* **87**(7), 377–385.
- Ma J. F., Cai H., He C., Zhang W. & Wang L., 2015. A hemicellulose-bound form of silicon inhibits cadmium ion uptake in rice (*Oryza sativa*) cells. *New Phytol.* **206**(3), 1063–1074.
- Maffei M.E., Gertsch J. & Appendino G., 2011. Plant volatiles: Production, function and pharmacology. *Nat. Prod. Rep.* **28**(8), 1337–1380.
- Maghsoudi K., Emam Y. & Ashraf M., 2016. Foliar application of silicon at different growth stages alters growth and yield of selected wheat cultivars. *J. Plant Nutr.* **39**(8), 1194–1203.
- Makabe S., Kakuda K.I., Sasaki Y., Ando T., Fujii H. & Ando H., 2009. Relationship between mineral composition or soil texture and available silicon in alluvial paddy soils on the Shounai Plain, Japan. *Soil Sci. Plant Nutr.* **55**(2), 300–308.
- Maksimović J.D., Bogdanović J., Maksimović V. & Nikolic M., 2007. Silicon modulates the metabolism and utilization of phenolic compounds in cucumber (*Cucumis sativus* L.) grown at excess manganese. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* **170**(6), 739–744.
- Malidareh A.G., 2011. Silicon application and nitrogen on yield and yield components in rice (*Oryza sativa* L.) in two irrigation systems. *World Acad. Sci. Eng. Technol.* **74**(2), 88–95.
- Mardani-Talaei M., Nouri-Ganbalani G., Naseri B. & Hassanpour M., 2012. Life History Studies of the Beet Armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) on 10 Corn Hybrids. *J. Entomol. Res. Soc.* **14**(3), 9–18.
- Marschner H., 2012. *Marschner's mineral nutrition of higher plants*. 3^è èd. Academic Press, London, UK.
- Masarovič D., Slováková Ľ., Bokor B., Bujdoš M. & Lux A., 2012. Effect of silicon application on *Sorghum bicolor* exposed to toxic concentration of zinc. *Biologia (Bratisl)*. **67**(4), 706–712.
- Massey F.P., Ennos A.R. & Hartley S.E., 2006. Silica in grasses as a defence against insect herbivores: Contrasting effects on folivores and a phloem feeder. *J. Anim. Ecol.* **75**(2), 595–603.
- Massey F.P., Roland Ennos A. & Hartley S.E., 2007. Herbivore specific induction of silica-based plant defences. *Oecologia* **152**(4), 677–683.
- Massey F.P., Smith M.J., Lambin X. & Hartley S.E., 2008. Are silica defences in grasses driving vole population cycles? *Biol. Lett.* **4**(4), 419–422.

- Massey F.P. & Hartley S.E., 2009. Physical defences wear you down: progressive and irreversible impacts of silica on insect herbivores. *J. Anim. Ecol.* **78**, 281–291.
- Massey F.P., Massey K., Roland Ennos A. & Hartley S.E., 2009. Impacts of silica-based defences in grasses on the feeding preferences of sheep. *Basic Appl. Ecol.* **10**(7), 622–630.
- Matichenkov V.V. & Calvert D.V., 2002. Silicon as a beneficial element for sugarcane. *Journal American Society of Sugarcane.* **22**, 21-29.
- Mcnaughton S.J. & Tarrant J.L., 1983. Grass leaf silicification: Natural selection for an inducible defense against herbivores. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **80**, 790–791.
- Meier U., Bleiholder H., Buhr L., Feller C., Hack H., Heß M., Lancashire P.D., Schnock U., Stauß R., van den Boom T., Weber E., Zwerger P. & Peter Zwerger C., 2009. The BBCH system to coding the phenological growth stages of plants. *J. Für Kult.* **61**(2), 41–52.
- Meyer J.H. & Keeping M.G., 2001. Chapter 16 Past, present and future research of the role of silicon for sugarcane in southern Africa. *Stud. Plant Sci.* **8**, 257–275.
- Miao B.H., Han X.G. & Zhang W.H., 2010. The ameliorative effect of silicon on soybean seedlings grown in potassium-deficient medium. *Ann. Bot.* **105**(6), 967–973.
- Mikkola K. & Salmensuu P., 1965. Migration of *Laphygma exigua* Hb. (Lep., Noctuidae) in Northwestern Europe in 1964. *Ann. Zool. Fennici* **2**(2), 124–139.
- Mitani N. & Ma F.J., 2005. Uptake system of silicon in different plant species. *J. Exp. Bot.* **56**(414), 1255–1261.
- Mitani N., Yamaji N. & Ma J.F., 2009a. Identification of maize silicon influx transporters. *Plant Cell Physiol.* **50**(1), 5–12.
- Mitani N., Chiba Y., Yamaji N. & Ma J.F., 2009b. Identification and characterization of maize and barley Lsi2-like silicon efflux transporters reveals a distinct silicon uptake system from that in rice. *Plant Cell* **21**(7), 2133–2142.
- Mitani N., Yamaji N., Ago Y., Iwasaki K. & Ma J.F., 2011. Isolation and functional characterization of an influx silicon transporter in two pumpkin cultivars contrasting in silicon accumulation. *Plant J.* **66**(2), 231–240.
- Mithöfer A. & Boland W., 2012. Plant Defense Against Herbivores: Chemical Aspects. *Annu. Rev. Plant Biol.* **63**(1), 431–450.
- Moar W.J., Pusztai-Carey M., Van Faassen H., Bosch D., Frutos R., Rang C., Luo K. & Adang M.J., 1995. Development of *Bacillus thuringiensis* CryIC resistance by *Spodoptera exigua* (Hubner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Appl. Environ. Microbiol.* **61**(6), 2086–2092.

- Mohaghegh, De Clercq & Tirry, 2001. Functional response of the predators *Podisus maculiventris* (Say) and *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Het., Pentatomidae) to the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lep., Noctuidae): Effect of temperature. *J. Appl. Entomol.* **125**(3), 131–134.
- Montpetit J., Vivancos J., Mitani-Ueno N., Yamaji N., Rémus-Borel W., Belzile F., Ma J.F. & Bélanger R.R., 2012. Cloning, functional characterization and heterologous expression of TaLsi1, a wheat silicon transporter gene. *Plant Mol. Biol.* **79**(1–2), 35–46.
- Moon S., Chamberlain C.P. & Hilley G.E., 2014. New estimates of silicate weathering rates and their uncertainties in global rivers. *Geochim. Cosmochim. Acta* **134**, 257–274.
- de Moraes C.M., Lewis W.J., Paré P.W., Alborn H.T. & Tumlinson J.H., 1998. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature* **393**, 570–573.
- Morimiya Y., 1996. Role of Si in production of low protein rice and diagnosis parameters. *Jpn. J. Soil Sci. Plant Nutr.* **29**, 71–83.
- Moussa H., 2006. Influence of exogenous application of silicon on physiological response of salt-stressed maize (*Zea mays* L.). *Int. J. Agric. Biol.* **8**(3), 293–297.
- Munns R., 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell Environ.* **25**(2), 239–250.
- Munns R. & Tester M., 2008. Mechanisms of Salinity Tolerance. *Annu. Rev. Plant Biol.* **59**(1), 651–681.
- Mvondo-She M.A. & Marais D., 2019. The investigation of silicon localization and accumulation in citrus. *Plants* **8**(7), 1–12.
- Nascimento A.M., Assis F.A., Moraes J.C. & Sakomura R., 2014. Não preferência a *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) induzida em arroz pela aplicação de silício. *Rev. Bras. Ciências Agrar.* **9**(2), 215–218.
- Nascimento A.M., Assis F.A., Moraes J.C. & Souza B.H.S., 2018. Silicon application promotes rice growth and negatively affects development of *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith). *J. Appl. Entomol.* **142**(1–2), 241–249.
- Neumann D. & Zur Nieden U., 2001. Silicon and heavy metal tolerance of higher plants. *Phytochemistry* **56**(7), 685–692.
- de Oliveira R.S., Peñaflores M.F.G.V., Gonçalves F.G., Sampaio M.V., Korndörfer A.P., Silva W.D. & Bento J.M.S., 2020. Silicon-induced changes in plant volatiles reduce attractiveness of wheat to the bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi* and attract the parasitoid *Lysiphlebus testaceipes*. *PLoS One* **15**(4), 1–13.
- Olle M. & Schnug E., 2016. The effect of foliar applied silicic acid on growth and chemical composition of tomato transplants. *J. Cultiv. Plants* **68**(8), 241–243.

- Onodera I., 1917. Chemical studies on rice blast (1). *J. Sci. Agric. Soc.* 180, 606-617.
- Osorio A., Martínez A.M., Schneider M.I., Díaz O., Corrales J.L., Avilés M.C., Smagghe G. & Pineda S., 2008. Monitoring of beet armyworm resistance to spinosad and methoxyfenozide in Mexico. *Pest Manag Sci* **64**, 1001–1007.
- van Oudenhove L., Mailleret L. & Fauvergue X., 2017. Infochemical use and dietary specialization in parasitoids : a meta- analysis. *Ecol. Evol.* **7**, 4804–4811.
- Park Y. & Kim Y., 2000. Eicosanoids rescue *Spodoptera exigua* infected with *Xenorhabdus nematophilus*, the symbiotic bacteria to the entomopathogenic nematode *Steinernema carpocapsae*. *J. Insect Physiol.* **46**(11), 1469–1476.
- Pei Z.F., Ming D.F., Liu D., Wan G.L., Geng X.X., Gong H.J. & Zhou W.J., 2010. Silicon Improves the Tolerance to Water-Deficit Stress Induced by Polyethylene Glycol in Wheat (*Triticum aestivum* L.) Seedlings. *J. Plant Growth Regul.* 29(1), 106–115.
- Pettigrew W.T., 2008. Potassium influences on yield and quality production for maize, wheat, soybean and cotton. *Physiol. Plant.* **133**(4), 670–681.
- Porter J.H., Parry M.L. & Carter T.R., 1991. The potential effects of climatic change on agricultural insect pests. *Agric. For. Meteorol.* 57(1–3), 221–240.
- Prakash N.B., Chandrashekar N., Mahendra C., Patil S.U., Thippeshappa G.N. & Laane H.M., 2011. Effect of foliar spray of soluble silicic acid on growth and yield parameters of wetland rice in hilly and coastal zone soils of Karnataka, South India. *J. Plant Nutr.* **34**(12), 1883–1893.
- Puppe D., Ehrmann O., Kaczorek D., Wanner M. & Sommer M., 2015. The protozoic Si pool in temperate forest ecosystems - Quantification, abiotic controls and interactions with earthworms. *Geoderma* 243–244, 196–204.
- Qin L., Kang W. huai, Qi Y. ling, Zhang Z. wen & Wang N., 2016. The influence of silicon application on growth and photosynthesis response of salt stressed grapevines (*Vitis vinifera* L.). *Acta Physiol. Plant.* **38**(3), 1–9.
- Raid R.N., Anderson D.L. & Ulloa M.F., 1992. Influence of cultivar and amendment of soil with calcium silicate slag on foliar disease development and yield of sugar-cane. *Crop Prot.* **11**(1), 84–88.
- Raven J.A., 1983. the Transport and Function of Silicon in Plants. *Biol. Rev.* **58**(2), 179–207.
- Reimann B.E.F., Lewin J.C. & Volcani B.E., 1966. Studies on the biochemistry and fine structure of silica shell formation in diatoms. II. The structure of the cell wall of *Navicula pelliculose* (Bréb) Hilse. *J. Phycol.* **2**, 74–84.
- Rémus-Borel W., Menzies J.G. & Bélanger R.R., 2005. Silicon induces antifungal compounds in powdery mildew-infected wheat. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 66(3), 108–115.

- Rengasamy P., 2010. Soil processes affecting crop production in salt-affected soils. *Funct. Ecol.* **37**, 613–620.
- Resende R.S., Rodrigues F.Á., Cavatte P.C., Martins S.C.V., Moreira W.R., Chaves A.R.M. & DaMatta F.M., 2012. Leaf gas exchange and oxidative stress in sorghum plants supplied with silicon and infected by *colletotrichum sublineolum*. *Phytopathology* **102**(9), 892–898.
- Reynolds J.J.H., Lambin X., Massey F.P., Reidinger S., Sherratt J.A., Smith M.J., White A. & Hartley S.E., 2012. Delayed induced silica defences in grasses and their potential for destabilising herbivore population dynamics. *Oecologia* **170**(2), 445–456.
- Reynolds O.L., Padula M.P., Zeng R. & Gurr G.M., 2016. Silicon: Potential to promote direct and indirect effects on plant defense against arthropod pests in agriculture. *Front. Plant Sci.* **7**(June2016), 1–13.
- Richmond K.E. & Sussman M., 2003. Got silicon? The non-essential beneficial plant nutrient. *Curr. Opin. Plant Biol.* **6**(3), 268–272.
- Rios J.A., Rodrigues F. de Á., Debona D. & Silva L.C., 2014. Photosynthetic gas exchange in leaves of wheat plants supplied with silicon and infected with *Pyricularia oryzae*. *Acta Physiol. Plant.* **36**(2), 371–379.
- Rodgers-Gray B.S. & Shaw M.W., 2004. Effects of straw and silicon soil amendments on some foliar and stem-base diseases in pot-grown winter wheat. *Plant Pathol.* **53**(6), 733–740.
- Rodrigues F.A. & Datnoff L.E., eds., 2015. *Silicon and Plant Diseases*. Cham, Switzerland: Springer.
- Rogalla H. & Römheld V., 2002. Role of leaf apoplast in silicon-mediated manganese tolerance of *Cucumis sativus* L. *Plant, Cell Environ.* **25**(4), 549–555.
- Ross L., Nababsing P. & Cheong Y.W.Y., 1974. Residual effect of calcium silicate applied to sugarcane soils. *Proc. Int. Cong. Soc. Sugar Cane Technol.* **15**(2), 539–542.
- Rowe R.C., Trębicki P., Gherlenda A.N. & Johnson S.N., 2020. Cereal aphid performance and feeding behaviour largely unaffected by silicon enrichment of host plants. *J. Pest Sci. (2004)*. **93**(1), 41–48.
- Ruberson J.R., Herzog G.A., Lambert W.R. & Lewis W.J., 1994. Management of the Beet Armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) in Cotton: Role of Natural Enemies. *Florida Entomol.* **77**(4), 440–453.
- Ryan P.R., Ditomaso J.M. & Kochian L. V., 1993. Aluminium toxicity in roots: An investigation of spatial sensitivity and the role of the root cap. *J. Exp. Bot.* **44**(2), 437–446.
- Sachs J., 1865. *Handbuch der Experimental Physiologie der Planzen*. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann.

- Sakurai G., Satake A., Yamaji N., Mitani-Ueno N., Yokozawa M., Feugier F.G. & Ma J.F., 2015. In silico simulation modeling reveals the importance of the casparian strip for efficient silicon uptake in rice roots. *Plant Cell Physiol.* 56(4), 631–639.
- Saqib M., Zörb C. & Schubert S., 2008. Silicon-mediated improvement in the salt resistance of wheat (*Triticum aestivum*) results from increased sodium exclusion and resistance to oxidative stress. *Funct. Plant Biol.* 35(7), 633–639.
- Savant N.K., Datnoff L.E. & Snyder G.H., 1997. Depletion of plant-available silicon in soils: A possible cause of declining rice yields. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 28(13–14), 1245–1252.
- Savant N.K., Korndörfer G.H., Datnoff L.E. & Snyder G.H., 1999. Silicon nutrition and sugarcane production: A review. *J. Plant Nutr.* 22(12), 1853–1903.
- Schlichting E. & Sparrow L.A., 1988. Distribution and Amelioration of Manganese Toxic Soils. *Manganese in Soils and Plants* (27), 277–292.
- Seebold K.W., Kucharek T.A., Datnoff L.E., Correa-Victoria F.J. & Marchetti M.A., 2001. The influence of silicon on components of resistance to blast in susceptible, partially resistant, and resistant cultivars of rice. *Phytopathology* 91(1), 63–69.
- Shen X., Zhou Y., Duan L., Li Z., Eneji A.E. & Li J., 2010. Silicon effects on photosynthesis and antioxidant parameters of soybean seedlings under drought and ultraviolet-B radiation. *J. Plant Physiol.* 167(15), 1248–1252.
- Shen X., Xiao X., Dong Z. & Chen Y., 2014. Silicon effects on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of peanut under aluminum stress. *Acta Physiol. Plant.* 36(11), 3063–3069.
- Shen X.F., Zhao Z.H. & Chen Y., 2019. Effects of Intercropping with Peanut and Silicon Application on Sugarcane Growth, Yield and Quality. *Sugar Tech* 21(3), 437–443.
- Shi G., Cai Q., Liu C. & Wu L., 2010. Silicon alleviates cadmium toxicity in peanut plants in relation to cadmium distribution and stimulation of antioxidative enzymes. *Plant Growth Regul.* 61(1), 45–52.
- Shi X., Zhang C., Wang H. & Zhang F., 2005. Effect of Si on the distribution of Cd in rice seedlings. *Plant Soil* 272(1–2), 53–60.
- Shi Y., Wang Y., Flowers T.J. & Gong H., 2013. Silicon decreases chloride transport in rice (*Oryza sativa* L.) in saline conditions. *J. Plant Physiol.* 170(9), 847–853.
- Shi Y., Zhang Y., Han W., Feng R., Hu Y., Guo J. & Gong H., 2016. Silicon Enhances Water Stress Tolerance by Improving Root Hydraulic Conductance in Solanum. *Front. Plant Sci.* 7, 1–15.

- Silva A.A., Alvarenga R., Moraes J.C. & Alcantra E., 2014. Biologia de *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) em Algodoeiro de Fibra Colorida Tratado com Silício. *EntomoBrasilis* 7(1), 65–68.
- da Silva A.J., Nascimento C.W., Gouveia-neto A. da S. & Junior E.A.S., 2015. Effects of silicon on alleviating arsenic toxicity in maize plants. *R. Bras. Ci. Solo* 39, 289–296.
- Simpson S.J. & Simpson C.L., 1990. The mechanisms of nutritional compensation by phytophagous insects. *Insect-Plant Interactions*. 2(111-160).
- Sirisuntornlak N., Ullah H., Sonjaroon W., Anusontpornperm S., Arirob W. & Datta A., 2020. Interactive Effects of Silicon and Soil pH on Growth, Yield and Nutrient Uptake of Maize. *Silicon*.
- Sistani K.R., Savant N.K. & Reddy K.C., 1997. Effect of rice hull ash silicon on rice seedling growth. *J. Plant Nutr.* 20(1), 195–201.
- Smagghe G., Tirry L., Viñuela Sandoval E., Schuyesmans S. & Medina P., 2000. Estudios de resistencia a tebufenocida en *Spodoptera exigua* (Hübner, 1808). *Boletín Sanid. Veg. Plagas* 26(4), 475–482.
- Soltani M., Kafi M., Nezami A. & Taghiyari H.R., 2018. Effects of Silicon Application at Nano and Micro Scales on the Growth and Nutrient Uptake of Potato Minitubers (*Solanum tuberosum* var. Agria) in Greenhouse Conditions. *Bionanoscience* 8(1), 218–228.
- Sommer M., Kaczorek D., Kuzyakov Y. & Breuer J., 2006. Silicon pools and fluxes in soils and landscapes - A review. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 169(3), 310–329.
- Song A., Li P., Li Z., Fan F., Nikolic M. & Liang Y., 2011. The alleviation of zinc toxicity by silicon is related to zinc transport and antioxidative reactions in rice. *Plant Soil* 344(1), 319–333.
- Soylemezoglu G., Demir K., Inal A. & Gunes A., 2009. Effect of silicon on antioxidant and stomatal response of two grapevine (*Vitis vinifera* L.) rootstocks grown in boron toxic, saline and boron toxic-saline soil. *Sci. Hort. (Amsterdam)*. 123(2), 240–246.
- Struyf E., Temmerman S. & Meire P., 2007a. Dynamics of biogenic Si in freshwater tidal marshes: Si regeneration and retention in marsh sediments (Scheldt estuary). *Biogeochemistry* 82(1), 41–53.
- Struyf E., Van Damme S., Gribsholt B., Bal K., Beauchard O., Middelburg J.J. & Meire P., 2007b. *Phragmites australis* and silica cycling in tidal wetlands. *Aquat. Bot.* 87(2), 134–140.
- Struyf E., Smis A., van Damme S., Meire P. & Conley D.J., 2009. The global biogeochemical silicon cycle. *Silicon* 1, 207–213.

- Struyf E., Smis A., Van Damme S., Garnier J., Govers G., Van Wesemael B., Conley D.J., Batelaan O., Frot E., Clymans W., Vandevenne F., Lancelot C., Goos P. & Meire P., 2010. Historical land use change has lowered terrestrial silica mobilization. *Nat. Commun.* **1**(8), 1–7.
- Suriyaprabha R., Karunakaran G., Yuvakkumar R., Prabu P., Rajendran V. & Kannan N., 2012. Growth and physiological responses of maize (*Zea mays* L.) to porous silica nanoparticles in soil. *J. Nanoparticle Res.* **14**(12).
- Sun H., Guo J., Duan Y., Zhang T., Huo H. & Gong H., 2017. Isolation and functional characterization of CsLsi1, a silicon transporter gene in *Cucumis sativus*. *Physiol. Plant.* **159**(2), 201–214.
- Sun H., Duan Y., Qi X., Zhang L., Huo H. & Gong H., 2018. Isolation and functional characterization of CsLsi2, a cucumber silicon efflux transporter gene. *Ann. Bot.* **122**(4), 641–648.
- Sun H., Duan Y., Jing N.M., Liu J., Guo J., Feng J. & Gong H., 2020. Tomato roots have a functional silicon influx transporter but not a functional silicon efflux transporter. *Plant Cell Environ.* **43**, 732–744.
- Sun W., Zhang J., Fan Q., Xue G., Li Z. & Liang Y., 2010. Silicon-enhanced resistance to rice blast is attributed to silicon-mediated defence resistance and its role as physical barrier. *Eur. J. Plant Pathol.* **128**(1), 39–49.
- Syu C., Huang C., Jiang P., Chien P., Su J. & Lee D., 2016. Effects of foliar and soil application of sodium silicate on arsenic toxicity and accumulation in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings grown in As- contaminated paddy soils. *Soil Sci. Plant Nutr.* **62**(4), 357–366.
- Tahir M.A., Rahmatullah, Aziz T., Ashraf M., Kanwal S. & Maqsood M.A., 2006. Beneficial effects of silicon in wheat (*Triticum aestivum* L.) under salinity stress. *Pakistan J. Bot.* **38**(5 SPEC. ISS.), 1715–1722.
- Takahashi E., Ma J.F. & Miyake Y., 1990. The possibility of silicon as an essential element for higher plants. *Comments Agricultural and Food Chemistry.* **2**, 99–122.
- Teixeira N.C., Valim J.O.S. & Campos W.G., 2017. Silicon-mediated resistance against specialist insects in sap-sucking and leaf-chewing guilds in the Si non-accumulator collard. *Entomol. Exp. Appl.* **165**(1), 94–108.
- Teixeira N.C., Valim J.O.S., Oliveira M.G.A. & Campos W.G., 2020. Combined effects of soil silicon and drought stress on host plant chemical and ultrastructural quality for leaf-chewing and sap-sucking insects. *J. Agron. Crop Sci.* **206**(2), 187–201.
- Thaler J.S., Humphrey P.T. & Whiteman N.K., 2012. Evolution of jasmonate and salicylate signal crosstalk. *Trends Plant Sci.* **17**(5), 260–270.

- Tréguer P., Nelson D.M., Van Bennekom A.J., Demaster D.J., Leynaert A. & Quéguiner B., 1995. The silica balance in the world ocean: A reestimate. *Science* (80-). 268, 375–379.
- Tubana B.S., Babu T. & Datnoff L.E., 2016. A review of silicon in soils and plants and its role in US agriculture. *Soil Sci.* **181**(9/10). 393-411.
- Tuna A.L., Kaya C., Higgs D., Murillo-Amador B., Aydemir S. & Girgin A.R., 2008. Silicon improves salinity tolerance in wheat plants. *Environ. Exp. Bot.* 62(1), 10–16.
- Turlings T.C.J., Tumlinson J.H. & Lewis W.J., 1990. Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science* (80). **250**(4985), 1251–1253.
- Vaculík M., Lux A., Luxová M., Tanimoto E. & Lichtscheidl I., 2009. Silicon mitigates cadmium inhibitory effects in young maize plants. *Environ. Exp. Bot.* **67**(1), 52–58.
- Vaculík M., Landberg T., Greger M., Luxová M., Stolárikova M. & Lux A., 2012. Silicon modifies root anatomy, and uptake and subcellular distribution of cadmium in young maize plants. *Ann. Bot.* **110**(2), 433–443.
- Villegas J.M., Way M.O., Pearson R.A. & Stout M.J., 2017. Integrating soil silicon amendment into management programs for insect pests of drill-seeded rice. *Plants* 6(33), 1–15.
- Vivancos J., Labbé C., Menzies J.G. & Bélanger R.R., 2015. Silicon-mediated resistance of Arabidopsis against powdery mildew involves mechanisms other than the salicylic acid (SA)-dependent defence pathway **16**, 572–582.
- Vulavala V.K.R., Elbaum R., Yermiyahu U., Fogelman E., Kumar A. & Ginzberg I., 2016. Silicon fertilization of potato: expression of putative transporters and tuber skin quality. *Planta* **243**, 217–229.
- Wang M., Gao L., Dong S., Sun Y., Shen Q. & Guo S., 2017. Role of silicon on plant–pathogen interactions. *Front. Plant Sci.* **8**(May), 1–14.
- Wang J., Xue R., Ju X., Yan H., Gao Z., Esmail Abdalla Elzaki M., Hu L., Zeng R. & Song Y., 2020. Silicon-mediated multiple interactions: Simultaneous induction of rice defense and inhibition of larval performance and insecticide tolerance of Chilo suppressalis by sodium silicate. *Ecol. Evol.* **0**, 1–12.
- Wang Y., Stass A. & Horst W.J., 2004. Apoplastic binding of aluminum is involved in silicon-induced amelioration of aluminum toxicity in maize. *Plant Physiol.* 136(3), 3762–3770.
- Waterman J.M., Cazzonelli C.I., Hartley S.E. & Johnson S.N., 2019. Simulated Herbivory: The Key to Disentangling Plant Defence Responses. *Trends Ecol. Evol.* 34(5), 447–458.
- Wedepohl K.H., 1995. The composition of the continental crust. *Geochim. Cosmochim. Acta* **59**(7), 1217–1232.

- White B., Tubana B.S., Babu T., Mascagni H., Agostinho F., Datnoff L.E. & Harrison S., 2017. Effect of silicate slag application on wheat grown under two nitrogen rates. *Plants* **6**(4), 1–14.
- Wieczorek M., Szafra P.A., Labecka A.M., Lázaro J. & Konarzewski M., 2015. Effect of the abrasive properties of sedges on the intestinal absorptive surface and resting metabolic rate of root voles. *J. Exp. Biol.* **218**, 309–315.
- Williams D.E. & Vlamis J., 1957. The Effect of Silicon on Yield and Manganese-54 Uptake and Distribution in the Leaves of Barley Plants Grown in Culture Solutions. *Plant Physiol.* **32**(5), 404–409.
- Wu C., Zou Q., Xue S., Mo J., Pan W., Lou L. & Wong M.H., 2015. Effects of silicon (Si) on arsenic (As) accumulation and speciation in rice (*Oryza sativa* L.) genotypes with different radial oxygen loss (ROL). *Chemosphere* **138**, 447–453.
- Wu J.W., Shi Y., Zhu Y.X., Wang Y.C. & Gong H.J., 2013. Mechanisms of Enhanced Heavy Metal Tolerance in Plants by Silicon: A Review. *Pedosphere* **23**(6), 815–825.
- Yamaji N., Mitani N. & Ma J.F., 2008. A transporter regulating silicon distribution in rice shoots. *Plant Cell* **20**(5), 1381–1389.
- Yamaji N., Chiba Y., Mitani-ueno N. & Ma J.F., 2012. Functional Characterization of a Silicon Transporter Gene Implicated in Silicon Distribution in Barley. *Plant Physiol.* **160**, 1491–1497.
- Yamaji N., Sakurai G., Mitani-Ueno N. & Ma J.F., 2015. Orchestration of three transporters and distinct vascular structures in node for intervascular transfer of silicon in rice. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **112**(36), 11401–11406.
- Yan G., Nikolic M., Ye M., Xiao Z. & Liang Y., 2018. Silicon acquisition and accumulation in plant and its significance for agriculture. *J. Integr. Agric.* **17**(10), 2138–2150.
- Yang L., Han Y., Li P., Wen L. & Hou M., 2017. Silicon amendment to rice plants impairs sucking behaviors and population growth in the phloem feeder *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae). *Sci. Rep.* **7**(1), 1–7.
- Yao X., Chu J., Cai K., Liu L., Shi J. & Geng W., 2011. Silicon improves the tolerance of wheat seedlings to ultraviolet-B stress. *Biol. Trace Elem. Res.* **143**(1), 507–517.
- Ye M., Song Y., Long J., Wang R., Baerson S.R., 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. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **110**(38).
- Yeo A.R., Flowers S.A., Rao G., Welfare K., Senanayake N. & Flowers T.J., 1999. Silicon reduces sodium uptake in rice (*Oryza sativa* L.) in saline conditions and this is accounted for by a reduction in the transpirational bypass flow. *Plant, Cell Environ.* **22**(5), 559–565.

- Yool A. & Tyrrell T., 2003. Role of diatoms in regulating the ocean's silicon cycle. *Global Biogeochem. Cycles* 17(4), 14-1 – 14-21.
- Yoshida S., Navasero S.A. & Ramirez E.A., 1969. Effects of silica and nitrogen supply on some leaf characters of the rice plant. *Plant Soil* 31(1), 48–56.
- Zakir A., Sadek M.M., Bengtsson M., Hansson B.S., Witzgall P. & Anderson P., 2013. Herbivore-induced plant volatiles provide associational resistance against an ovipositing herbivore. *J. Ecol.* **101**, 410–417.
- Zellner W., Frantz J. & Leisner S., 2011. Silicon delays Tobacco ringspot virus systemic symptoms in *Nicotiana tabacum*. *J. Plant Physiol.* **168**(15), 1866–1869.
- Zellner W., Lutz L., Khandekar S. & Leisner S., 2019. Identification of NtNIP2;1: an Lsi1 silicon transporter in *Nicotiana tabacum*. *J. Plant Nutr.* **42**(9), 1028–1035.
- Zhan L.P., Peng D.L., Wang X.L., Kong L.A., Peng H., Liu S.M., Liu Y. & Huang W.K., 2018. Priming effect of root-applied silicon on the enhancement of induced resistance to the root-knot nematode *Meloidogyne graminicola* in rice. *BMC Plant Biol.* **18**(1), 1–12.
- Zhang Y., Liang Y., Zhao X., Jin X., Hou L., Shi Y. & Ahammed G.J., 2019. Silicon compensates phosphorus deficit-induced growth inhibition by improving photosynthetic capacity, antioxidant potential, and nutrient homeostasis in tomato. *Agronomy* **9**(11), 1–16.
- Zhao F.-J., McGrath S.P. & Meharg A.A., 2010. Arsenic as a Food Chain Contaminant: Mechanisms of Plant Uptake and Metabolism and Mitigation Strategies. *Annu. Rev. Plant Biol.* **61**(1), 535–559.
- Zhao J.-Z., Li Y.-X., Collins H.L., Gusukuma-Minuto L., Mau R.F.L., Thompson G.D. & Shelton A.M., 2002. Monitoring and Characterization of Diamondback Moth (Lepidoptera: Plutellidae) Resistance to Spinosad. *J. Econ. Entomol.* **95**(2), 430–436.
- Zheng X.L., Cong X.P., Wang X.P. & Lei C.L., 2011. A review of geographic distribution, overwintering and migration in *spodoptera exigua* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Entomol. Res. Soc.* **13**(3), 39–48.
- Zheng X.L., Huang Q.C., Cao W.Z., Lu W., Wang G.Q., Yu S.Z., Yang Z. De & Wang X.P., 2015. Modeling climate change impacts on overwintering of *spodoptera exigua* Hübner in regions of China. *Chil. J. Agric. Res.* **75**(3), 328–333.
- Zhu Z., Wei G., Li J., Qian Q. & Yu J., 2004. Silicon alleviates salt stress and increases antioxidant enzymes activity in leaves of salt-stressed cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Plant Sci.* **167**(3), 527–533.
- Zuccarini P., 2008. Effects of silicon on photosynthesis, water relations and nutrient uptake of *Phaseolus vulgaris* under NaCl stress. *Biol. Plant.* **52**(1), 157–160.

Züst T. & Agrawal A.A., 2016. Mechanisms and evolution of plant resistance to aphids. *Nat. Plants*. **2**, 1–9.